



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

**“ASPECTOS DEMOGRÁFICOS DE LAS POBLACIONES DE
CORALITOS EN EL ESQUELETO DE *Orbicella annularis*
UTILIZANDO TOMOGRAFÍA COMPUTARIZADA:
IMPLICACIONES ESCLEROCRONOLÓGICAS”**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:
FRANCISCO MEDELLÍN MALDONADO

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

COMITÉ TUTOR:
DR. PAUL ANDREW BLANCHON
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMYL
DR. LORENZO ÁLVAREZ FILIP
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMYL
DR. RAMÓN ANDRÉS LÓPEZ PÉREZ
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
DR. LEOPOLDO RUIZ HUERTA
INSTITUTO DE CIENCIAS APLICADAS Y TECNOLOGÍA

MÉXICO, CD. MX., OCTUBRE, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



**“ASPECTOS DEMOGRÁFICOS DE LAS POBLACIONES DE
CORALITOS EN EL ESQUELETO DE *Orbicella annularis*
UTILIZANDO TOMOGRAFÍA COMPUTARIZADA: IMPLICACIONES
ESCLEROCRONOLÓGICAS”**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:
FRANCISCO MEDELLÍN MALDONADO

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

COMITÉ TUTOR:
DR. PAUL ANDREW BLANCHON
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMYL
DR. LORENZO ÁLVAREZ FILIP
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMYL
DR. RAMÓN ANDRÉS LÓPEZ PÉREZ
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
DR. LEOPOLDO RUIZ HUERTA
INSTITUTO DE CIENCIAS APLICADAS Y TECNOLOGÍA

MÉXICO, CD. MX., OCTUBRE, 2018

AGRADECIMIENTOS.

Al Instituto de Ciencias de Mar y Limnología, UNAM y a la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, con sede en Puerto Morelos, Quintana roo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca otorgada (755995) durante el periodo 2016-2018.

Este trabajo fue parcialmente financiado por la Unión Europea con el proyecto FORCE (#541 244161) “Future of Reefs in a Changing Environment: an ecosystem approach to managing Caribbean coral reefs in the face of climate change”

Al Dr. Juan Pablo Carricart, por la dirección de esta tesis, consejos, sugerencias y por el espacio brindado dentro del Laboratorio de Esclerocronología. Gran persona.

Al Dr. Andrés López Pérez, por sus sabios consejos, sugerencias y correcciones que contribuyeron significativamente en la realización de esta tesis. Además le agradezco, por motivarme a salir de mi zona de confort. Todo un profesional.

Al Dr. Lorenzo Álvarez Filip, por su asesoría y consejos, que sin duda fortalecieron esta tesis. Por los cursos dentro del programa de posgrado, que me dejaron un montón de herramientas para futuras investigaciones.

Al Dr. Paul Blanchon, por los consejos y charlas que me sirvieron a identificar mejor el planteamiento de esta tesis.

Al Dr. Leopoldo Ruiz Huerta, por la orientación y asesoría en los temas relacionados con tomografía computarizada, sin duda, después de la estancia en su laboratorio, se clarificaron muchos de los problemas de esta tesis.

A los integrantes del EscleroLab: Gaby Pecas, Iza, Alex y Serguei, por su consejos, platicas y puntos de vista, los cuales, enriquecieron esta investigación. Especialmente a Israel Ortega, con su gran experiencia en estos temas, sugerencias y consejos, abrieron mi panorama durante la realización de esta tesis y en mi estancia en el laboratorio.

A Wendo y Lalo Mérida por acompañarme a coleccionar una de las muestras.

A los estudiantes del MADiT, que me brindaron tiempo y buenos consejos. Especialmente a Adriana Hernández, que ayudo en el escaneo de las muestras y me aconsejo sobre los softwares a utilizar.

A los integrantes del BarcoLab, que hicieron mi estancia en el laboratorio mucho muy amena ¡Sus regañones los hice míos! En especial a Adam, que me dio buenos consejos durante el análisis de los datos, y a Lalo por la ayuda con el mapa.

¡A mi familia, siempre a mi familia! En especial a ti, que hasta la luna sabe que te amo.

DEDICATORIA.

Siempre consideré que las dedicatorias se hacen de forma directa a cada persona que con su presencia, palabras y acciones, ayudaron a alcanzar este logro. Sin embargo, existe una persona que por la edad y las circunstancias de la vida, tal vez no pueda darle la dimensión correcta de lo que significó, significa y significará para que pueda conquistar esta y otras metas proyectadas.

Así que te escribo estas breves líneas para que queden grabadas en esta tesis y sepas la motivación y alegría que me diste.

¡Esa persona eres tú Ámbar! Con tu sola presencia haces que mi mundo tenga sentido. Eres y serás, mi persona favorita en este mundo. Cada uno de mis logros siempre por y para ti.

Hija mía, eres lo más sagrado que tengo y tendré en la vida. Eres mi motivación y mi fuerza.

Prometo estar siempre para ti. Sin duda, eres lo mejor que he hecho en la vida.

Tú, yo y el mar, siempre juntos.

“Aspectos demográficos de las poblaciones de corallitos en el esqueleto de *Orbicella annularis* utilizando tomografía computarizada: Implicaciones esclerocronológicas”

Resumen

Con el descubrimiento del patrón de bandas alternas de crecimiento en los esqueletos de corales masivos, que permiten analizar, retrospectivamente, tres variables que contienen información complementaria: (1) tasa de extensión del esqueleto (2) densidad del esqueleto y (3) tasa de calcificación, se abrió la posibilidad de utilizarlos como proxies ambientales. Por tanto, para obtener información confiable a partir de los esqueletos de coral, es necesario entender la manera en que éstos crecen y cómo sus módulos/pólipos incorporan información de acuerdo con su posición dentro de la colonia. Sin embargo, muchos de los trabajos que utilizan esqueletos de coral, dependen de las conjeturas que se hagan a partir de las imágenes de rayos X, no obstante, al tener solo una parte mínima del total de la colonia, las características esclerocronológicas medidas no pudieran estar representando el crecimiento real que existe en todas las partes del coral y los valores obtenidos pueden tener una alta variabilidad en distintas regiones de la colonia, derivado de que cada módulo tiene una accesibilidad diferencial a recursos como luz y alimento, reflejando tasas de extensión, densidad y calcificación más altas o más bajas, dependiendo de la posición que ocupen. A su vez, al seccionar la colonia para extraer una laja del crecimiento máximo del coral, las trayectorias de los pólipos son interrumpidas por lo que no puede establecerse la edad, la tasa de gemación y mortalidad de los pólipos y como estas variables demográficas son afectadas a medida que el coral crece. Por tal motivo, en este estudio, evaluamos los procesos demográficos de los pólipos, se analizaron, con tomografía computarizada la cual permite visualizar la estructura interna de todo el esqueleto, dos colonias del coral *Orbicella annularis* de diferente edad (12Y, 6Y). Se midieron todas las trayectorias de sus corallitos, se calculó el aumento poblacional de los pólipos por medio de su tasa de gemación y mortalidad y se obtuvieron las características esclerocronológicas, en diferentes posiciones y años de crecimiento, a partir de lo cual, se construyó un modelo demográfico modular. Se observó un aumento significativo en ambas colonias (12Y t-student= 4.61; p= 0.0001; 6Y t-Student= 4.54; p= 0.001) en la aparición de nuevos pólipos en las bandas de alta densidad (12Y 147.5 ± 25.7 ; 6Y 69.33 ± 8.23). Se observó que el centro de la colonia promueve la generación de nuevos pólipos (12Y 78.02%; 6Y 62.05%), respecto a las zonas laterales (12Y 21.9%; 6Y 23.06%). La mortalidad fue mayor en las zonas laterales, que en la central (12Y t-student= 2.41; p= 0.05). La edad promedio de un pólipo es de 5.31 ± 0.13 años. Las características esclerocronológicas están relacionadas con la inclinación de la colonia, extensión ($r^2= 0.97$; p= 0.001), densidad ($r^2= 0.99$, p= 0.001) y calcificación ($r^2= 0.96$, p= 0.01). Los modelos mostraron un crecimiento modular exponencial en los primeros años (12Y $y = 63.13e^{0.28x}$, n= 13, $r^2= 0.9079$) (6Y $y = 80.05e^{0.29x}$; $r^2= 0.95$) y pronosticaron que entre los 11-12 años de crecimiento se alcanza la capacidad de carga (12Y $r^2= 0.976$; p= 0.0001; 6Y $r^2= 0.976$; p= 0.0001), i.e., aunque la colonia sigue creciendo, las gemaciones y las muertes son proporcionales. Estos resultados tienen implicaciones en el uso de los corales como centinelas ambientales.

Contenido

1. Introducción	13
1.1 Organismos modulares.....	13
1.2 Arreglos en organismos modulares	14
1.3 Procesos demográficos intracoloniales en los corales.....	16
1.4 Factores ambientales que regulan el crecimiento modular y las características esclerocronológicas en los corales	19
1.5 Implicaciones esclerocronológicas.....	22
2. Antecedentes	23
2.1 El coral como organismo modular	23
2.2 Tomografía computarizada (TC).....	25
3. Justificación académica	27
4. Preguntas de investigación	27
5. Hipótesis	28
6. Objetivos	28
6.1 Objetivo general.....	28
6.2 Objetivos particulares.....	28
7. Métodos	29
7.1 Actividades de campo.....	29
7.2 Adquisición de imágenes por TC.....	30
7.3 Principios de la TC.....	31
7.4 Análisis de la estructura demográfica de los coralitos en <i>O. annularis</i>	32
7.5 Segmentación.....	34
7.6 Tasas de gemación.....	35
7.7 Extensión de trayectorias.....	36
7.8 Incremento anual poblacional de coralitos.....	39
7.9 Modelos y proyecciones demográficas.....	40
7.10 Trayectorias de coralitos por zonas de crecimiento.....	41
7.11 Características esclerocronológicas.....	42
8. Resultados	44
8.1 Análisis demográfico modular.....	44

8.1.1 Colonia 12Y.....	44
8.1.2 Colonia 6Y.....	54
8.2 Incremento poblacional modular.....	64
8.2.1 Colonia 12Y.....	64
8.2.2 Colonia 6Y.....	66
8.2.3 Comparación entre el incremento poblacional colonias 6Y y 12Y.....	68
8.3 Modelos de incremento poblacional modular.....	69
8.4 Características esclerocronológicas.....	72
9. Discusión.....	76
9.1 Análisis demográfico.....	76
9.1.1 Estacionalidad de la gemación.....	76
9.1.2 Análisis generacional.....	79
9.1.3 Zonas de crecimiento.....	82
9.1.4 Edad de los pólipos y longitud de sus trayectorias.....	83
9.1.5 Extensión de las trayectorias por zona de crecimiento.....	89
9.1.6 Demografía modular.....	93
9.2 Características esclerocronológicas.....	100
10. Conclusiones.....	104
11. Referencias bibliográficas.....	105

Índice de figuras

Figura 1.	Ciclo de vida de un coral masivo. El pólipo es la unidad fundamental (Modulo 1° orden). Los modelos de 2° orden, están construidos por módulos de 1° orden. Modificado de Rosen 1986.....	15
Figura 2.	"Micro-Arquitectura" (MA), del esqueleto coralino. Todas estas MA, son observables en cada trayectoria de los pólipos.....	17
Figura 3.	Colonia 6Y, extraída en noviembre del 2017 de la "La Bocana" Puerto Morelos, Quintana Roo, México. La colonia 6Y se encuentra en la parte superior (círculo rojo), detrás de ella se observa una regla de aluminio de 30 cm.....	29
Figura 4.	Localización geográfica del sitio de muestreo. Anthony's Key, Roatán, Honduras (16°19'36" N, 86°34'19" O). "La Bocana" Puerto Morelos, Quintana Roo, México (20°87'97" N, 86°84'97" O).....	30
Figura 5.	Escaneo de muestra 6Y. Tomógrafo Industrial Nikon Metrology XT H 225, perteneciente al Laboratorio Nacional de Manufactura Aditiva y Digital (MADiT-UNAM).....	31
Figura 6.	Planos a) sagital, b) transversal y c) coronal de la colonia 12Y. Estos planos son pilas de imágenes bidimensionales.....	33

Figura 7.	Modelo 3D de una colonia de <i>O. annularis</i> obtenido a través de TC. En la parte inferior, se observa el estándar 8 bloques de grosor y densidad conocida ($2.83 \text{ g CaCO}_3\text{cm}^{-3}$) fabricados a partir de la concha de <i>Tridacna máxima</i>	33
Figura 8.	Segmentación de trayectorias de pólipos. A diferencia de la figura 3, en esta imagen se reconstruye el interior de los coralitos. a) Trayectorias mostrando toda la colonia. b) Segmentación virtual de la colonia.....	34
Figura 9.	Imagen basal de la pila coronal (base de la corona). Se identificó la primera generación de pólipos (G1). Colonia 12Y.....	35
Figura 10.	Segmentación usando el método “contornos activos”. a) Se elige un coralito para etiquetar su trayectoria (color verde). b) Cuando se detecta que el coralito bifurca su ruta se marca con una etiqueta diferente (color rojo). c) El visor 3D, va trazando la ruta conforme se marcan los segmentos de imágenes (50 imágenes de la pila coronal), permitiendo una reconstrucción 3D de las trayectorias de los coralitos.....	36
Figura 11.	Segmentación usando el método “Fiber Tracking”. a) Se escoge un coralito para trazar su trayectoria. b) Reconstrucción 3D de la trayectoria trazada (100 imágenes de la pila coronal) en colonia 12Y. c) Posicionamiento en la reconstrucción 3D de la colonia, para verificar que la fibra trazada concuerde con la trayectoria del coralito. d y e) Se corrobora por diferentes ángulos que las trayectorias coinciden con el inicio y fin del coralito.....	37
Figura 12.	a) Reconstrucción 3D de la trayectoria de un pólipo b) Marcas de gemación (líneas rojas) de las trayectorias de G1. Esta reconstrucción 3D, es producto de integrar las fibras (trayectorias) y “contornos activos” (gemación). c) Posicionamiento de las fibras en la reconstrucción 3D de la colonia.....	38
Figura 13.	a) Reconstrucción 3D de la trayectoria del primer pólipo de G1 (A1G1) y las de sus nuevos brotes (G2). b) Se marcaron y midieron las distancias de gemación. c) Se midió la longitud del nuevo pólipo correspondiente a la generación dos (G2). d) Se midieron la longitud de cada MG. e) Se posiciona en la reconstrucción interna de la colonia, para saber el año en la que brotó, los años de gemación y el año en que detuvo su trayectoria el coralito A1G1.....	38
Figura 14.	Asignación de etiquetas de color y nombres código de acuerdo con su nivel o jerarquía, entre más abajo se encuentre la trayectoria, indicará la longevidad de la misma.....	39
Figura 15.	Representación (2D) de las trayectorias de los coralitos, a lo largo de su historia de vida. a) Trayectorias verdes C-C b) Trayectorias azules C-L.....	41
Figura 16.	a) Trayectoria de un pólipo partiendo del centro y terminando en la zona lateral. b) Se muestran las zonas (central y lateral), donde se tomaron datos para saber si existen, lugares que promuevan o marginen extensión, replicación y muerte de módulos.....	42
Figura 17.	a) Se representa la cantidad de irradiancia con el nivel de inclinación de una colonia de coral. b) Estructura utilizada por López-Londoño (2015) para simular las superficies de una colonia (fig. 15a). Extraída de López-Londoño 2015.....	42
Figura 18.	a) Las características esclerocronológicas se obtuvieron de distintos ángulos, 90°, 65°, 45°, 25°. b) Vista coronal de la colonia, los parámetros esclerocronológicos fueron medidos en diferentes posiciones de la colonia, hasta donde las bandas de densidad fueron observables.....	43
Figura 19.	Numero de pólipos por banda de densidad y tiempo. Barras rellenas= Nacimientos; Barras vacías = Muertes. HD = Bandas alta densidad; LD = Bandas baja densidad...	45
Figura 20.	Comparación entre número de gemaciones (a), y muertes (b) por bandas de densidad (HD = Bandas alta densidad; LD = Bandas baja densidad). Barras de error = Error estándar.....	46
Figura 21.	a) Aumento poblacional de pólipos con el nivel de generación. b) Comparativo de la tasa de gemación entre bandas de densidad (HD = Bandas alta densidad; LD = Bandas baja densidad). c) Porcentaje de gemación en cada generación.....	47

Figura 22.	a) Se muestra la muerte de pólipos con el nivel de generación. b) Comparativo de la tasa de gemación entre bandas de densidad (HD = Bandas alta densidad; LD = Bandas baja densidad). c) Porcentaje de gemación en cada generación.....	49
Figura 23.	a) Las gemaciones muestran un amento en la zona central de la colonia, tendencia que se observó en todas las generaciones. b) Las muertes se registraron mayoritariamente en las zonas laterales de la colonia, en las cuatro generaciones....	50
Figura 24.	Porcentaje de gemaciones y muertes totales en las dos zonas de la colonia. a) Los signos + denotan la cantidad de gemaciones que hay en cada zona, entre más grande es el símbolo mayor son las gemaciones. b) Los signos + denotan la cantidad de muertes que hay en cada zona, entre más grande es el símbolo mayor son las muertes.....	51
Figura 25.	Relación entre el número de veces que un mismo pólipo se dividió durante toda su vida y la longitud total de su trayectoria. Los datos solo abarcan de G1 a G3, momento donde se dejó de seguir la genealogía.....	52
Figura 26.	Relación entre la longitud de la trayectoria de los pólipos (mm) en función del tiempo. Colonia 12Y. Los datos abarcan todas las trayectorias dentro de la colonia.....	53
Figura 27.	Comparación del promedio de extensión de las trayectorias de pólipos en diferentes zonas y rutas de crecimiento de la colonia.....	54
Figura 28.	Comparación de nacimientos y muertes, entre bandas de distinta densidad. Barras rellenas = Nacimientos; Barras vacías = Muertes. HD = Bandas alta densidad; LD = Bandas baja densidad.....	55
Figura 29.	Comparación entre número de gemaciones (a), y muertes (b) por bandas de densidad. Barras de error = Error estándar.....	56
Figura 30.	a) Se muestra el aumento poblacional de pólipos con el nivel de generación. b) Comparativo de la tasa de gemación entre bandas de densidad (HD = Bandas alta densidad; LD = Bandas baja densidad). c) Porcentaje de gemación en cada generación.....	57
Figura 31.	a) Se muestra la muerte de pólipos con el nivel de generación. b) Comparativo de la tasa de gemación entre bandas de densidad (HD = Bandas alta densidad; LD = Bandas baja densidad). c) Porcentaje de gemación en cada generación.....	59
Figura 32.	a) Las gemaciones muestran un amento en la zona central de la colonia, tendencia que se observó en todas las generaciones. b) Las muertes se registraron mayoritariamente en las zonas laterales de la colonia, en las seis generaciones.....	60
Figura 33.	Porcentaje de gemaciones y muertes totales en las dos zonas de la colonia. a) Los signos + denotan la cantidad de gemaciones que hay en cada zona, entre más grande es el símbolo mayor son las gemaciones. b) Los signos + denotan la cantidad de muertes que hay en cada zona, entre más grande es el símbolo mayor son las muertes.....	61
Figura 34.	Relación entre el número de veces que un mismo pólipo se dividió durante toda su vida y la longitud total de su trayectoria.....	62
Figura 35.	Regresión lineal entre las extensiones de las trayectorias de todos los pólipos de la colonia 6Y, y su edad. La edad se calculó por el número de bandas de densidad por las que pasó cada trayectoria. Las extensiones de las trayectorias están medidas en milímetros.....	63
Figura 36.	Comparación del promedio de extensión de las trayectorias de pólipos en diferentes zonas y rutas de crecimiento de la colonia.....	64
Figura 37.	Tendencia de crecimiento exponencial en la poblacion de pólipos. Colonia 12Y de <i>O. annularis</i> . Círculos vacíos = crecimiento anual, Círculos rellenos = crecimiento semestral (Bandas HD; LD).....	66
Figura 38.	Tendencia de crecimiento exponencial en la poblacion de pólipos. Colonia 6Y de <i>O. annularis</i> . Círculos vacíos = crecimiento anual, Círculos rellenos = crecimiento semestral (Bandas HD; LD).....	68

- Figura 39.** Se comparó las pendientes de ambos modelos (semestral y anual). Círculos vacíos rojos = crecimiento anual 6Y; Círculos vacíos negros = crecimiento anual 12Y; Círculos rellenos rojos= crecimiento semestral 6Y; Círculos rellenos negros= crecimiento semestral 12Y.....69
- Figura 40.** Ajuste del modelo logístico (línea continua) a los datos observados. Los datos medidos van del año 2000-2012 (puntos negros). Predicción del modelo logístico (Línea punteada). Ajuste con intervalos de confianza del 95% (área sombreada).....70
- Figura 41.** Ajuste del modelo logístico (línea continua) a los datos observados, colonia 6Y. Los datos medidos van del año 2011-2017 (puntos negros). Predicción del modelo logístico (Línea punteada). Ajuste con intervalos de confianza del 95% (área sombreada).....71
- Figura 42.** Ajuste del modelo logístico (línea continua) a los datos observados, colonia 6Y. Predicción del modelo logístico (Línea punteada). Ajuste con intervalos de confianza del 95% (área sombreada). **a)** K=1648; **b)** K= 2500.....72
- Figura 43.** Parámetros de crecimiento coralino en función del ángulo de inclinación. Colonia 12Y. Los signos + denotan el aumento o disminución de las características esclerocronológicas en cada zona, entre más grande es el símbolo mayor es la extensión **a)** Aumento exponencial de la extensión conforme el grado de inclinación disminuía **b)** Disminución lineal de la densidad conforme el grado de inclinación disminuía. **c)** Aumento exponencial de la calcificación conforme el grado de inclinación disminuía.....74
- Figura 44.** Aumento del número de pólipos durante las temporadas frías (LD) y cálidas (HD), en una colonia de *O. annularis*. **a)** Se mantiene más o menos constante la población de pólipos **b)** Se aumenta la población mediante gemación.....78
- Figura 45.** Colonia de *O. annularis* en crecimiento, al ganar talla va eliminando pólipos en las zonas laterales, donde las condiciones son menos favorables, formando márgenes senescentes (eliminación de pólipos) en esas partes.....81
- Figura 46.** Conforme va creciendo la colonia de *O. annularis*, en la parte central de la colonia se forma una zona de gemación activa muy probablemente, debido al aumento del gradiente de recurso, como son luz y alimento. La parte gris representa el esqueleto coralino (CaCO₃). Las líneas blancas, son las trayectorias y bifurcaciones (producto de las gemaciones de los pólipos), de los coraalitos. Se puede observar que la colonia de mayor tamaño tiene mayor número de bifurcaciones/gemaciones en las zonas centrales respecto a las laterales.....83
- Figura 47.** Se muestra el alto grado de bioerosión (2.3 cm³) de la colonia 6Y. Los puntos rosas señalan los coraalitos de G1. La bioerosión ocurrió en el centro de la colonia, causando mortalidad a G1.....84
- Figura 48.** Trayectorias de los coraalitos en *Porites* spp. La zona de brote es en el apice, provocando que los coraalitos “viejos” migren a la zona lateral, provocando trayectorias en forma de abanico. Extraída de Darke y Barnes 1993.....90
- Figura 49.** Esquema del cambio de ángulo que sufren las trayectorias de los coraalitos de *O. annularis*, una vez que se replican. Este cambio de ángulo se genera, por el empuje de los coraalitos que son añadidos en partes superiores (iluminada con amarillo) y obligan a migrar a los coraalitos longevos a las zonas laterales (iluminada con azul). Modificada de Bythell 2018.....90
- Figura 50.** **a)** Trayectorias de coraalitos de primera generación (azul), las líneas rojas marcan las zonas donde se replicaron, las líneas negras simulan las trayectorias de los pólipos viejos. **b)** Se muestra el cambio de dirección que sufren las trayectorias de los coraalitos viejos a causa de la gemación, y como el nuevo coraalito “empuja” al viejo, obligándolo a migrar a las zonas laterales, donde finalmente muere en los márgenes senescentes.....92

- Figura 51.** Modelos de crecimiento logístico de las colonias 6Y y 12Y, se puede observar que la disponibilidad de recursos no escala linealmente con el crecimiento de la colonia, por el contrario, los recursos disponibles per cápita para cada módulo son menores al aumentar el tamaño de la colonia (**Zona blanca**). La zona de recursos óptimos (**Zona de red**), permite que las colonias experimenten un crecimiento exponencial ($dN/dt > 0$), ya que cada módulo presente en la colonia tiene casi la misma oportunidad de acceder a los recursos. Cuando la población de pólipos, y por tanto, la talla de colonia aumenta sale de la zona de recursos óptimos, debido al gradiente que existe entre pólipos de diferente posición, amortiguando la r_{max} . En este momento, es cuando se da el punto de inflexión (tm). Hasta llegar al punto, donde los recursos disponibles (**línea roja**) se cruzan con los capturados por los pólipos (**línea azul**), en este punto r_{max} y la tasa de mortalidad se igualan llegando a **K** y el crecimiento poblacional modular se mantiene ($dN/dt = 0$).....96
- Figura 52.** Eliminación de módulos en zonas menos favorecidas y replicación en zonas con mayor disponibilidad de recursos. Sin embargo, tanto la mortalidad de los módulos, como la tasa de gemación al alcanzar K, se mantiene constante, permitiendo que el tejido vivo o la población de pólipos se mantenga y además este en las zonas con mayor captación de energía. De esta forma, la deposición de $CaCO_3$ es constante y mayor a otras especies de coral con diferente estrategia de crecimiento. Modificado de Bythell et al. (2018).....98
- Figura 53.** Ajuste del modelo logístico (línea continua) a los primeros 6 años de la colonia 12Y. Los datos medidos van del año 2000 (tiempo cero), hasta el 2006 (puntos negros). Predicción del modelo logístico (Línea punteada). Ajuste con intervalos de confianza del 95% (área sombreada). El punto de inflexión se alcanza justo a los 6 años de crecimiento al igual que lo hizo la colonia 6Y. Lo anterior, debido a que se registró una r_{max} similar.....99

Índice de tablas

- Tabla 1.** Aumento poblacional de los corallitos durante el desarrollo de la colonia 12Y. Se muestra nacimientos y muertes registradas semestral y anualmente. HD = Banda de alta densidad; LD = Banda de baja densidad; * Bandas y años asignados mediante el análisis retrospectivo de las “lajas virtuales”.....44
- Tabla 2.** Resumen de la prueba de t-Student para comparar la tasa de natalidad y mortalidad, entre bandas de distinta densidad.....45
- Tabla 3.** Promedio de edades y extensión de los pólipos de la colonia 12Y. Los valores de Colonia, son los datos agrupados de todas las generaciones. \pm Error estándar.....52
- Tabla 4.** Aumento poblacional de los corallitos durante el desarrollo de la colonia 6Y. Se muestra nacimientos y muertes registradas semestral y anualmente. HD = Banda de alta densidad; LD = Banda de baja densidad; * Bandas y años asignados mediante el análisis retrospectivo de las “lajas virtuales”.....55
- Tabla 5.** Resumen de la prueba de t-Student para comparar la tasa de natalidad y mortalidad, entre bandas de distinta densidad.....56
- Tabla 6.** Promedio de edades y extensión de los pólipos de la colonia 6Y. Los valores de Colonia son los datos agrupados de todas las generaciones. \pm Error estándar.....61
- Tabla 7.** Crecimiento poblacional modular a través del tiempo (Bandas de densidad por separado), de acuerdo con la ecuación propuesta por Harper y Bell (1979). $T_0 = 36$, representa el número de pólipos “fundadores”.....65
- Tabla 8.** Crecimiento poblacional modular anual (par de bandas), de acuerdo con la ecuación propuesta por Harper y Bell (1979). $T_0 = 36$, representa el número de pólipos “fundadores”.....65

- Tabla 9.** Crecimiento poblacional modular a través del tiempo (Bandas de densidad por separado), de acuerdo con la ecuación propuesta por Harper y Bell (1979). $T_0 = 85$, representan el número de pólipos “fundadores”.....67
- Tabla 10.** Crecimiento poblacional modular anual (par de bandas), de acuerdo con la ecuación propuesta por Harper y Bell (1979). $T_0 = 86$, representan los pólipos “fundadores”...67
- Tabla 11.** Estimaciones de parámetros del modelo logístico a partir de datos de crecimiento poblacional modular de colonias (6Y, 12Y) de *O. annularis*. **d**= Tiempo hipotético cuando la población era cero, 1999. **K**= Capacidad de carga. **a**= ordenad al origen. **tm**= Tiempo para el punto de inflexión. **r_{max}**= tasa percapita de crecimiento. **SE**= Desviación estándar. **ln [MLE]** = Estimación de máxima verisimilitud. **AICc**= Criterio de información de Akaike. **r²**= Coeficiente de determinación. **p**= Nivel de significancia.....70
- Tabla 12.** Estimaciones de parámetros del modelo logístico a partir de datos de crecimiento poblacional modular de la colonia 6Y, de *O. annularis* pero con diferente K. **d**= Tiempo hipotético cuando la población era cero, 1999. **K**= Capacidad de carga. **a**= ordenad al origen. **tm**= Tiempo para el punto de inflexión. **r_{max}**= tasa percapita de crecimiento. **SE**= Desviación estándar. **ln(MLE)**= Estimación de máxima verisimilitud. **AICc**= Criterio de información de Akaike. **r²**= Coeficiente de determinación. **p**= Nivel de significancia.....72
- Tabla 13.** Valores de las características esclerocronológicas en función del ángulo de inclinación. \pm =Error estándar.....73
- Tabla 14.** Valores de las características esclerocronológicas, dependiendo el nivel de inclinación en diferentes partes de la colonia. \pm =Error estándar.....75
- Tabla 15.** Valores de las estimaciones de los parámetros del modelo de crecimiento logístico ajustado a los datos de crecimiento poblacional modular de la colonia 12Y pero solo con 6 años de crecimiento. Se muestra un buen ajuste de los datos obtenidos y una gran similitud al crecimiento presentado en la colonia 6Y.....99

1. Introducción

1.1 Organismos modulares

En la naturaleza existen dos tipos de arreglos en la estructura interna de los organismos, unitaria y modular (Tuomi y Vuorisalo 1989). En los primeros, la forma, el desarrollo, el crecimiento y la longevidad son predecibles y están predeterminados por la información genética. Los organismos modulares, son la suma de unidades iterativas estructurales con uniformidad genética, llamadas módulos, los cuales son especializados y están organizados en niveles jerárquicos (Harper 1985, Pedersen y Toumi 1995). La principal diferencia entre un organismo unitario y uno modular, radica en la forma. Mientras que en el organismo unitario el individuo puede ser claramente percibido, el arreglo modular no permite que el individuo pueda ser percibido tan fácilmente (Harper et al. 1986). Estas diferencias en el arreglo estructural de los organismos, han traído algunas complicaciones en la ecología de poblaciones. Por ejemplo, la demografía es la parte de la ecología que estudia los cambios en el tamaño de las poblaciones, la edad y el crecimiento de sus individuos (Malthus 1926). Dicha definición se desprende de los estudios poblacionales realizados con organismos unitarios. Derivado de esto, la conceptualización del termino individuo, solo incluía a organismos unitarios, dejando de lado a los individuos modulares (Mandujano-Sánchez 2007), por lo que muchos de los procesos demográficos en organismos modulares son inciertos.

En términos generales, un organismo modular tiene una dinámica poblacional igual que un organismo unitario, pero, además, los módulos que lo conforman tienen sus propias características demográficas, ya que cada uno de ellos, nace, crece, madura y muere (De Kroon et al 2005). Por tanto, el ciclo y la historia de vida de cada uno de sus módulos generalmente es independiente del desarrollo del organismo en su conjunto (Preston y Ackerly 2004). En este sentido, los organismos modulares como plantas, briozoos y corales (Rosen 1986), están constituidos por unidades básicas que se repiten a medida que el organismo crece (Harper 1985). Todos los módulos que se forman con el crecimiento del organismo, son provenientes de un mismo cigoto, por lo cual se dice, forman un mismo genet (Harper 1985, Jakson et al. 1985), por consecuencia el módulo es una parte del genet. Sin

embargo, el módulo o una agrupación de módulos pueden originar un organismo independiente (ramet, organismo conformado de módulos de un mismo genet, pero separado de la agregación original). Los organismos que presentan crecimiento modular tienen una serie de características derivadas de dicha organización, durante el crecimiento modular se produce un reparto de recursos en diferente número y tipo de unidades y una interacción entre diferentes unidades o niveles de la organización modular, cuyo análisis es clave en el estudio de estos organismos. Para entender mejor la dinámica de la demografía intra-individual de los organismos modulares, en los años 70, Harper introdujo la teoría de demografía modular (Harper y White 1974, White 1979, Harper y Bell 1979, Harper 1980, 1981). A partir de entonces, la demografía modular considera a estos organismos como sistemas de unidades, o módulos, que se agrupan en categorías lo suficientemente homogéneas para ser consideradas como una población (García-Fungairiño 2004).

1.2 Arreglos en organismos modulares

El arreglo estructural básico de un organismo modular está conformado por los módulos que, a su vez, conforman ramets. El conjunto de módulos y ramets, conforman un organismo colonial o colonia, todos estos provenientes de un mismo genet (Harper 1985; Jackson et al 1985). Sin embargo, este arreglo puede ampliarse dependiendo de la complejidad del organismo modular. En este sentido, se reconocen dos tipos de complejidad de crecimiento modular, organismos coloniales que restringen su crecimiento por iteración de módulos de primer orden y organismos coloniales que constituyen su crecimiento por iteración de módulos de primer y segundo orden (Rosen 1986, Hageman 2003). Para conceptualizar de mejor manera los módulos de primer y segundo orden (y superiores), utilicemos el crecimiento de los corales como ejemplo (Fig. 1). En principio, una larva-plánula de coral recién asentada sufre metamorfosis para dar origen a un pólipos (módulo de primer orden; Szmant 1986), el cual crece y se itera subsecuentemente para formar una colonia (Rosen 1986). El módulo de segundo orden se encuentra justo en medio del pólipos y la colonia, es decir, el módulo de segundo orden, se conforman de varios pólipos o módulos de primer orden, y a su vez la colonia se compone de múltiples módulos de segundo orden. En corales con crecimiento ramificado, estos módulos de segundo orden, también definidos como unidades estructurales (Hageman et al 1998), corresponden a las ramas que componen la

colonia y que están formadas por agregaciones de pólipos. Con respecto a corales con crecimiento masivo, podría considerarse que se componen de una sola unidad de segundo orden, la colonia como tal. Sin embargo, se reconoce que algunas especies de corales con crecimiento masivo, como *Orbicella annularis*, construyen nódulos que bien pueden considerarse como módulos de segundo orden (Rosen 1986).

La complejidad de la conformación estructural en un organismo colonial, depende del grado de interconexión de sus módulos (Jakson 1985). Colonias que presentan módulos idénticos, autónomos y sin comunicación, tendrán una integración menor, con respecto a las colonias donde los módulos son especializados (alimentación, defensa, reproducción, etc.) y presentan un alto grado de comunicación. Por consiguiente, para entender los procesos de biomineralización que gobiernan en los corales, tales como la extensión, densidad y calcificación del esqueleto (que, a su vez, está regulado por el crecimiento de cada uno de sus módulos o pólipos), se tiene que conocer la complejidad estructural y el grado de interacción de los módulos que los conforman.

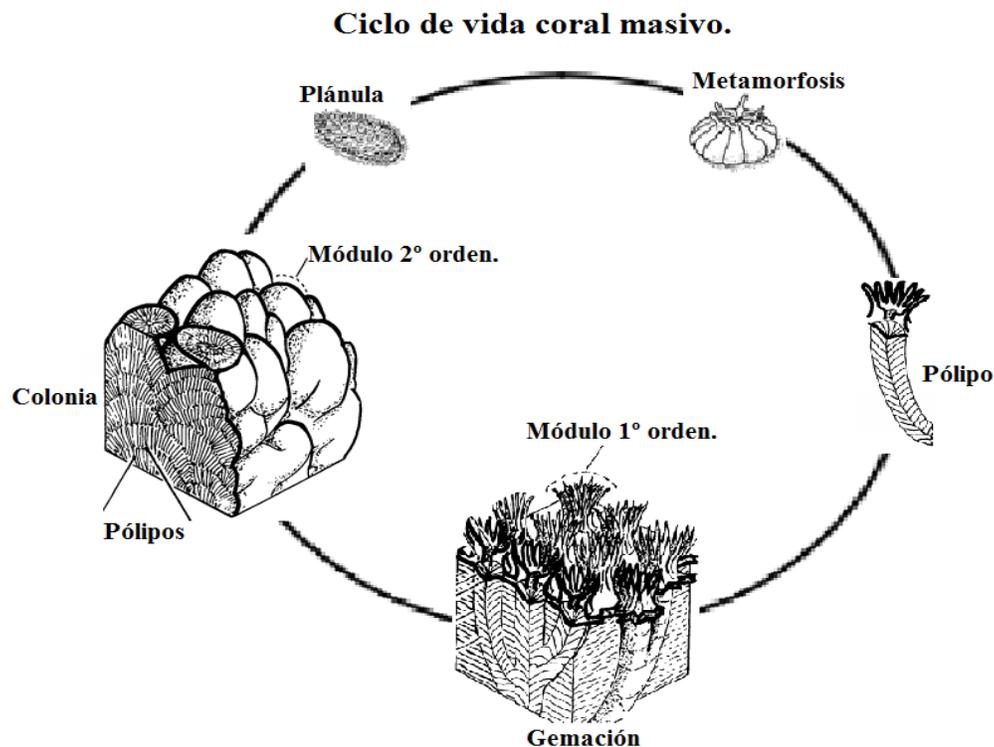


Figura 1. Ciclo de vida de un coral masivo. El pólipo es la unidad fundamental (Modulo 1º orden). Los modelos de 2º orden, están construidos por módulos de 1º orden. Modificado de Rosen 1986.

1.3 Procesos demográficos intracoloniales en los corales

Las corales escleractíneos son organismos coloniales que están constituidos por unidades estructurales llamadas pólipos (Barnes 1973, Milliman 1974). Aunque en un principio, estas colonias son formadas por un pólipo primario que fue producto de la reproducción sexual o genet (Harrison y Wallace 1990), la estructura colonial, se deriva de la división o gemación subsecuente del pólipo fundador. Debido a esta iteración, cada pólipo dentro de una colonia, generalmente, comparte la misma composición genética que el resto (Jackson y Coates 1986). A medida que cada pólipo crece, va depositando en su trayecto estructuras de carbonato de calcio (CaCO_3) llamadas coralitos. Las estructuras de los coralitos de cada pólipo están conformadas por elementos esqueléticos que en su conjunto son denominados "Micro-Arquitectura" (MA; Fig. 2). Esta organización esquelética está conformada por diseipimentos (estructuras en forma de placa que se forman periódicamente), de tal forma que a medida que el pólipo sube, se deposita una placa horizontal debajo en forma de "piso", separando así, el tejido vivo de la estructura calcárea. Por su parte, la teca es una "pared" calcárea semi-circular, que delimita el espacio del pólipo en la colonia. El cáliz es el espacio donde se aloja el pólipo, y esta seccionado por los septos, que son finas placas de CaCO_3 . Finalmente, el cenostelo es el espacio existente entre un cáliz y otro (Dávalos-Dehullu et al. 2008). La energía necesaria para que los pólipos puedan formar estas estructuras de CaCO_3 , la obtienen predominantemente (>95%), de los productos derivados de la fotosíntesis que lleva a cabo el alga dinoficea del género *Symbiodinium*, que vive dentro del tejido del pólipo (Gatusso et al. 1999). Todas las estructuras que conforman el coralito, pueden ser vistas como historias de vida de cada pólipo (Darke y Barnes 1993) debido a que se registran en ellas cambios fisiológicos derivados de fluctuaciones en el medio donde se desarrollan (Veron 2000) y de la posición que ocupan dentro de la colonia.

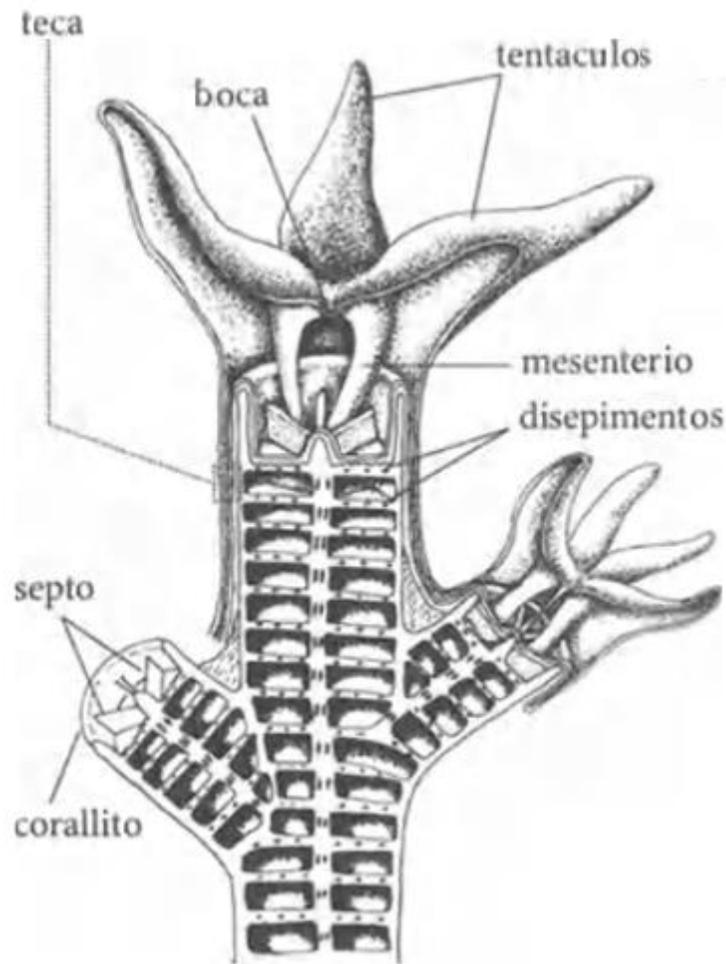


Figura 2. "Micro-Arquitectura" (MA), del esqueleto coralino. Todas estas MA, son observables en cada trayectoria de los pólipos. Modificado de Schumacher 1976.

En los corales existen dos tipos de crecimiento que aumenta el tamaño de la colonia. 1: crecimiento por el aumento del tamaño apical y radial del esqueleto y 2: crecimiento lateral y longitudinal del tejido vivo. El primero es producto del aumento continuo de la estructura calcárea, proceso conocido como calcificación (Carricart-Ganivet y Merino 2001), mientras que el segundo se debe al aumento de tamaño por gemación de sus pólipos (Darke & Barnes 1993), adicionando nuevos módulos (pólipos) a la colonia, aumentando así, el crecimiento de esta y permitiendo abarcar mayor porción de sustrato arrecifal. Este último tipo de crecimiento (gemación), también permite que el organismo se adecúe a las fluctuaciones ambientales y daños a la colonia, permitiendo recuperarse y, en última instancia, sobrevivir a tales perturbaciones (Done 1999). A su vez, la iteración o replicación de nuevos pólipos, puede darse de dos formas: 1) gemación intra-tentacular, es cuando el brote de un nuevo pólipo, ocurre, dentro de un corallito más viejo, produciendo un pólipo del mismo tamaño y

2) gemación extra-tentacular, este tipo de brote ocurren cuando un pólipo nuevo se forma fuera del coralito más viejo, produciendo un coralito “hijo” de menor tamaño (Matthai 1926). Si bien los pólipos dentro de una colonia tienen una misma identidad genética (Jakson y Coates 1986), estos son considerados entidades biológicas individuales. Una evidencia de esto, es que en algunas especies de corales escleractineos cada pólipo tiene una función ecológica diferente dependiendo del lugar que ocupe dentro de la colonia (Rowan 1997, Kai y Sakai 2008), por lo que su actividad reproductiva (sexual y asexual) puede diferir del resto. Adicionalmente, por medio de imágenes de la estructura interna de las colonias, se ha visto que las trayectorias de los pólipos no obedecen un patrón determinado, por el contrario, cada pólipo sigue una trayectoria distinta a los pólipos circundantes (Cohen y Holcomb et al. 2009).

Lo anterior podría obedecer a factores como la cantidad de nutrientes, luz y temperatura, que cada pólipo pueda obtener. Lo anterior debido a que estos factores tienen un gradiente diferente en la colonia, el cual varía de acuerdo con la posición en la que se encuentre cada pólipo; en consecuencia, traerá también variabilidad en la forma de crecimiento y la estructura general de los coralitos dentro de la colonia (Budd et al. 1994, Kaandorp et al. 2005, Kaniewska et al. 2009). Por ejemplo, la historia de vida en un organismo modular, como el coral, está relacionado con el nacimiento y muerte parcial de sus pólipos (módulos); generalmente, el aumento de módulos implica aumento en la edad del organismo, mientras que la muerte de sus módulos, implica enfermedad, competencia y/o cambios ambientales (Preston y Ackerly 2004). En los corales, las perturbaciones físicas y biológicas tales como el oleaje, sedimentación, cambio en el gradiente de luz, temperatura, interacciones ecológicas, entre otros, pueden resultar en la muerte parcial de la colonia, reflejándose en la eliminación de algunos pólipos, alterando la variabilidad en la forma de crecimiento y la estructura general de los coralitos y en última instancia, cambiando la forma de la colonia (Budd et al. 1994; Kaandorp et al. 2005).

Otro factor a considerar es la simbiosis entre el coral y el alga *Symbiodinium*, en tanto que esta última provee la energía necesaria para crecer y replicarse al primero; por tanto, visto desde el enfoque de demografía modular, la “individualidad del pólipo”, tiene que ser vista en conjunto con el alga simbiote. Por ejemplo, el coral *Orbicella annularis* puede albergar

más de un clado de *Symbiodinium* dentro de una misma colonia (Rowan et al. 1997), diferenciando así, la especialización de los módulos dependiendo de los diferentes tipos de clados de *Symbiodinium*. Estos factores hacen que el destino demográfico de los módulos dentro de la colonia tenga relevancia en los rasgos fenotípicos, reflejo de la adición de nuevos pólipos (gemación) con diferente fenotipo respecto a los módulos primarios. Además de que la sedimentación, nutrientes, luz y temperatura, regulan la tasa de natalidad y mortalidad de los pólipos, también juegan un papel predominante en la formación de las estructuras de CaCO_3 (calcificación). Por lo anterior, entender el reparto de recursos, el grado de interacción entre los pólipos y los factores ambientales que promueven o marginan el crecimiento de los pólipos, permitirán conocer la “individualidad” de estos y observar si existen cambios significativos de acuerdo a la posición que ocupe cada pólipo dentro de la colonia, permitiendo así, entender el crecimiento total de la colonia.

En este contexto, el conocimiento de la estructura demográfica de los módulos y sus posibilidades de desarrollo son dos factores de gran importancia en el estudio de las estrategias de crecimiento de los corales.

1.4 Factores ambientales que regulan el crecimiento modular y las características esclerocronológicas en los corales

El crecimiento de la colonia coralina implica un aumento en el crecimiento de la estructura calcárea y un aumento del tejido vivo. El aumento del tejido depende de la formación de nuevos pólipos que, a su vez, modifican la estructura del esqueleto (Barnes 1973, Darke y Barnes 1993). Esta modificación del esqueleto por adición de nuevos pólipos, está influenciada por los factores ambientales del entorno donde se desarrolla la colonia (Darke y Barnes 1993), así como por factores genéticos (Kaandorp et al. 2005). Por tanto, el tamaño, forma y disposición de estos nuevos pólipos, junto con los pólipos anteriores, sus tasas de nacimientos (gemación) y mortalidad, son responsables de la morfología final de la colonia (Budd et al. 1994; Kaandorp et al. 2005).

Por su parte, a medida que la colonia crece, bandas de distinta densidad ($\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$; alta densidad, baja densidad) son marcadas en el esqueleto coralino, las cuales representan las

épocas de mayor y menor calcificación durante un año (Knutson 1972). A partir de estas bandas se pueden calcular la tasa extensión (acreción) anual de la colonia (cm año^{-1}) y la tasa de calcificación ($\text{g CaCO}_3 \cdot \text{cm}^2 \text{ año}^{-1}$; Dodge y Brass, 1984).

Si bien, aún no se cuenta con evidencia de que estos dos procesos, aumento del tejido por adición de nuevos pólipos y acreción de la colonia por depósito de CaCO_3 , estén relacionados, es decir, el crecimiento del esqueleto no está directamente relacionado con el crecimiento del tejido, si se cuenta con abundante evidencia que indica que ambos crecimientos están fuertemente regulados por factores ambientales. Algunas de las variables ambientales que más influyen en el crecimiento coralino son la luz (Buddemeier 1974, Hoogenboom et al. 2008, Colombo-Pallotta et al. 2010, Gutiérrez-Estrada 2017), la temperatura (Lough y Barnes 2000, Cruz-Piñón et al. 2003, Carricart-Ganivet 2004, Merks et al. 2004, Carricart-Ganivet et al. 2012), la concentración de nutrientes (Atkinson y Bilger 1992, Lough et al. 1999, Fabricius 2005), la sedimentación (Dodge et al. 1975, Loya 1976, Barnes y Lough 1999, Fabricius 2005), y el estado de saturación de la aragonita (Ω_{ar}) (Gattuso et al. 1998, Kleypas et al. 1999, Langdon et al. 2000, Marubini et al. 2001), entre otros.

De las variables antes mencionadas, se ha observado que la luz juega un papel predominante en la producción de CaCO_3 (Goreau 1959). Esto debido a la relación simbiótica que mantienen los corales con *Symbiodinium*, quien, derivado de su fotosíntesis, le da los productos necesarios a los pólipos (p.ej., glicerol, oxígeno) para que puedan construir estructuras de carbonato de calcio (Gattuso et al. 1999). Debido a esta relación mutualista, se ha considerado a los corales escleractínios como foto-dependientes, en tanto que modifican su metabolismo, fisiología y morfología de acuerdo con la cantidad y calidad de luz disponible (Iglesias-Prieto et al. 2004, Hoogenboom et al. 2008, Colombo-Palotta et al. 2010, López-Londoño 2015, Gutiérrez-Estrada 2017). Esta foto-dependencia ha sido ampliamente estudiada; por ejemplo, Dodge y Brass (1984) observaron que la morfología de las colonias de *Orbicella annularis* modifican las características esclerocronológicas, atribuyendo el cambio de morfología a la profundidad, y por tanto a la disponibilidad de luz. Mientras que a través del estudio del coral *Orbicella faveolata*, Bosscher (1993) observó cambios en las características esclerocronológicas reguladas por el gradiente lumínico, registrando

extensiones mayores donde la disponibilidad de luz es mayor y un aumento en la densidad del esqueleto coralino, cuando la luz era limitada. Contrariamente, Carricart-Ganivet et al. (2007), utilizando colonias del género *Porites*, no observaron cambios en las características esclerocronológicas con el aumento de la profundidad (0-20m). Estos autores lo atribuyeron, a una estrategia de crecimiento diferente en el género *Porites* con respecto a *Orbicella*, y a una posible adaptación a los gradientes de luz. No obstante, los autores concluyeron que cambios en la densidad, extensión y por ende en la calcificación, pudieran ser observables si el rango de profundidad se aumentara (>20m).

Estudios más recientes (López-Londoño 2015, Gutiérrez-Estrada 2017), realizados en el Caribe mexicano, han demostrado que la disponibilidad de luz afecta las características de crecimiento. Gutiérrez-Estrada (2017) observó que la microestructura del esqueleto de *Orbicella faveolata*, concretamente los disepimentos exotecales en cuanto a número y densidad, están regulados por la luz que recibe el coral, disminuyendo la extensión esqueletal en función con la profundidad y aumentando la densidad en proporción con la profundidad. Por su parte, López-Londoño (2015) dispuso colonias de *Orbicella faveolata* a diferentes niveles de inclinación (90°, 65°, 45°, 25°, 0°), para evaluar el desempeño fotosintético. Aunque con una correlación moderada, registró cambios en las tasas de calcificación en los diferentes niveles de inclinación.

Si bien los trabajos antes mencionados han descrito las respuestas y cambios en las características esclerocronológicas en función de un gradiente luz-profundidad, a una escala organismo-colonia, este mismo enfoque puede ser explorado a una escala modular. A esta escala, cambios en la densidad, extensión y calcificación podrían ser explorados para diferentes partes de una misma colonia, como resultado del gradiente en la disponibilidad de recursos en el que los módulos-pólipos se desarrollaron a lo largo de su vida. Adicionalmente, utilizando esta misma heterogeneidad en la disponibilidad de recursos en la colonia, se puede estudiar el destino demográfico (p.ej., nacimientos, muertes) de los pólipos que componen la colonia y explorar si existe un desarrollo diferencial (extensión, gemación y muerte), dependiente de la posición que ocupen dentro de la misma.

1.5 Implicaciones esclerocronológicas.

Como se describió previamente, los corales son organismos constituidos de múltiples módulos llamados pólipos (Rosen 1986). Mientras los pólipos crecen, secretan microestructuras calcáreas (Goreau y Goreau 1959), y la suma de todas las estructuras formadas por los pólipos dentro de la colonia constituyen el esqueleto. Durante la formación del esqueleto, bandas de densidad alterna son marcadas en el (Knutson et al. 1972). Es ampliamente reconocido que estas bandas de crecimiento de densidad alterna (alta densidad HD, baja densidad LD), representan las épocas de mayor y menor calcificación. Este patrón de bandas permite analizar, retrospectivamente, los parámetros de crecimiento del esqueleto coralino mediante 3 variables que contienen información complementaria: (1) la tasa de extensión del esqueleto (2) la densidad del esqueleto y (3) la tasa de calcificación (Dodge y Brass 1984, Carricart-Ganivet et al. 2000). Un factor a destacar, es que estas bandas de crecimiento formadas en el esqueleto coralino están íntimamente relacionadas con las condiciones ambientales predominantes donde se desarrolla el coral, y por tanto, el análisis de estas bandas se ha usado como una herramienta para reconstruir las condiciones ambientales en donde se desarrollan los corales (Knutson et al. 1972, Buddemeier 1974, Chalker et al. 1985), acidificación del océano (Lough y Cooper 2011) efectos del aumento de la temperatura sobre el crecimiento coralino (Lough y Barnes 1997) entre otras.

Sin embargo, estos trabajos dependen de las conjeturas que se hagan a partir de las imágenes de rayos X₂ donde se miden las características esclerocronológicas (Extensión cm año^{-1} , Densidad $\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$, Calcificación $\text{g CaCO}_3 \cdot \text{cm}^2 \text{ año}^{-1}$). Lo anterior implica, extraer la colonia de coral y/o núcleo, para después obtener del eje de crecimiento máximo, lajas del material calcáreo, de las que se obtendrán las radiografías. Sin embargo, al tener solo una parte mínima del total de la colonia, las características esclerocronológicas medidas no pudieran estar representando el crecimiento real que existe en todas las partes del coral y los valores obtenidos pueden tener una alta variabilidad en distintas regiones de la colonia. Esta variabilidad, puede ser producto del arreglo modular de los corales y la posición que ocupe cada pólipo, que hace que cada módulo tenga una accesibilidad diferencial a recursos, como luz y alimento, derivando en tasas de extensión, densidad y calcificación más altas o más bajas, dependiendo de la cantidad de recursos capturados.

Una prueba de lo anterior es la variación de las características esclerocronológicas encontrada dentro de una misma laja obtenida de un núcleo (Rico-Esenaro et al. 2018), en este trabajo, registraron variaciones intra-banda del 12% y 16%, para la calcificación y densidad respectivamente, causada por la irregularidad de las bandas. Esto sugiere, que si existe variación dentro de una misma laja, la variación aumentará cuando se hagan lecturas de las bandas de densidad, en diferentes zonas y ángulos de crecimiento de la colonia. Aunque lo anterior no es un tema menor, por las implicaciones que tendría al hacer reconstrucciones climáticas, hasta el momento no existen trabajos que reporten características esclerocronológicas medidas en toda una colonia de coral.

Por tanto, una de las intenciones de esta investigación, es determinar la tasa extensión, densidad y tasa de calcificación en diferentes ángulos de una misma colonia, mediante tomografía computarizada, la cual permite obtener imágenes en diferentes orientaciones con lo que se podrá evaluar el efecto del arreglo modular de los corales en las características esclerocronológicas para entender cómo sus módulos incorporan la información a sus estructuras de acuerdo con su posición espacial dentro de la colonia. Esto permitirá hacer reconstrucciones climáticas más confiables.

2. Antecedentes

2.1 El coral como organismo modular

El crecimiento modular y la forma de desarrollo de los pólipos en los corales ha sido objeto de varios enfoques. Por ejemplo, Barnes (1973) observó que la forma final de las colonias en corales masivos y ramificados está determinado por el grado y patrón de replicación de los pólipos. Otros trabajos han demostrado que la tasa de calcificación de los pólipos apicales de las ramas de *Acropora palmata*, tiene una tasa de calcificación entre 4 y 8 veces mayor los pólipos laterales y basales (Goreau 1959; Fang et al. 1989). Uno de los trabajos más relevantes, en términos de modularidad en corales, fue el realizado por Rosen (1986) quien nombró a los pólipos como unidades morfológicas iterativas, responsables de la forma y organización de la colonia coralina. Estableció que en los corales hay diferentes niveles u

órdenes de organización modular; el primer nivel está determinado por la iteración de pólipos, mientras que el segundo orden se alcanza cuando la organización de los pólipos produce unidades reiterativas distinguibles, como las ramas en los géneros *Acropora* o *Pocillopora*, o los nódulos y montículos observados en colonias masivas, principalmente en el género *Orbicella*. Una de las ideas más cuestionadas de este trabajo la creencia de que el pólipo principal o fundador es el responsable de iterarse para desarrollar nuevos módulos, similar al meristemo en una planta. Esta idea, sin embargo, tiene alcance limitado ya que en palabras del autor: el uso de nuevas tecnologías podrá contribuir al estudio de modularidad en los corales, ya que una de las limitaciones, para entonces, era la incapacidad técnica para seguir la genealogía de los pólipos debido al carácter del esqueleto del coral. Más recientemente, Darke y Barnes (1993), mediante el uso de radiografías (Rayos-X) hechas a lajas de *Porites* spp. de diferentes latitudes, siguieron las rutas de los coralitos con el fin de distinguir el inicio, medir el crecimiento a partir de las bandas de densidad y observar la replicación de los coralitos. Ellos observaron que conforme la colonia crece se crea un espacio entre los coralitos, el cual es ocupado por un coralito nuevo. Cuando la colonia de *Porites* tiene entre 5-8 años, empieza a crear nódulos o montículos, estas protuberancias crean crecimientos desiguales entre los coralitos, encontrando mayor tasa de división en la cima de los montículos que en las partes laterales de los mismos. Lo anterior provoca una curvatura en la trayectoria de los pólipos, donde los coralitos más “viejos” se reabsorben en las bases de los montículos y los coralitos más jóvenes inician su trayectoria hacia arriba. También registraron una edad promedio del pólipo entre 3-5 años, alcanzando un máximo de 8 años. Si bien estas observaciones aportan información relevante, la limitación de tener una imagen bidimensional de una estructura tridimensional, puede alterar las interpretaciones realizadas en tanto que existe traslape de las trayectorias de los pólipos.

En cambio, otros estudios han centrado sus objetivos en evaluar el “fitness” de los pólipos de acuerdo con la posición que ocupan en la colonia. Sakai (1998), mediante observaciones directas al tejido, evaluó si la posición del pólipo tenía alguna relación con la producción de gametos. El autor llegó a la conclusión que los pólipos de las zonas laterales y basales tenían un volumen de huevos menor al de los pólipos que se encontraban en las zonas superiores. Lo anterior sugiere, según el autor, que los pólipos juegan roles diferentes de acuerdo con su posición.

Aunque se cuentan con estudios como los anteriormente descritos, no se conoce que implicaciones esclerocronológicas (p.ej., densidad, extensión y calcificación), pudiera tener el arreglo y posición de los pólipos los corales. Tampoco se conoce el número de gemación promedio de los pólipos y si existe relación con su posición. En este sentido y debido al gran potencial de *O. annularis* para incorporar información ambiental y climática en su esqueleto calcáreo, este trabajo pretende entender las relaciones entre la arquitectura esquelética y las bandas de densidad de *O. annularis*, enfocándose en la disposición de las trayectorias de los coralitos para entender la dinámica poblacional de sus pólipos.

2.2 Tomografía computarizada (TC)

Algunos trabajos, cuyo objetivo es analizar las bandas de crecimiento anual en colonias de coral, utilizan como método para revelar dichas bandas, imágenes de Rayos-X (RX) por ser un método efectivo y relativamente asequible (Barnes y Lough 1997, Lough y Barnes 2000, Carricart-Ganivet y Barnes 2007), sin embargo, mediante este método la colonia o núcleo coral es seccionada para extraer una laja del eje de crecimiento máximo, a partir de la cual, se genera la imagen RX, por lo que la estructura interna de la colonia antes del corte es desconocida y una vez realizado este, es destruida. Muchas veces la laja obtenida no representa una buena sección del crecimiento máximo de la colonia, debido a que la trayectoria de los coralitos se entrecruza con el corte de la laja. Una laja adecuada es aquella donde la trayectoria de los coralitos, construida por los pólipos, es paralela al eje del corte, mientras que un corte malo es aquel donde las trayectorias de los coralitos son perpendiculares al eje del corte (Yudelman 2014). Por consiguiente, el uso de la metodología de imágenes de RX presenta limitaciones para obtener las trayectorias de coralitos, en tanto que tener un solo plano imposibilita mostrar los diferentes ángulos de la trayectoria que sigue un pólipo a lo largo de su vida.

Por su parte, la tomografía computarizada (TC) es un método no destructivo en el cual no se realiza corte alguno (Zapalski y Dohnalik 2013), a partir del cual se obtienen múltiples imágenes en diferentes ángulos, llamadas proyecciones, las cuales son generadas por un haz de rayos-X que atraviesa al objeto analizado (Coulam 1981), lo que permite construir

representaciones tridimensionales (axial, coronal y sagital) de la estructura interna y externa del objeto.

La tomografía computarizada surgió como una herramienta de uso médico (Hounsfield 1973). Debido a la versatilidad de análisis que se pueden hacer a partir de proyecciones 3D (i.e., diferenciar densidades, manipular imágenes y hacer segmentaciones de sitios de interés), ha sido adaptada para investigar otras ramas científicas, por ejemplo, paleontología (Ketchman 2001, Cunningham 2014), ciencias de la tierra (Ashi 1997, Cnudde et al 2006), y ciencias biológicas (Bosscher 1993, Cantin et al. 2010, Saadat et al. 2011), entre otras disciplinas.

En lo que respecta a la aplicación de la TC en estudios de crecimiento coralino, Dodge (1980), fue el primero en sugerir que la TC podría ser empleada para evitar seccionar la colonia. A partir de este trabajo, la TC se empleó como una herramienta para analizar las bandas de densidad y la colonia coralina bajo diferentes enfoques que van desde analizar el crecimiento de los corales de acuerdo con un gradiente lumínico (Bosscher 1993, Goffredo et al. 2004), estudiar su morfología (Kruszynski et al. 2006, 2007, Naumann et al. 2009), relacionar las bandas de densidad con el cambio climático (Bessat y Buigues 2001, Cantin et al. 2010), bioerosión (Beuck et al. 2007, De Carlo 2015) trazadores químicos (Bastidas y García 1999, De Carlo 2017), hasta estudiar la extensión esqueletal (Logan y Anderson 1991, Yudelman et al. 2014), entre otros.

Actualmente la TC, junto con la digitalización 3D de superficies, ha permitido hacer modelos computacionales de crecimiento y morfogénesis (Merks et al. 2004, Chindapol y Kaandorp 2013, Cresswell et al. 2017) Sin embargo, por falta de datos reales como son 1) las tasas de replicación y eliminación de los pólipos en diferentes zonas de la colonia, 2) las respuestas de los pólipos a nivel intracolonia por la cantidad de luz captada, 3) la longevidad promedio del pólipo, estos estudios parten de múltiples generalidades al desarrollar sus modelos. Por tal motivo, creemos que el uso de la TC, permitirá por primera vez obtener datos reales, que en un futuro puedan ser utilizados para ser más robustos estos modelos.

Así, el uso de TC permite una visualización de la estructura interna de las colonias de coral, a partir de lo cual es posible seguir y medir la tasa de extensión de cada corallito, misma que puede ser vista y analizadas en cualquier parte de la colonia (Helmle et al. 2015). De forma adicional, el número de veces que cada trayectoria del corallito, construida por el pólipo, cruza distintas bandas de crecimiento anual, puede ser un estimador de la edad individual de cada pólipo. De igual manera, la tasa de natalidad y de mortalidad de los pólipos puede ser obtenida mediante el análisis de imágenes en 3D de las colonias generadas por las TC. La tasa de natalidad se puede estimar siguiendo la trayectoria del pólipo “fundador”, y detectar así, el número de veces que se dividió producto de la gemación (misma técnica con los pólipos subsecuentes). Mientras que la mortalidad, por su parte, se calcula obteniendo la cantidad de pólipos que no obtuvieron la extensión máxima de la colonia.

3. Justificación académica

Con el descubrimiento del patrón de bandas alternas de crecimiento en los corales masivos (Knutson et al. 1972) se abrió, en los océanos tropicales, la posibilidad de utilizar a los corales como proxies para hacer reconstrucciones ambientales. Para obtener una reconstrucción climática confiable a partir del estudio de los esqueletos coralinos, es necesario entender la manera en que éstos crecen, cómo se desarrollan, las implicaciones que tiene la dinámica poblacional de sus pólipos y cómo es que sus módulos incorporan la información a sus estructuras de acuerdo con su posición espacial dentro de la colonia.

4. Pregunta de investigación

Si el crecimiento y morfología de los esqueletos de *Orbicella annularis* están ligados a las estructuras esqueléticas y a la estructura demográfica de sus corallitos, ¿cuáles son las implicaciones esclerocronológicas de ello para el uso de los corales como indicadores ambientales?

5. Hipótesis

Si la posición de los pólipos dentro de una colonia está relacionada con la disponibilidad y habilidad para captar recursos (Muko et al. 2000; Merks et al. 2004; Kaandorp et al. 2011, Cresswell et al. 2017) y, además, se considera a cada pólipo como una entidad donde cada uno toma recursos, deposita esqueleto, se desarrolla y se replica (Rosen 1986, Kim y Lasker 1998, Darke y Barnes 1999; Merks et al. 2004), entonces, las características esclerocronológicas (extensión $\text{cm}^2 \cdot \text{y}^{-1}$, densidad $\text{g CaCO}_3 \cdot \text{cm}^2$, y calcificación $\text{g CaCO}_3 \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{y}^{-1}$), y el destino demográfico de sus módulos (tasa de gemación, edad, longitud de trayectorias y tasa de mortalidad) en una misma colonia de *Orbicella annularis*, tendrán variaciones y estarán regulados por el grado de inclinación y la posición que ocupen dentro de la colonia respectivamente. Finalmente, la suma de esa variación intracolonia dictará la morfología y tamaño de la colonia.

6. Objetivos

6.1 Objetivo general:

- Describir los procesos demográficos de los pólipos de dos colonias del coral *Orbicella annularis* de diferente edad, a partir de tomografías computarizadas, para analizar las implicaciones esclerocronológicas resultantes del arreglo modular de las colonias.

6.2 Objetivos particulares:

- Identificar el patrón de bandeo alterno de distinta densidad en los esqueletos de *O. annularis* y seguir y medir las trayectorias de los corallitos a lo largo de la vida de las colonias. A partir de lo anterior, obtener las tasas anuales de nacimiento y muerte de los corallitos.
- Medir las características esclerocronológicas (extensión, densidad y calcificación), en diferentes ángulos de la colonia (90° , 65° , 45° , 25°).

- Obtener la tasa de reproducción asexual y el número de años promedio, de la vida de un pólipo de *O. annularis*.

7. Métodos

7.1 Actividades de campo

En 2010, utilizando equipo de buceo autónomo y con ayuda de cincel y martillo, se recolectó una colonia de aproximadamente 12 cm de diámetro del coral *Orbicella annularis*, creciendo a 5m de profundidad en el arrecife Anthony's Key, Roatán, Honduras (16°19'36" N, 86°34'19" O). Por otra parte, en el 2017, con el mismo método y a la misma profundidad, se obtuvo una colonia más de *O. annularis*, de 6 cm de diámetro en "La Bocana" (20°87'97" N, 86°84'97" O), perteneciente al arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo, México (Fig. 4). Al momento de ser extraídas, las dos colonias, se encontraban ubicadas por arriba de los nódulos o colonias adyacentes, por lo que el sombreado de otro nódulo en la parte apical-central de las colonias extraídas, si existiera era mínimo (Fig. 3). Luego de su extracción, las colonias fueron puestas al sol para desecar el tejido vivo.



Figura 3. Colonia 6Y, extraída en noviembre del 2017 de la "La Bocana" Puerto Morelos, Quintana Roo, México. La colonia 6Y se encuentra en la parte superior (círculo rojo), detrás de ella se observa una regla de aluminio de 30 cm.

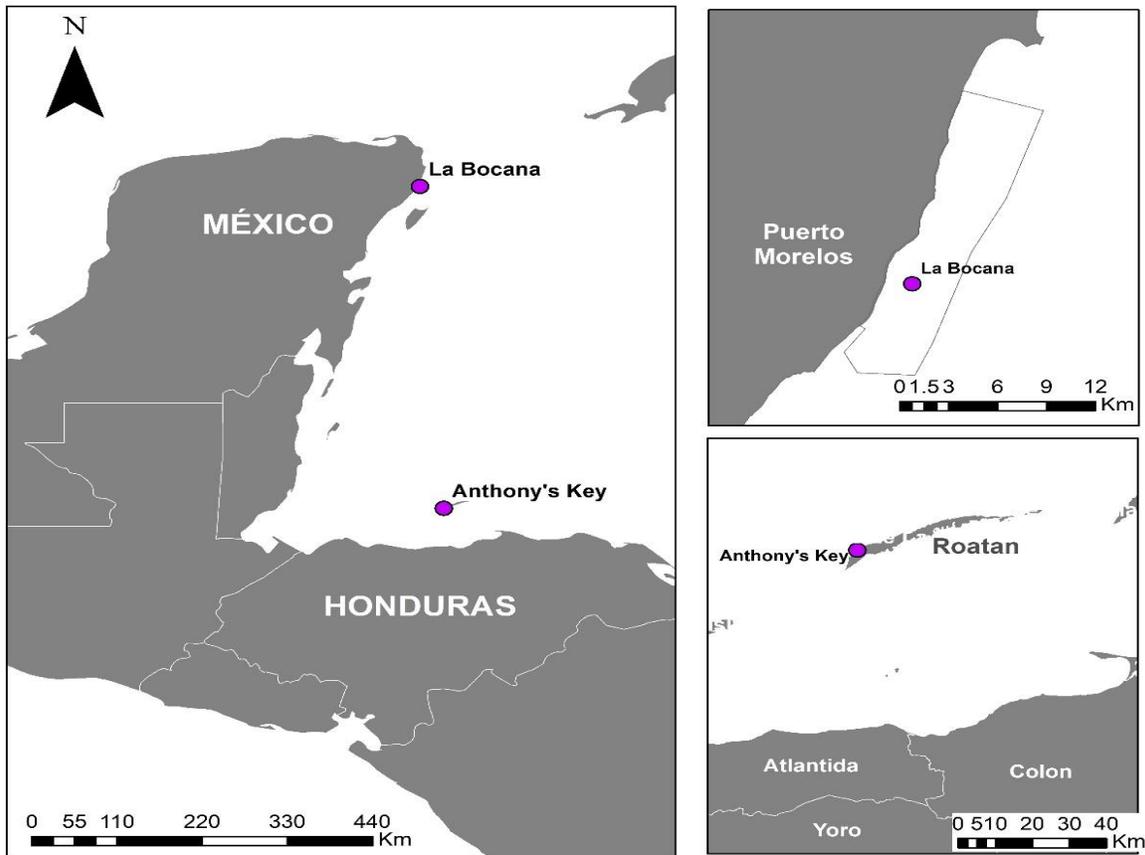


Figura 4. Localización geográfica del sitio de muestreo. Anthony's Key, Roatán, Honduras (16°19'36" N, 86°34'19" O). "La Bocana" Puerto Morelos, Quintana Roo, México (20°87'97" N, 86°84'97" O).

7.2 Adquisición de imágenes por TC

Con la ayuda de un tomógrafo médico, modelo ORBITS CT system, el cual proporciona 500 cortes de 0.5 mm de espesor, se obtuvo de una de las colonias (12 cm, a partir de ahora 12Y) de *O. annularis* una tomografía computarizada (TC). Durante la exposición se empleó un estándar de aragonita, constituido por 8 bloques de grosor y densidad conocida (2.83 g $\text{CaCO}_3\text{cm}^{-3}$) fabricados a partir de la concha de *Tridacna máxima* (Carricart-Ganivet y Barnes 2007). El escaneo de la colonia se realizó con una potencia de 130 Kv y 1mAs. Posteriormente, la colonia de 6 cm (6Y, respectivamente), fue llevada al Laboratorio Nacional de Manufactura Aditiva y Digital (MADiT-UNAM), en donde se obtuvieron tomografías con el uso de un Tomógrafo Industrial Nikon Metrology XTH H 225ST. Utilizando una potencia de 200 Kv y 350 uA, nuevamente durante el escaneo, fueron utilizados los 8 bloques de *Tridacna máxima* (Fig. 5).

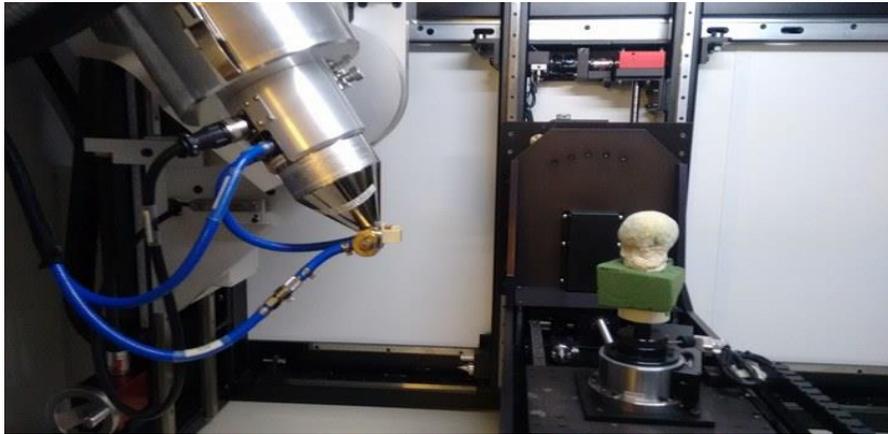


Figura 5. Escaneo de muestra 6Y. Tomógrafo Industrial Nikon Metrology XT H 225, perteneciente al Laboratorio Nacional de Manufactura Aditiva y Digital (MADiT-UNAM).

7.3 Principios de la TC

El objetivo principal de la TC es medir la transmisión de rayos-X en el organismo, cuerpo u objeto analizado, para inspeccionar su estructura interna y externa. Este proceso está dividido básicamente por dos fases. 1) El proceso físico de atenuación que sufre el haz de fotones (Rayos-X) al atravesar el cuerpo estudiado (Kiekens 2011). En él se incluye el flujo de rayos-X producidos por un tubo de rayos-X compuesto por un ánodo y cátodo (McCollough 1997), la absorción que se genera en el objeto y la detección de los rayos-X que lo atraviesan. La combinación de estos dos últimos elementos (absorción, transmisión y detección), son los responsables de generar las proyecciones; y 2) El proceso matemático que captura y procesa diferentes valores de atenuación para generar reconstrucciones 3D. Por lo anterior, la primera fase determinará directamente a la segunda fase.

Con base en lo anterior, podemos observar que el coeficiente de atenuación (μ) dependerá, en gran medida, de la capacidad del objeto analizado para bloquear fotones. Esta característica será directamente proporcional a la densidad del material que conforma el objeto. Por tanto, si un objeto presenta un bajo μ , dejará pasar un número mayor de rayos X, en contraste, un objeto que presenta un alto μ dejará pasar menos rayos X (Bushberg 2002). En términos de imagen, esta diferencia en el μ se traducirá en una escala de grises diferencial similar a una RX; a partir de esta diferencia de grises podrá obtenerse la densidad de las diferentes partes que conformen el objeto analizado, para después hacer la reconstrucción del objeto. A diferencia de las RX, las imágenes por TC están conformadas por unidades

volumétricas de imagen llamadas voxel (volumetric pixel) y no a unidades planas denominadas píxel (picture element).

En las imágenes por TC se asigna a cada voxel un tono de gris que dependerá del μ , del espesor y de la capacidad del detector, y servirán, para la reconstrucción tridimensional en una matriz numérica (Hounsfield 1973) que permiten representar, cuantificar y diferenciar densidades, de acuerdo con el nivel de atenuación (escala de gris) asignado.

7.4 Análisis de la estructura demográfica de los coralitos en *O. annularis*

Las imágenes obtenidas, por medio de las TC fueron analizadas mediante los programas Drishti v.2.6.3 (<https://github.com/nci/drishti/releases>) el cual es capaz de procesar imágenes en formato DICOM. A partir de las imágenes de los planos sagital, coronal y transversal (Fig. 6) obtenidas con Drishti, se generó un modelo en 3D de las colonias de *O. annularis* (Fig. 7). Los componentes de esta reconstrucción se reducen básicamente a dos, blanco que corresponde al esqueleto coralino (valores altos en unidades Hounsfield) y negro correspondiente al aire (valores bajos en unidades Hounsfield). Por consiguiente, las áreas del esqueleto (voxeles) con mayor intensidad de blanco, tendrán, mayores UH y por tanto mayor densidad.

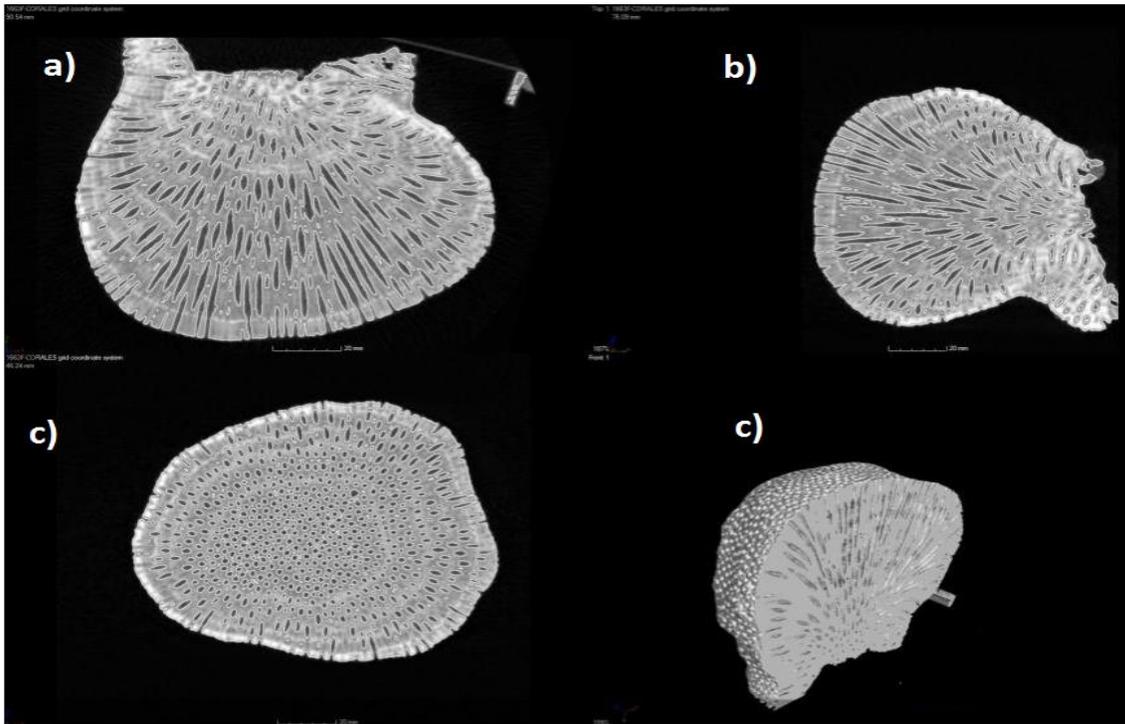


Figura 6. Planos **a)** sagital, **b)** transversal y **c)** coronal de la colonia 12Y. Estos planos son pilas de imágenes bidimensionales.

La reconstrucción 3D solo consiste en una representación virtual de la colonia. Para analizar la estructura interna de la colonia, la reconstrucción 3D tiene que ser segmentada para poder visualizar los sitios de interés.

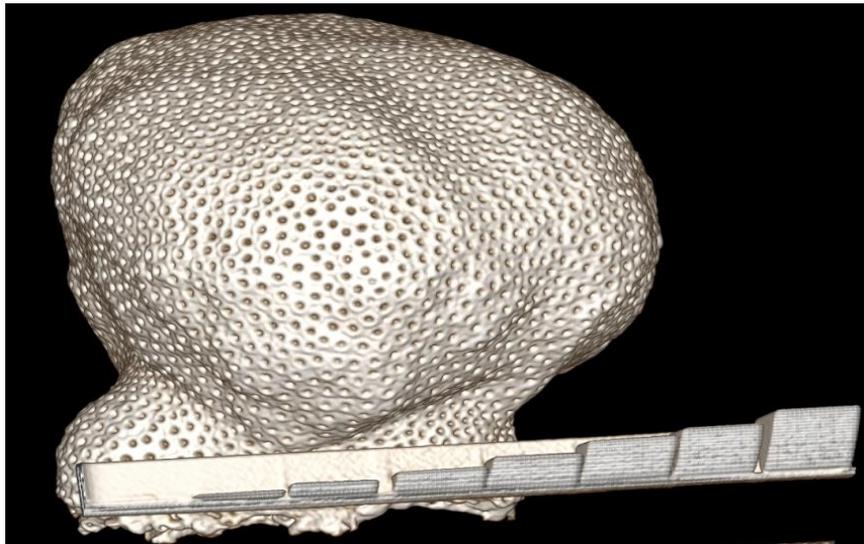


Figura 7. Modelo 3D de una colonia de *O. annularis* obtenido a través de TC. En la parte inferior, se observa el estándar 8 bloques de grosor y densidad conocida ($2.83 \text{ g CaCO}_3\text{cm}^{-3}$) fabricados a partir de la concha de *Tridacna máxima*.

7.5 Segmentación

La segmentación es el proceso de cortar virtualmente el objeto escaneado para analizar las secciones de interés (Sheppard et al. 2004). Esta división va desde una imagen 2D, hasta subregiones del volumen 3D total (compilado de imágenes). La segmentación parte del hecho de que zonas del objeto escaneado comparten características, lo que es traducido en un coeficiente de atenuación (μ) homogéneo en estas regiones, y que contrasta con otras regiones que difieren en cuanto a su μ (más alto o más bajo), y que podrá ser visualizada en la imagen por un espectro de grises a lo largo de la imagen (Fig. 8). La segmentación divide a la colonia en “n” subregiones las cuales cumplen con diferentes condiciones (color de gris). Dicho lo anterior, y teniendo en cuenta que en la TC realizadas a las colonias de coral, solo existen dos elementos preponderantes (aire= negro, esqueleto CaCO_3 = blanco) y que el objeto de estudio son las trayectorias de los pólipos, se utilizó el método de segmentación llamado “contornos activos”, para separar el aire que se aloja dentro de los coralitos y seccionar la trayectoria individual de un coralito específico del resto de la colonia (Fig. 9). Este método delimita determinado objeto de la imagen produciendo un contorno en la periferia de este y aislándolo del resto de la imagen (Matías et al. 2014). Para trazar la posición del coralito a lo largo del estudio (TC), por medio de contornos activos se marcan a cada imagen 2D, del compilado de 514 (colonia 12Y) y 764 (colonia 6Y) imágenes.

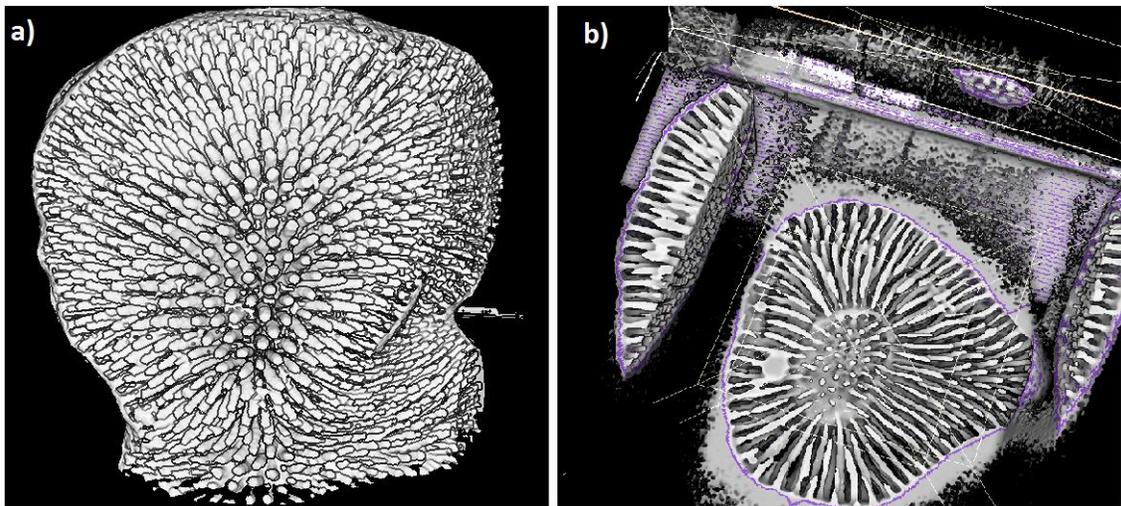


Figura 8. Segmentación de trayectorias de pólipos. A diferencia de la figura 3, en esta imagen se reconstruye el interior de los coralitos. a) Trayectorias mostrando toda la colonia. b) Segmentación virtual de la colonia.

7.6 Tasas de gemación

Empleando nuevamente los contornos activos, por medio de Drishti Paint (herramienta dentro del *software* Drishti), se asignó una etiqueta de color cada vez que un coralito se replicaba. Para este propósito, se utilizó primeramente la pila de imágenes del plano coronal, se ubicó la imagen correspondiente a la sección más basal de las colonias, y se marcaron los coralitos primarios o fundadores de las colonias 12Y y 6Y. A los coralitos que conformaban este grupo se les llamo Generación uno (G1) (Fig. 9).

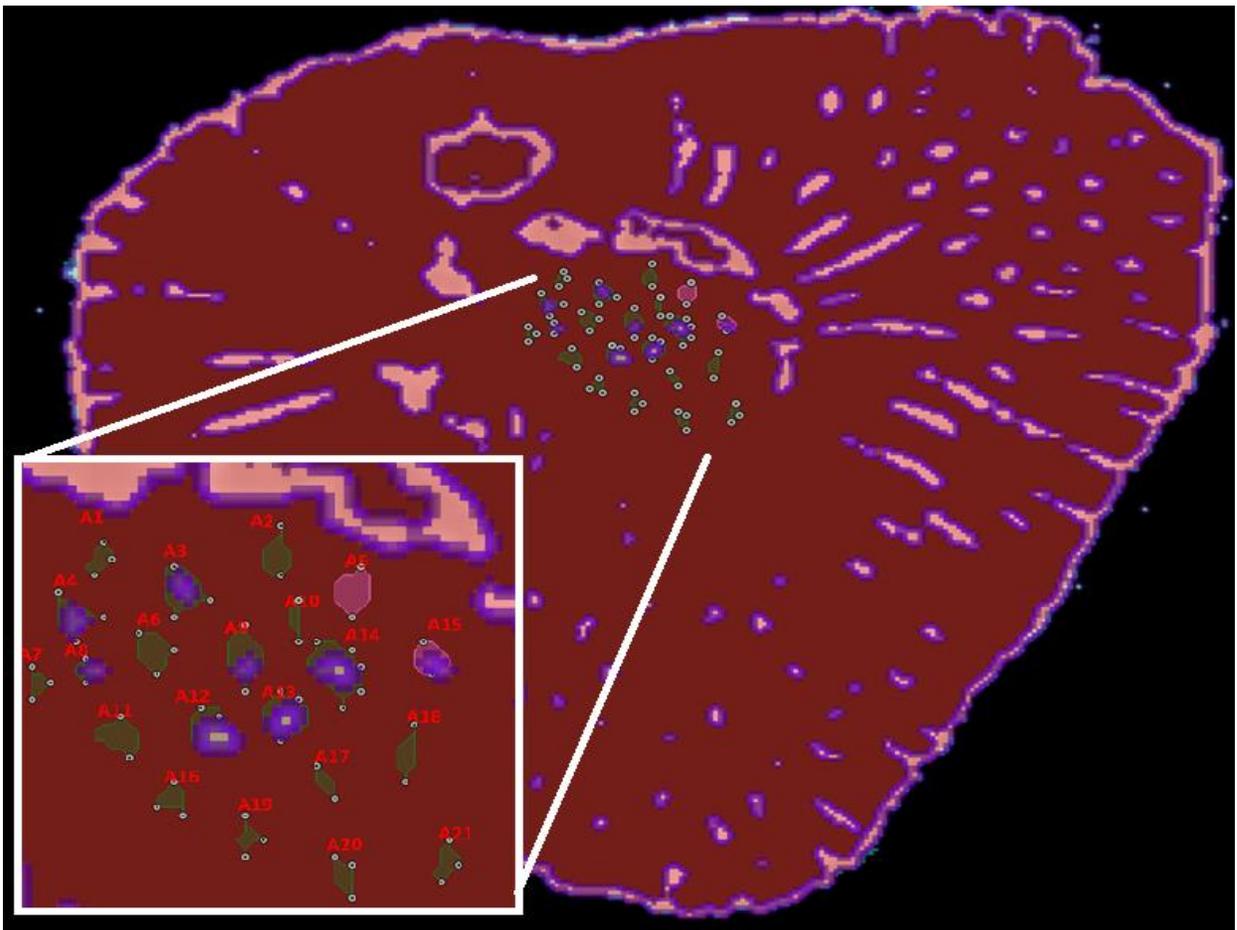


Figura 9. Imagen basal de la pila coronal (base de la corona). Se identificó la primera generación de pólipos (G1). Colonia 12Y.

Una vez identificados los coralitos fundadores, se marcó (color verde; Fig. 10a) el área de cada uno de los coralitos. Marcada la superficie correspondiente al coralito seleccionado, se sobrepuso la imagen siguiente (de la misma pila, plano coronal) y se marcó de nuevo el contorno del mismo coralito, así sucesivamente hasta terminar con la trayectoria del coralito. Cuando se detectaba una bifurcación en la trayectoria del coralito, se le asignaba una etiqueta

de diferente color (rojo; Fig. 10b), representando con este color, el momento en que un pólipo se iteraba, produciendo uno nuevo. Para evitar errores en la marca de gemación a lo largo de la ruta del coralito, se realizó una verificación con la pila de imágenes de los planos sagital y transversal.

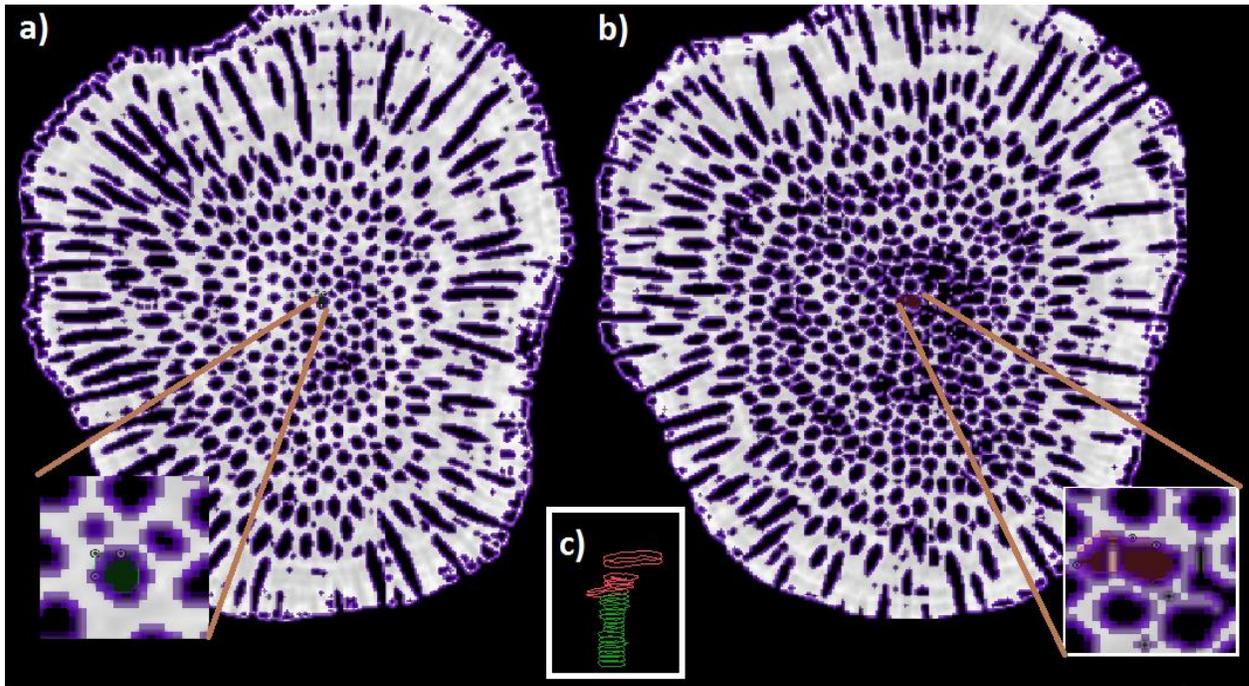


Figura 10. Segmentación usando el método “contornos activos”. **a)** Se elige un coralito para etiquetar su trayectoria (color verde). **b)** Cuando se detecta que el coralito bifurca su ruta se marca con una etiqueta diferente (color rojo). **c)** El visor 3D, va trazando la ruta conforme se marcan los segmentos de imágenes (50 imágenes de la pila coronal), permitiendo una reconstrucción 3D de las trayectorias de los coralitos.

7.7 Extensión de trayectorias

Una vez realizada la segmentación de las curvas o contornos de los pólipos, se asignaba una nueva etiqueta, utilizando la herramienta de Drishti “Fiber Tracking” (Fig. 11a). En esta ocasión, en lugar de segmentar el contorno del esqueleto y extraer las zonas por separado (como se hace con contornos activos). Se marcaron los valores del voxel correspondiente al aire (alrededor de -1000 UH) del interior del coralito, para ir trazando una fibra continua (Fig. 11b) que pasara dentro de las marcas hechas en la segmentación con contornos activos (Fig. 11c-e). El mismo método se utilizó para medir todas las trayectorias de G1 (12 Y, G1, n= 36; 6Y, G1, n= 85).

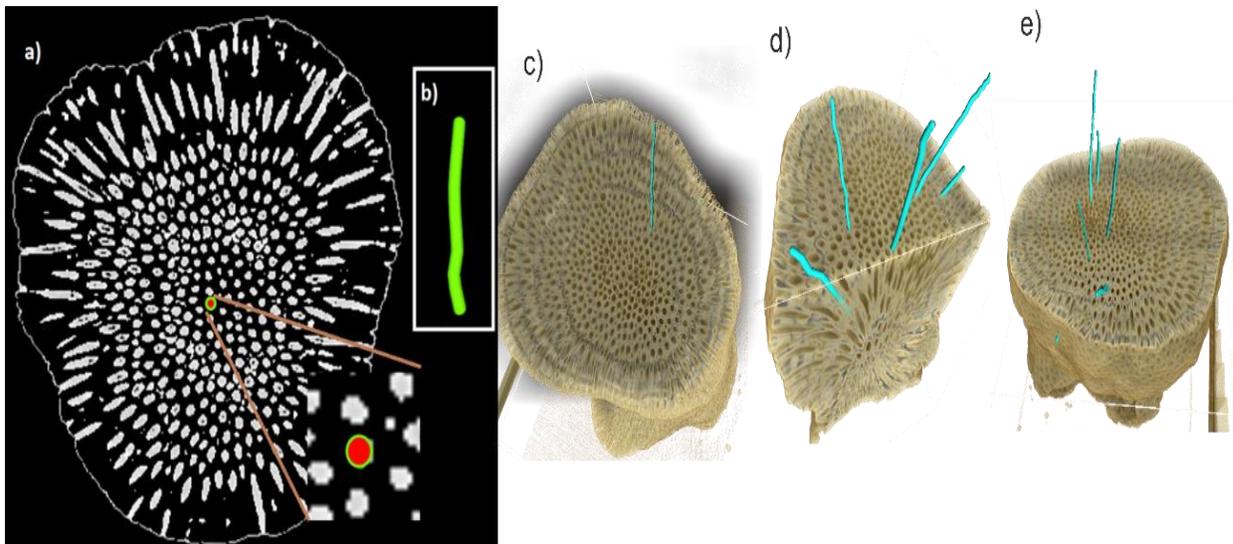


Figura 11. Segmentación usando el método “Fiber Tracking”. **a)** Se escoge un coralito para trazar su trayectoria. **b)** Reconstrucción 3D de la trayectoria trazada (100 imágenes de la pila coronal) en colonia 12Y. **c)** Posicionamiento en la reconstrucción 3D de la colonia, para verificar que la fibra trazada concuerde con la trayectoria del coralito. **d)** y **e)** Se corrobora por diferentes ángulos que las trayectorias coinciden con el inicio y fin del coralito.

Cuando se terminaba el trazado de la fibra que representa la trayectoria de los pólipos correspondientes a G1, a lo largo de la vida de la colonia, se exportaban en formato *.fibers, para ser medidas con el uso del *software* Drishti Render (Fig. 12). Se obtuvo un modelo tridimensional de las trayectorias de los coralitos de G1, el cual podía ser descompuesto, aislando o separando las rutas de crecimiento de cada pólipo de G1 y así realizar una medición correcta, sin el traslape de las trayectorias circundantes (Fig. 13). Una vez aislada la ruta de crecimiento del pólipo seleccionado, se midió la longitud total de la trayectoria del pólipo y la longitud entre la separación de las marcas que indican gemación (MG). De igual forma, se repitió el proceso para cada trayectoria de G1.

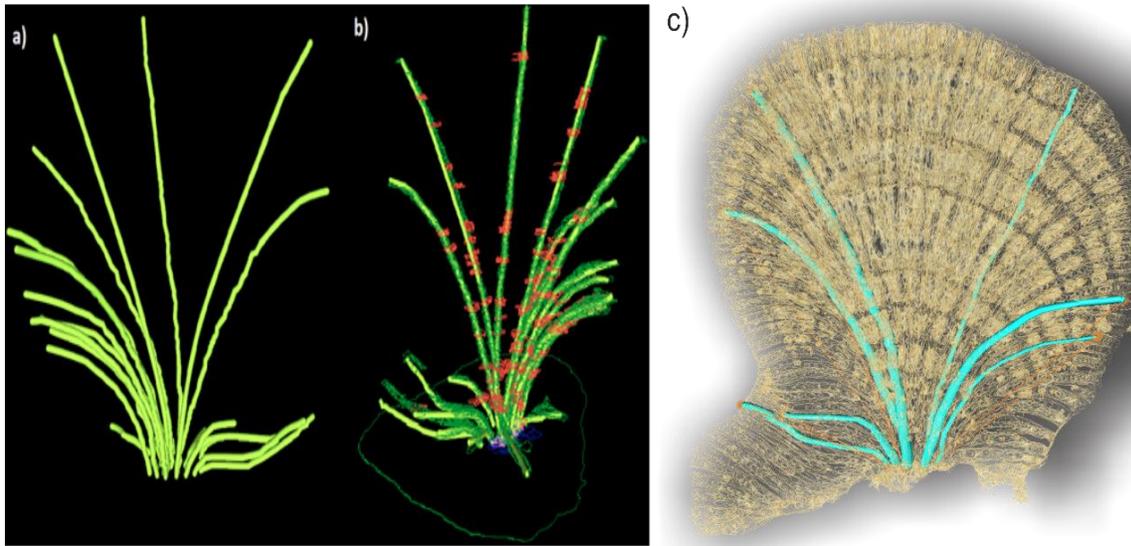


Figura 12. a) Reconstrucción 3D de la trayectoria de un pólipo b) Marcas de gemación (líneas rojas) de las trayectorias de G1. Esta reconstrucción 3D, es producto de integrar las fibras (trayectorias) y “contornos activos” (gemación). c) Posicionamiento de las fibras en la reconstrucción 3D de la colonia.

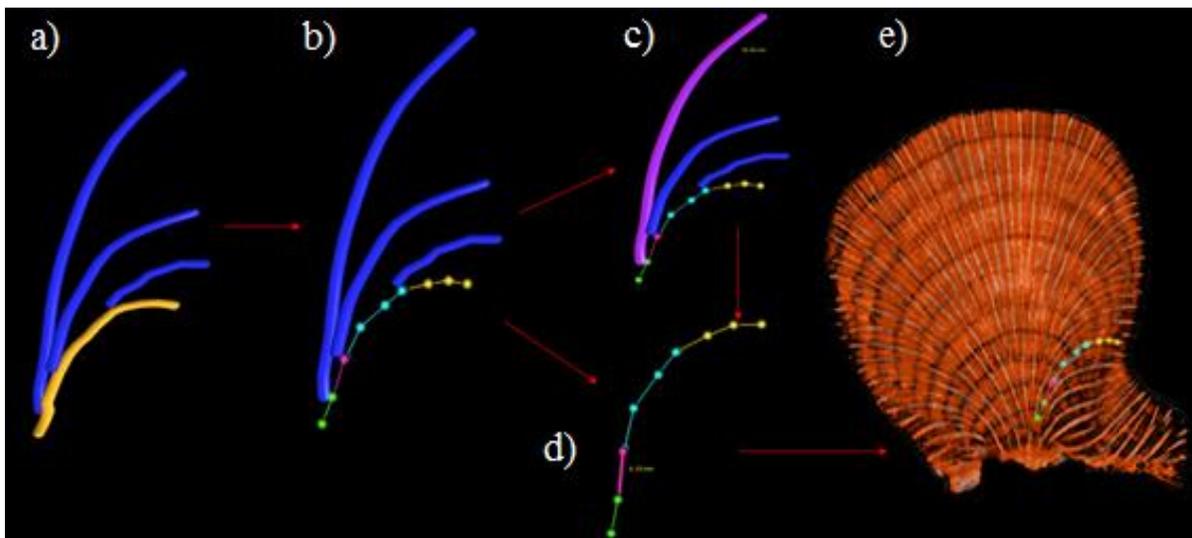


Figura 13. a) Reconstrucción 3D de la trayectoria del primer pólipo de G1 (A1G1) y las de sus nuevos brotes (G2). b) Se marcaron y midieron las distancias de gemación. c) Se midió la longitud del nuevo pólipo correspondiente a la generación dos (G2). d) Se midieron la longitud de cada MG. e) Se posiciona en la reconstrucción interna de la colonia, para saber el año en la que brotó, los años de gemación y el año en que detuvo su trayectoria el coralito A1G1.

Teniendo ya marcadas y medidas las áreas de gemación de G1 (Etiqueta roja, Fig. 9), se continuó replicando el método con las generaciones subsecuentes (G2, G3, G4... G_n). Es decir, se seguían las trayectorias que se desprendían de las marcas de gemación y se midió la

distancia entre sus MG y la longitud total de la nueva trayectoria (Fig. 10). Con el fin de identificar las fibras pertenecientes a cada generación, se les asigno un nombre y un código de color. Las fibras pertenecientes a G1 fueron etiquetadas en color rosa y bajo el código A (A1; A2... A36), las fibras de segunda generación (G2) se etiquetaron con color blanco y se les asigno el código B, para G3, color azul y código C; finalmente G4 se etiqueto con color amarillo y código D (Fig.14).

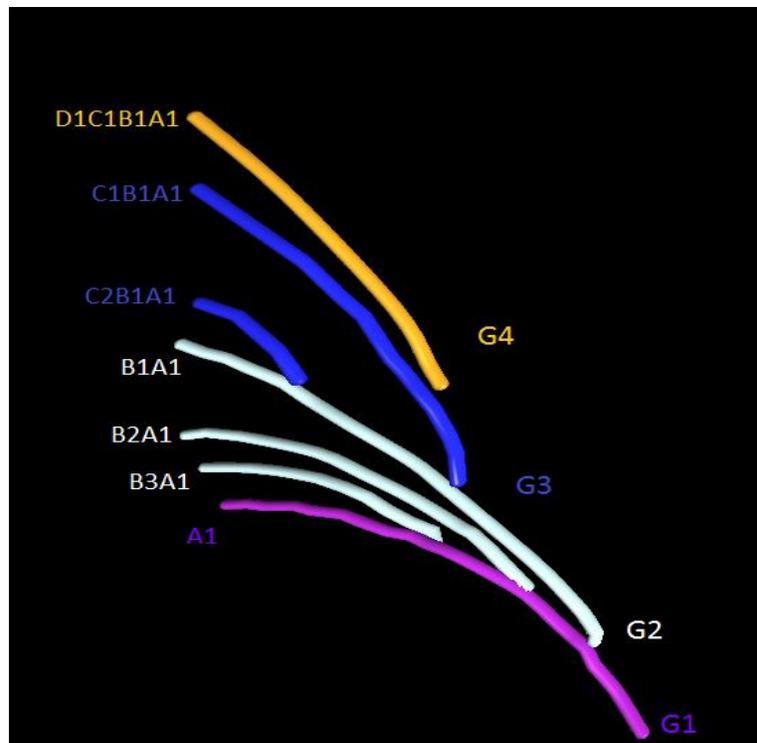


Figura 14. Asignación de etiquetas de color y nombres código de acuerdo con su nivel o jerarquía, entre más abajo se encuentre la trayectoria, indicará la longevidad de la misma.

7.8 Incremento anual poblacional de los coralitos

Para calcular el incremento poblacional, una vez que se trazaron todas las fibras (trayectorias de los coralitos) de todas las generaciones ($G_1; G_2 \dots G_n$) en las dos colonias (12Y, $n= 2006$; 6Y, $n= 541$), se utilizó la ecuación propuesta por Harper y Bell (1979), para el estudio demográfico en organismos modulares. Los autores establecieron que el crecimiento de las poblaciones de organismos modulares implica el análisis de la población de genets y el de la población de los módulos de un mismo genet. Sin embargo, como el propósito de esta

investigación es examinar la población de módulos dentro de un mismo genet, la ecuación que se utilizó fue:

$$P_n^l = P_v + P_g - P_m \quad \text{ecuación 1}$$

Donde, P_n^l = Pólipos que conforman la población al tiempo de crecimiento (año o semestre), P_v = Pólipos vivos, P_g = Pólipos nuevos (gemación), P_m = Pólipos muertos.

A partir de la ecuación se puede generar un modelo basado en procesos demográficos intracoloniales (nacimiento y muerte de módulos), lo que permite calcular el crecimiento de la población de módulos que conforman la colonia en cualquier momento de la vida de la colonia, evitando así, el análisis individual de sus módulos. Si bien la ecuación de Harper y Bell (1979) consideran a la emigración y a la inmigración, en este estudio hemos dejado de lado estas variables debido a que no pueden determinarse mediante la observación de la estructura interna en las colonias de coral.

7.9 Modelos y proyecciones demográficas

Una vez que se obtuvieron los datos de los pólipos que conforman la colonia coralina en cualquier momento de su desarrollo ($t_1, t_2, t_3 \dots t_n$), se realizaron modelos para evaluar el comportamiento y la relación entre el número de pólipos y la edad de la colonia. Por otro lado, se realizaron proyecciones de los datos observados empleando el modelo logístico (Verhulst 1838), ya que demostró tener el mejor ajuste.

Ecuación logística

$$dN/dt = r_{max}(K-N/K) N \quad \text{ecuación 2}$$

Donde N = tamaño de población de pólipos, t = el tiempo, r_{max} = tasa instantánea de multiplicación de pólipos y K = Capacidad de carga de la colonia.

Previo a estos análisis, se evaluaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los datos. Para todos los análisis estadísticos se consideró un $\alpha = 0.05$ (Zar 2010).

7.10 Trayectorias de coralitos por zonas de crecimiento

Con el objetivo de determinar si existen zonas que promuevan o marginen la extensión, replicación y muerte de módulos (Rosen 1989; Darke & Barnes 1993; Sakai 2008), se hizo un análisis de las tasas de gemación (replicación de nuevos módulos), extensión de sus trayectorias, e incremento poblacional (natalidad y mortalidad de módulos), en diferentes zonas de la colonia. Para lo cual, se dividió la colonia en dos zonas: parte central y lateral. En cada una de estas zonas intracoloniales, se registró el número de gemaciones y posteriormente con una prueba de t-student, se observó si existieron diferencias significativas en la producción de nuevos pólipos. El mismo método se realizó, para detectar diferencias en la mortalidad de pólipos.

Aunque en un principio, cualquier pólipo que parta de cualquier posición (central/lateral) puede terminar en una posición contraria a su origen, mediante el trazado de las trayectorias de los coralitos se observó que los nuevos pólipos, producto de la gemación, parten de la zona central de la colonia y terminan en las zonas laterales (Darke y Barnes 1993) (Fig. 16a). Por tal motivo, las trayectorias se agruparon en: 1) trayectorias que inician en el centro y terminan en el centro de la colonia (C-C), 2) trayectorias que inician en el centro y terminan en las zonas laterales (C-L), y 3) trayectorias que inician en la porción lateral y terminan en la porción lateral (L-L)(Fig. 15). Para determinar si existen diferencias significativas entre los tres grupos de trayectorias (C-C; C-L, L-L), en cuanto a sus características demográficas, se utilizó un análisis de variancia (ANOVA).

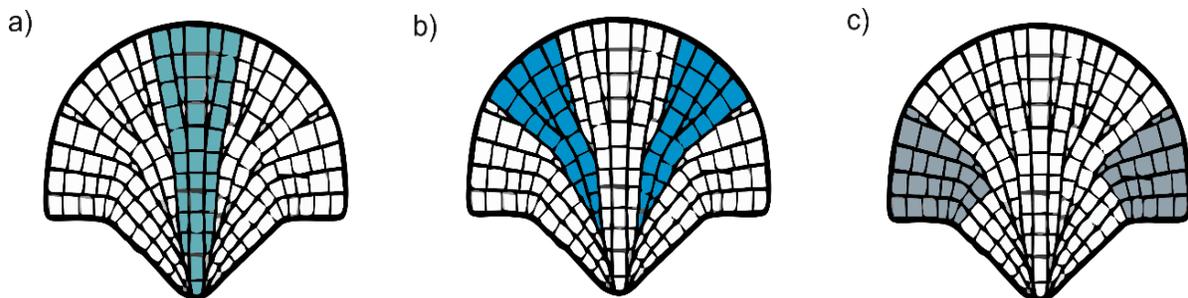


Figura 15. Representación (2D) de las trayectorias de los coralitos, a lo largo de su historia de vida. **a)** Trayectorias verdes C-C **b)** Trayectorias azules C-L **c)** Trayectorias grises L-L.

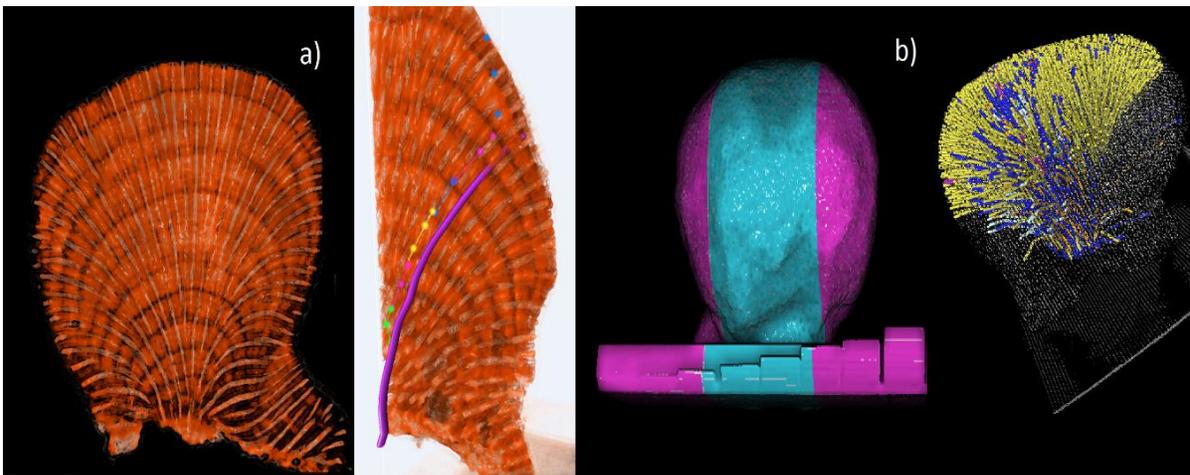


Figura 16. a) Trayectoria de un pólipo partiendo del centro y terminando en la zona lateral. **b)** Se muestran las zonas (central y lateral), donde se tomaron datos para saber si existen, lugares que promuevan o marginen extensión, replicación y muerte de módulos.

7.11 Características esclerocronológicas

Las características esclerocronológicas se obtuvieron para diferentes ángulos de inclinación de la colonia (Fig. 18) con el fin de relacionarlos con los parámetros demográficos anteriormente descritos, y observar si existe alguna relación entre ellos. Estos ángulos (90°, 65°, 45°, 25°), fueron propuestos por López-Londoño (2015), con el objetivo de simular la incidencia de luz en diferentes superficies de una colonia e identificar la existencia de un gradiente lumínico y la relación de este con los procesos de fotoaclimatación. Aunque el autor utilizó fragmentos de *O. faveolata* de diferentes colonias (Fig. 17), el mismo razonamiento se puede aplicar para evaluar el efecto del grado de inclinación de la superficie de la colonia sobre las características esclerocronológicas de *O. annularis* a nivel intracolonia (una sola colonia).

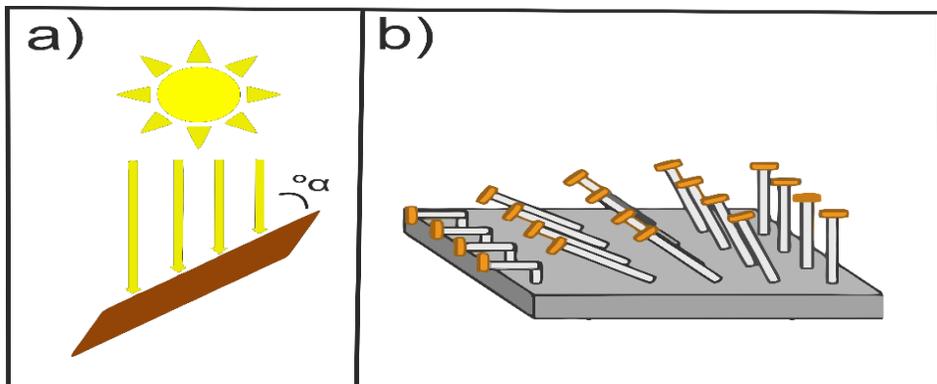


Figura 17. a) Se representa la cantidad de irradiancia con el nivel de inclinación de una colonia de coral. **b)** Estructura utilizada por López-Londoño (2015) para simular las superficies de una colonia. Extraída de López-Londoño 2015.

La extensión (cm año^{-1}) se estimó como la distancia lineal entre dos bandas consecutivas de baja densidad. La densidad media anual ($\text{g CaCO}_3\text{cm}^{-3}$) se definió como el promedio entre el mínimo y máximo de densidad adyacente para cada par de bandas. Finalmente, la tasa anual de calcificación ($\text{g CaCO}_3 \text{cm}^{-2}\text{año}^{-1}$) se obtuvo mediante el producto de la densidad promedio anual y el crecimiento anual de cada par de bandas (Lough y Barnes 2000). Los parámetros de crecimiento anteriormente mencionados se obtuvieron bajo la técnica de densitometría óptica (Carricart-Ganivet y Barnes 2007) usando compilación de imágenes 2D, de las TC.

Con el objetivo de evaluar las características esclerocronológicas y los ángulos de crecimiento intracoloniales, se generaron modelos lineales para determinar si existe relación entre estos dos parámetros. Posteriormente, mediante un análisis de varianza se identificaron las diferencias en las características esclerocronológicas entre los diferentes ángulos y posiciones de la colonia.

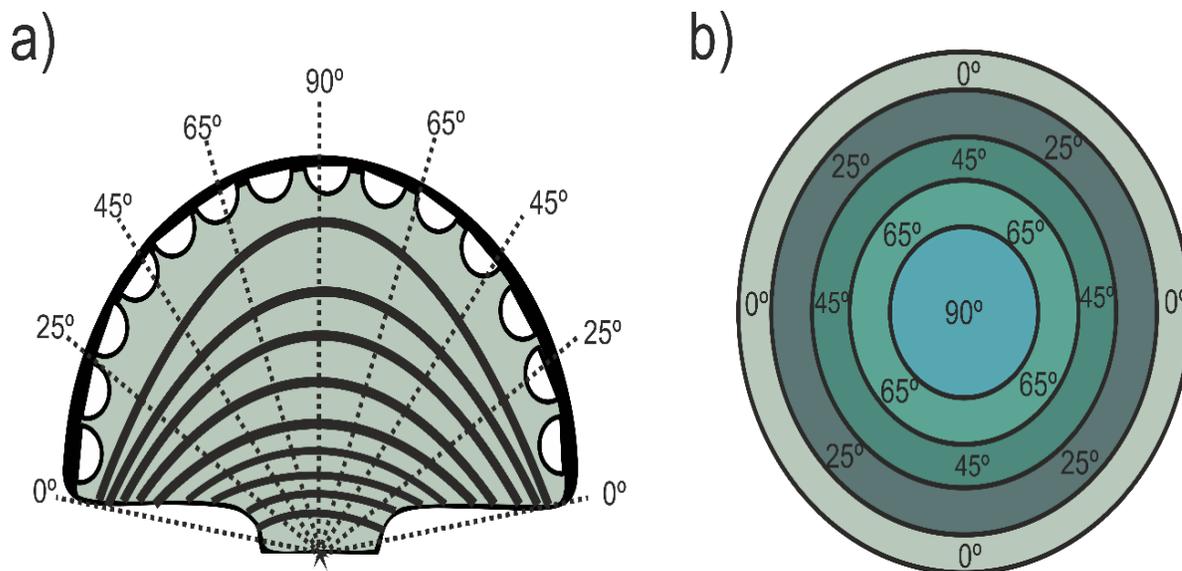


Figura 18. a) Las características esclerocronológicas se obtuvieron de distintos ángulos, 90°, 65°, 45°, 25°. **b)** Vista coronal de la colonia, los parámetros esclerocronológicos fueron medidos en diferentes posiciones de la colonia, hasta donde las bandas de densidad fueron observables.

8 Resultados

8.1 Análisis demográfico modular

8.1.1 Colonia 12 Y

Se trazaron, midieron y posicionaron 2006 trayectorias de coralitos, lo que corresponde a todas las gemaciones y muertes de los pólipos descendientes de G1 a lo largo de la colonia. Los 36 pólipos que conformaron G1, dieron paso a 1970 nuevos pólipos en un tiempo de doce años. La tabla 1 muestra el número de nacimientos (gemación), y muertes registradas para cada semestre (HD, LD) y año de crecimiento.

Tabla 1. Aumento poblacional de los coralitos durante el desarrollo de la colonia 12Y. Se muestra nacimientos y muertes registradas semestral y anualmente. HD = Banda de alta densidad; LD = Banda de baja densidad; * Bandas y años asignados mediante el análisis retrospectivo de las “lajas virtuales”.

Año asignado	Bandas	Gemación Banda	Gemación Anual	Muertes Banda	Muertes Anual
2000	HD	72	79	1	2
	LD	7		1	
2001	HD	59	65	0	1
	LD	6		1	
2002	HD	80	91	2	9
	LD	11		7	
2003	HD	45	59	2	7
	LD	14		5	
2004	HD	85	95	1	5
	LD	10		4	
2005	HD	117	129	3	8
	LD	12		5	
2006	HD	292	310	3	17
	LD	18		14	
2007	HD	287	322	4	22
	LD	35		18	
2008	HD	225	280	3	21
	LD	55		18	
2009	HD	226	266	7	80
	LD	40		73	
2010	HD	167	195	18	215
	LD	28		197	
2011	HD	115	115	234	234

Se observó un aumento significativo ($t\text{-Student}= 4.61$; $p= 0.0001$) en la aparición de nuevos pólipos en las bandas de alta densidad ($HD = 147.5 \pm 25.7$) comparadas con las de baja densidad ($LD = 21.45 \pm 4.8$)(Fig. 19; Tabla 2) Contrariamente, aunque no significativamente ($t\text{-Student}= -0.3$; $p= 0.763$), las bandas LD (31.18 ± 17.68), registraron el mayor número de muertes en comparación con las bandas HD (23.16 ± 19.21) (Fig. 20).

Comparativo Nacimientos y Muertes Colonia 12Y

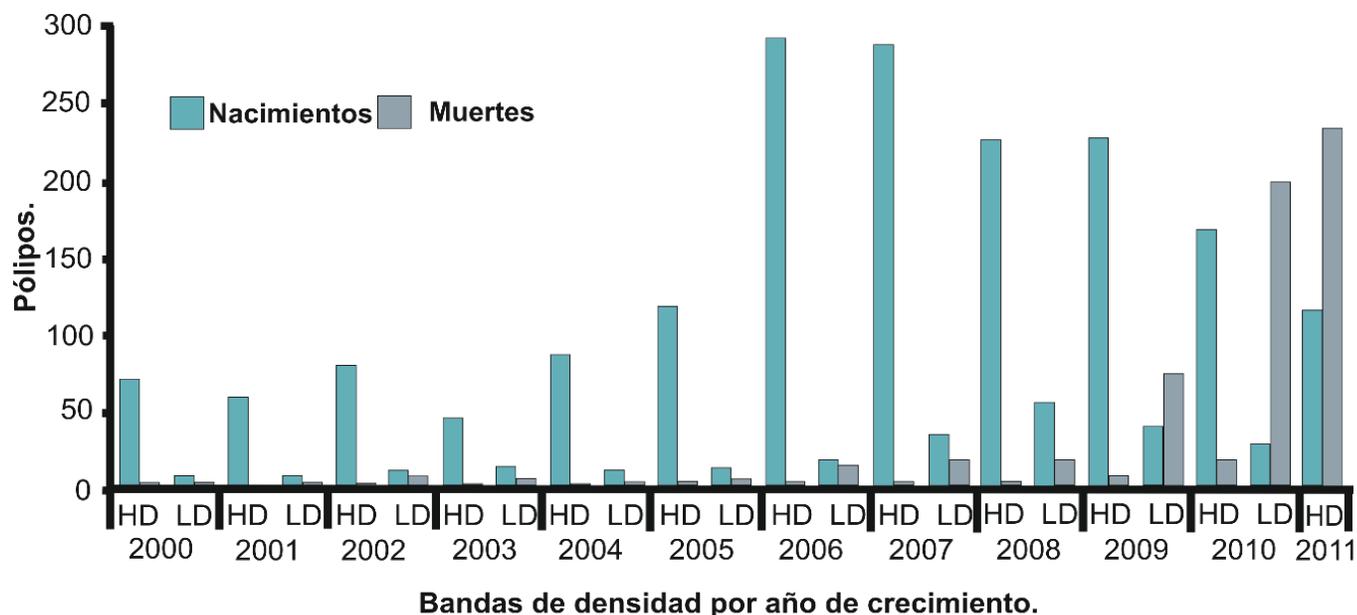


Figura 19. Numero de pólipos por banda de densidad y tiempo. Barras rellenas= Nacimientos; Barras vacías = Muertes. HD = Bandas alta densidad; LD = Bandas baja densidad.

Tabla 2. Resumen de la prueba de t-Student para comparar la tasa de natalidad y mortalidad, entre bandas de distinta densidad.

	t-Student	p
Gemación	4.61	0.0001
Muertes	-0.3	0.763

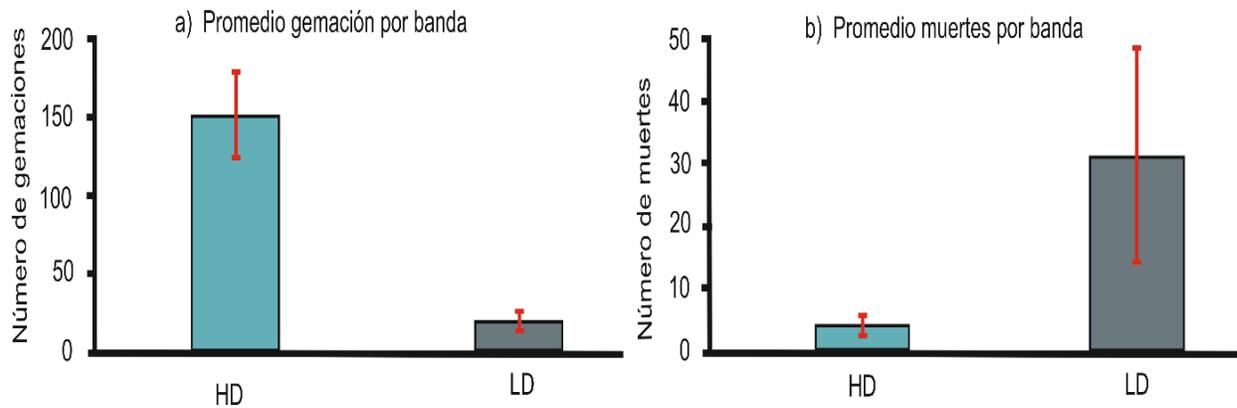


Figura 20. Comparación entre número de gemaciones (a), y muertes (b) por bandas de densidad (HD = Bandas alta densidad; LD = Bandas baja densidad). Barras de error = Error estándar.

Con el objetivo de tener un mejor análisis demográfico y observar el comportamiento de los pólipos de acuerdo con el nivel de aparición, se registró la tasa de gemación y mortalidad por generación de los pólipos. Para la colonia 12Y se siguieron hasta cuatro generaciones de pólipos, es decir, se contó la genealogía de G1 (n=36), G2 (n=133), G3 (n=428), y G4 (n=1409). A partir de G4, los nuevos pólipos solo se posicionaron, se registró el año de su brote y el año de cese de trayectoria, dejando de seguir su genealogía.

La tasa de gemación aumentó geométricamente con el nivel de la generación (Fig. 21a), de forma tal que cuando aumentaba el número de pólipos en la colonia, aumentaban las gemaciones. G1 registro 133 nacimientos, que en un futuro conformaron a G2, la cual dio lugar a 428 nuevos pólipos. Por su parte, G3 de 428 pólipos pasó a 1409, momento en el que se dejó de seguir la genealogía, no así, la agregación de pólipos en la colonia.

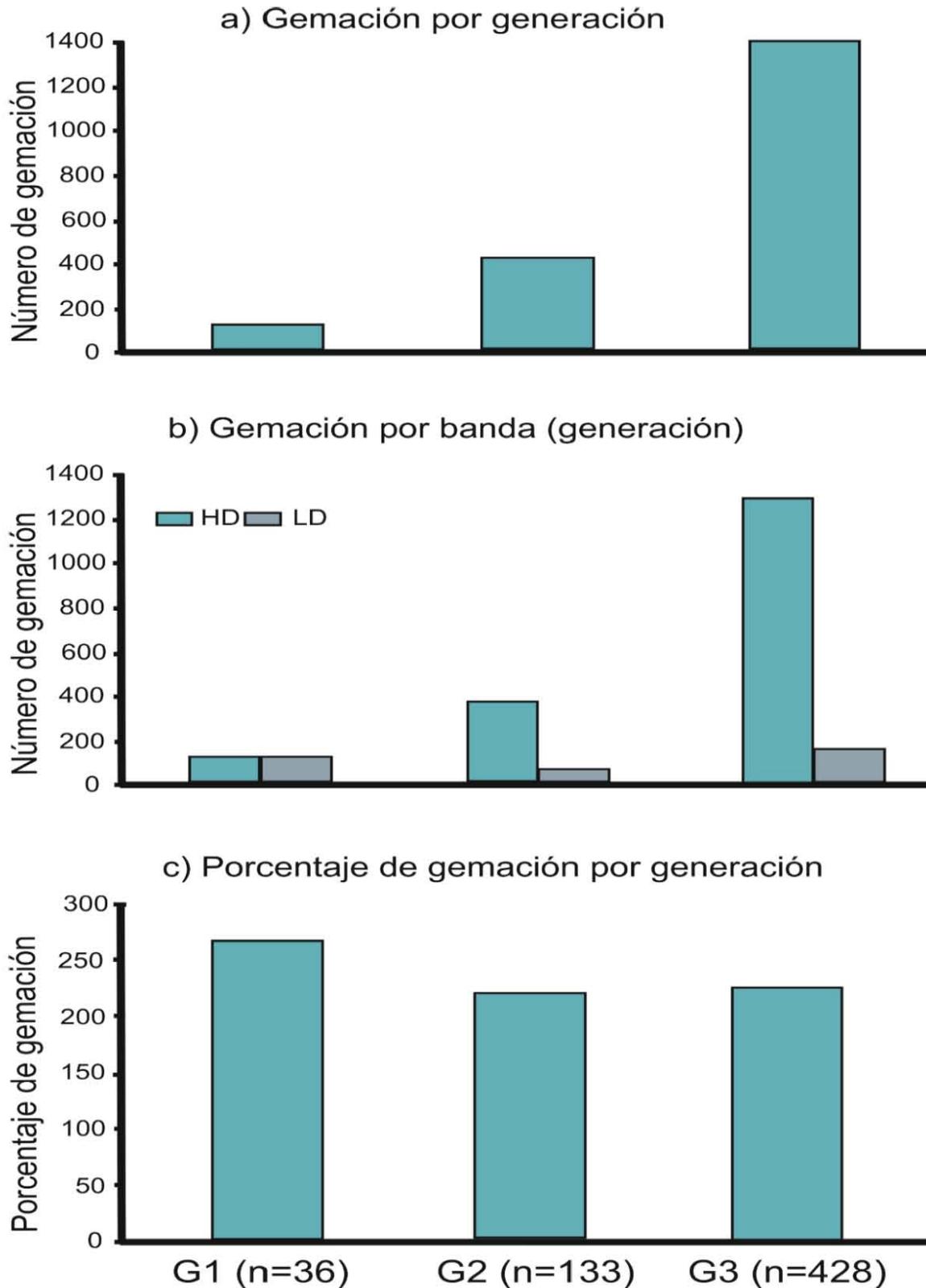


Figura 21. **a)** Aumento poblacional de pólipos con el nivel de generación. **b)** Comparativo de la tasa de gemación entre bandas de densidad (HD = Bandas alta densidad; LD = Bandas baja densidad). **c)** Porcentaje de gemación en cada generación.

Cuando es comparada la proporción de gemación con respecto al número de pólipos que conforman cada una de las generaciones, el aumento ya no es geométrico, sino que se observa un ligero declive conforme el nivel de generación (Fig. 21c). G1 tuvo el mayor aumento (269.44%), G2 aumento 221.80% su tamaño poblacional, mientras que G3 creció 229.20%. En cuanto a la diferencia de gemaciones entre bandas de densidad (Fig. 21b), se registró mayor replicación en bandas HD, en las tres generaciones.

Respecto a las muertes de los pólipos en la colonia 12Y, registró un aumento con el nivel de la generación (Fig. 22a). De 36 pólipos que conformaron G1, 31 trayectorias no alcanzaron el ápice de la colonia o sus trayectorias están dentro de los márgenes senescentes, representando el 86.11% con respecto al total de pólipos de G1. G2 (n= 133), registró 129 muertes y un porcentaje de 96.99%. Mientras que G3 (n= 428) y G4 (n= 1409) murieron 285 (66.58%) y 176 (12.49%) de sus pólipos, respectivamente (Fig. 22c). No se observó ninguna tendencia clara en el número de muertes entre las bandas HD y LD (Fig. 22b).

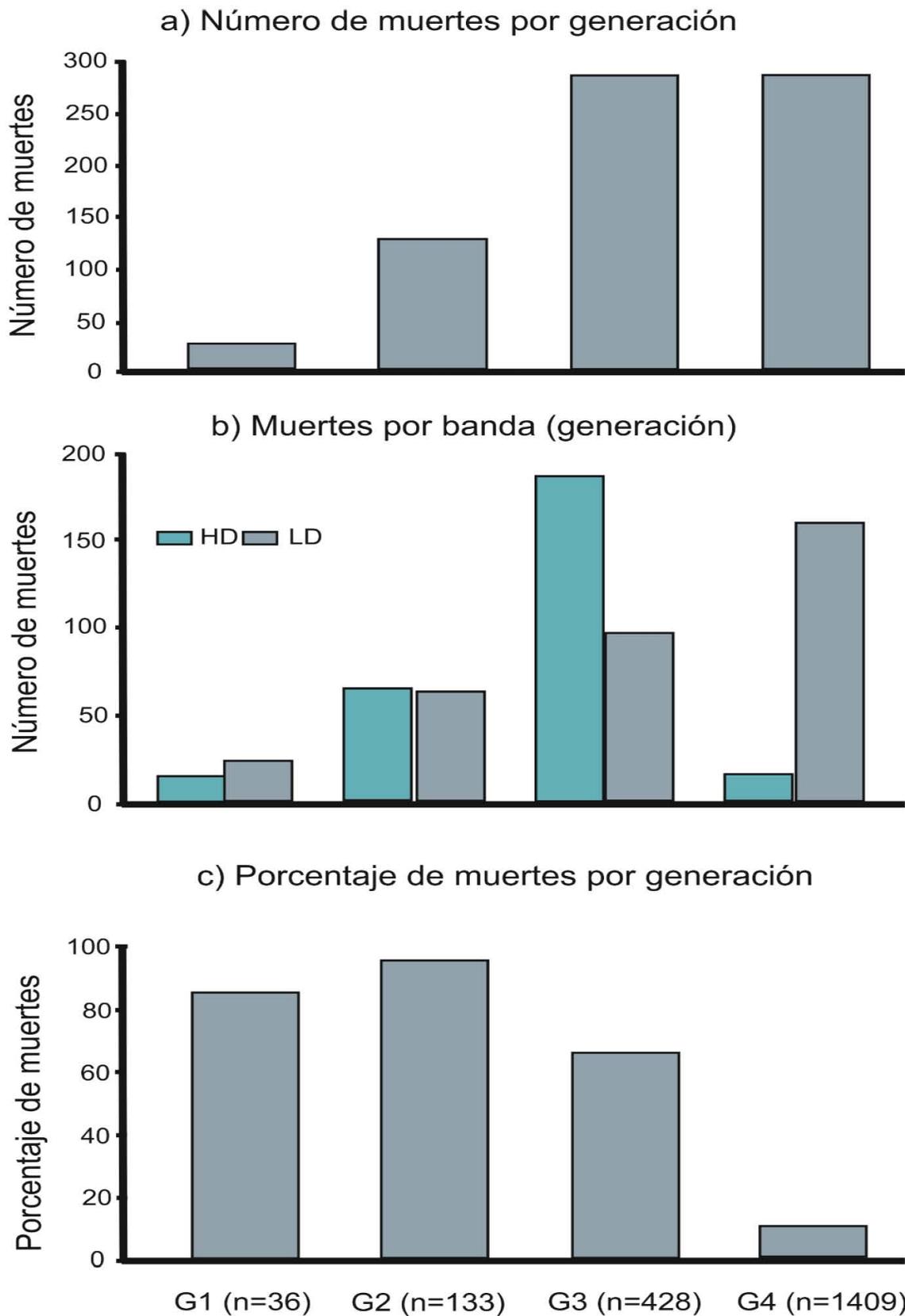
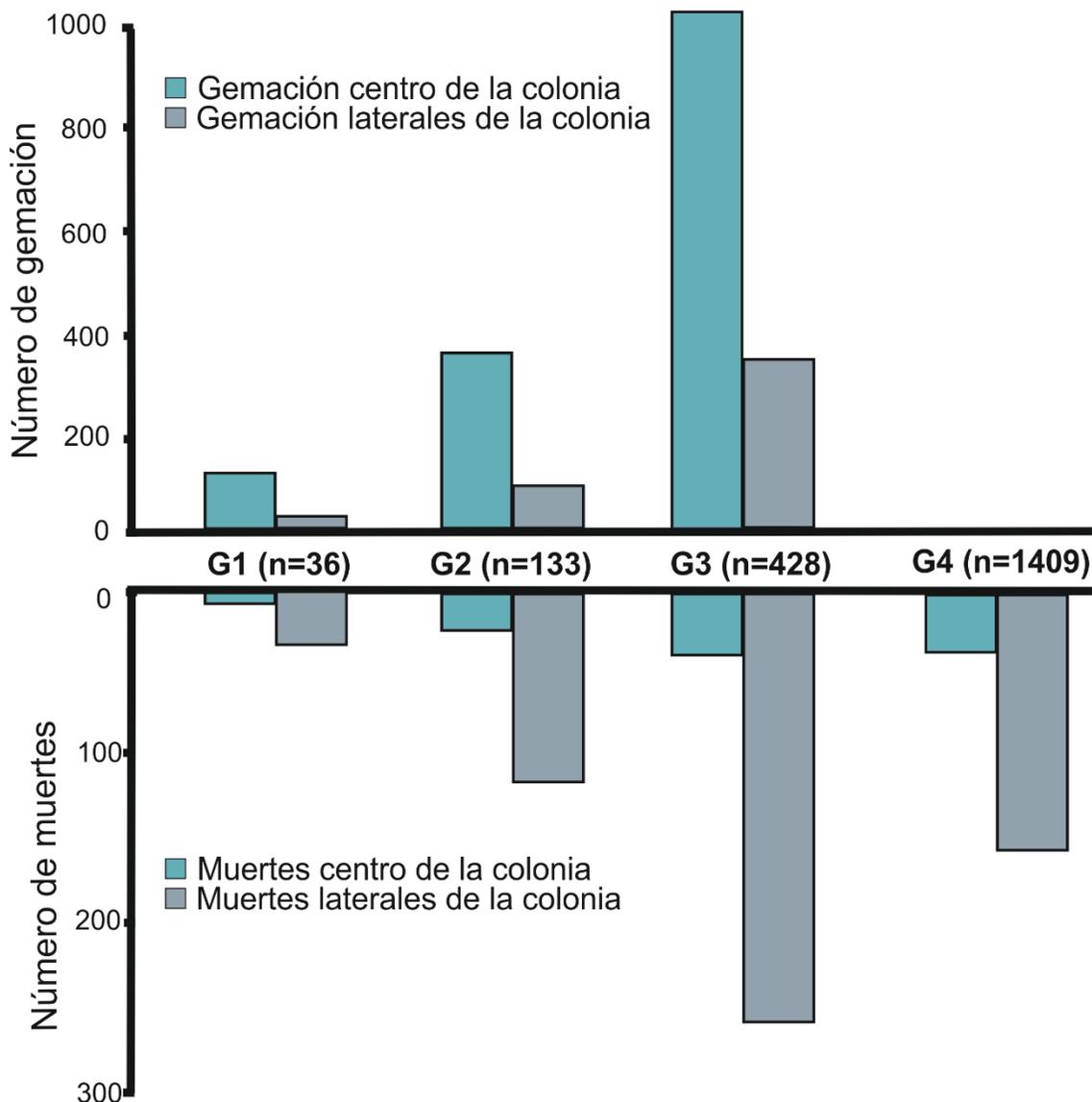


Figura 22. **a)** Se muestra la muerte de pólipos con el nivel de generación. **b)** Comparativo de la tasa de gemación entre bandas de densidad (HD = Bandas alta densidad; LD = Bandas baja densidad). **c)** Porcentaje de gemación en cada generación.

Se observó que el centro de la colonia promueve la generación de nuevos pólipos (1537 replicaciones). Contrariamente, las zonas laterales limitan la gemación (433 replicaciones) (Fig. 23a). Sin embargo, aunque el porcentaje de esas 1970 gemaciones es muy marcado, 78.02% en la zona central y 21.91% en las zonas laterales, cuando se compararon mediante una prueba de t-Student no se observaron diferencias significativas (t-Student = 1.31, n= 4, p= 0.25).

a) Gemación por zona de crecimiento



b) Muertes por zona de crecimiento

Figura 23. a) Las gemaciones muestran un aumento en la zona central de la colonia, tendencia que se observó en todas las generaciones. **b)** Las muertes se registraron mayoritariamente en las zonas laterales de la colonia, en las cuatro generaciones.

En cuanto a las muertes (Fig. 23b), se registraron un total de 621. Las zonas laterales tuvieron mayor tasa de mortalidad (536 muertes; 86.31%) respecto a la zona centro de la colonia (85 muertes, 13.68%)(Fig. 24b). En este caso, si se observaron diferencias significativas (t -Student= 2.41, $n=4$ $p= 0.05$).

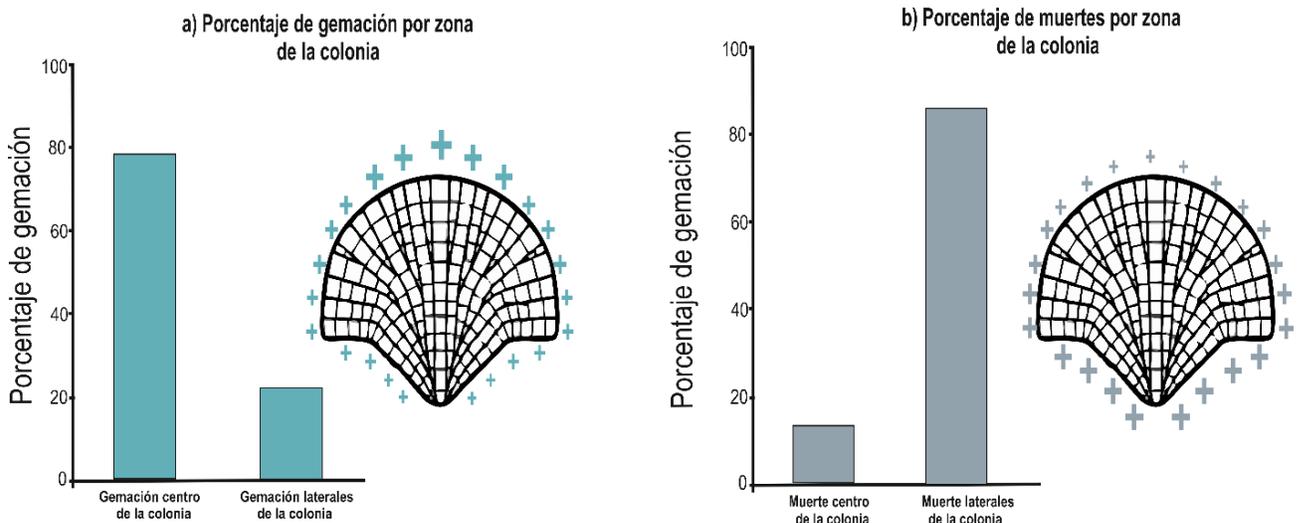


Figura 24. Porcentaje de gemaciones y muertes totales en las dos zonas de la colonia. **a)** Los signos + denotan la cantidad de gemaciones que hay en cada zona, entre más grande es el símbolo mayor son las gemaciones. **b)** Los signos + denotan la cantidad de muertes que hay en cada zona, entre más grande es el símbolo mayor son las muertes.

La edad promedio de los pólipos (Tabla 3) de G1 fue de 7.22 ± 0.50 años. G2 registró una edad de 6.04 ± 0.50 años. Los pólipos de G3 alcanzaron una edad de 4.73 ± 0.41 años. La edad promedio de los pólipos de toda la colonia fue de 5.31 ± 0.13 años. La generación que menos edad promedio fue G4 con 3.47 ± 0.08 años. La edad máxima alcanzada fue de 12 años (misma edad de la colonia), registrándola un pólipo de G1, el cual se mantuvo la mayor parte de su vida ocupando la zona central de la colonia. La extensión de las trayectorias en G1 fueron de 43.79 ± 4.35 mm, siendo la generación que más extensión promedio alcanzo. Por su parte, G2 tuvo una extensión 41.12 ± 3.87 mm, G3 de 36.29 ± 3.30 mm, y G4 de 31 ± 0.60 mm. El promedio de la extensión de los pólipos en conjunto fue de 39.39 ± 17.60 mm (Tabla 3).

Tabla 3. Promedio de edades y extensión de los pólipos de la colonia 12Y. Los valores de Colonia, son los datos agrupados de todas las generaciones. \pm Error estándar.

GENERACIÓN	EDAD (años)	EXTENSIÓN (mm)
G1 (n=36)	7.22 \pm 0.50	43.79 \pm 4.35
G2 (n=133)	6.04 \pm 0.50	41.12 \pm 3.87
G3 (n=428)	4.73 \pm 0.41	36.47 \pm 3.30
G4 (n=1409)	3.47 \pm 0.08	31.29 \pm 0.60
Colonia (n=2006)	5.31 \pm 0.13	39.39 \pm 17.63

Se observó que la gemación de pólipos está fuertemente relacionada ($r^2 = 0.74$; $n = 597$, $p = 0.001$) con la extensión de las trayectorias, registrando más divisiones cuando la longitud de las trayectorias fue mayor (Fig. 25). En contraparte, los pólipos con trayectorias reducidas fueron los más susceptibles a morir, lo que pudiera estar sugiriendo, que los primeros años de crecimiento son los más críticos en términos de supervivencia.

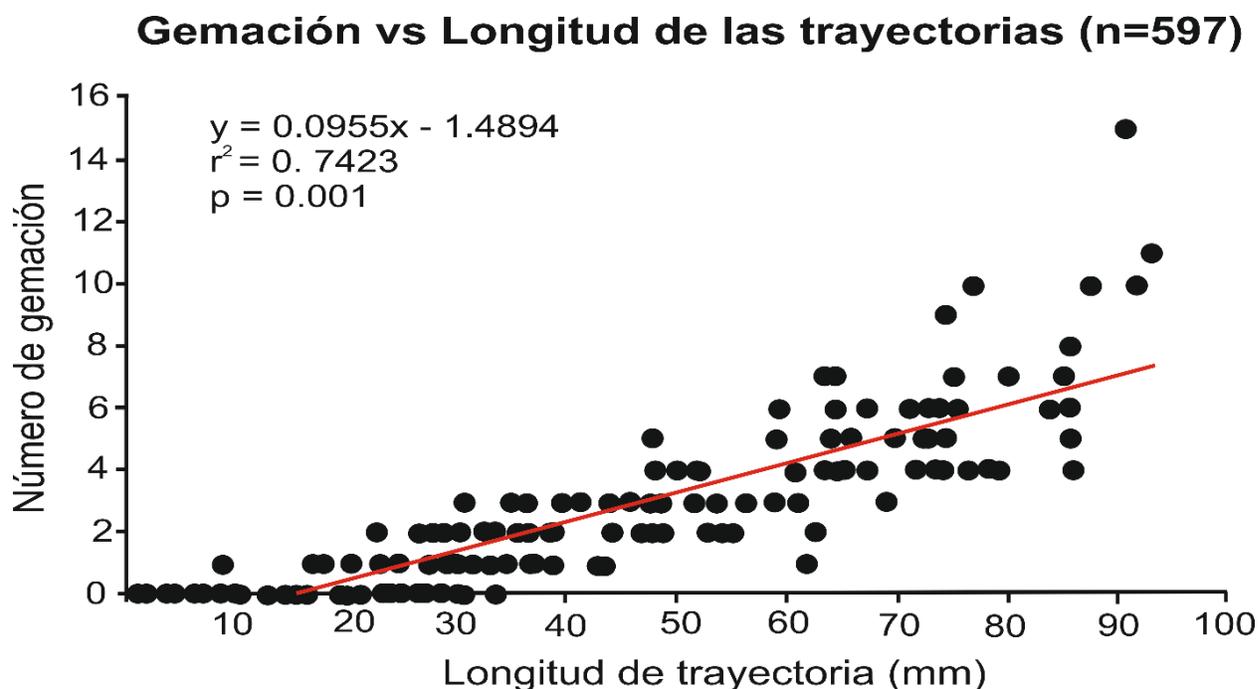


Figura 25. Relación entre el número de veces que un mismo pólipo se dividió durante toda su vida y la longitud total de su trayectoria. Los datos solo abarcan de G1 a G3, momento donde se dejó de seguir la genealogía.

Del mismo modo, cuando se compararon la extensión de las trayectorias dejadas por los pólipos y su edad (Fig. 26), se observó una relación significativa ($r^2 = 0.70$, $n = 2006$, $p = 0.001$).

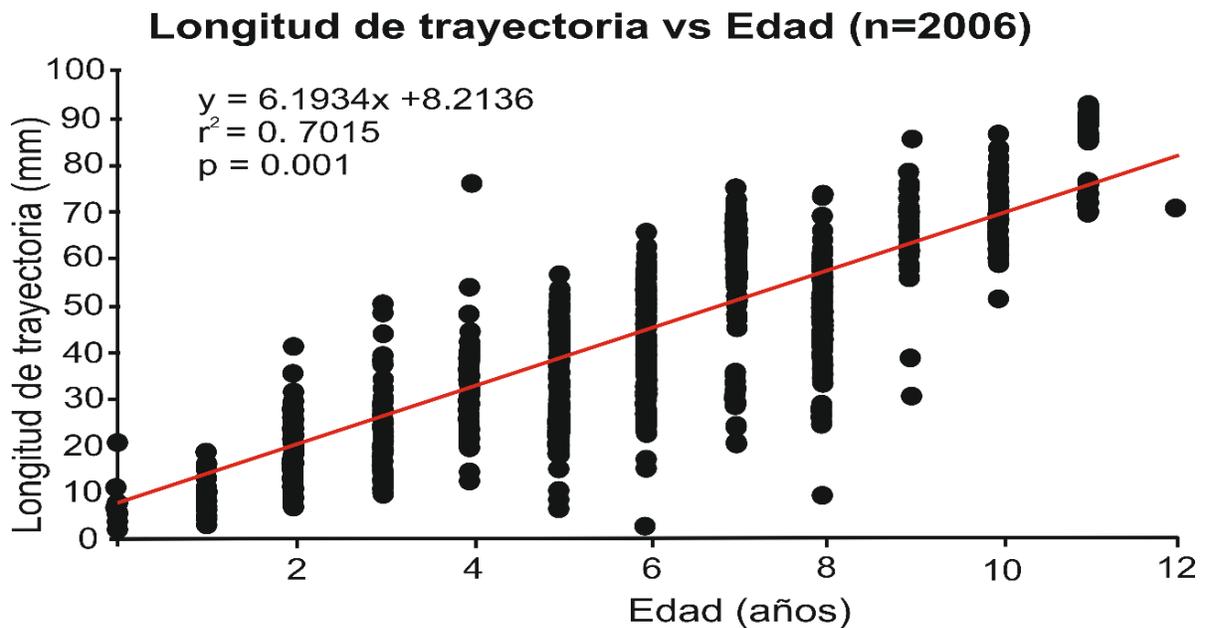
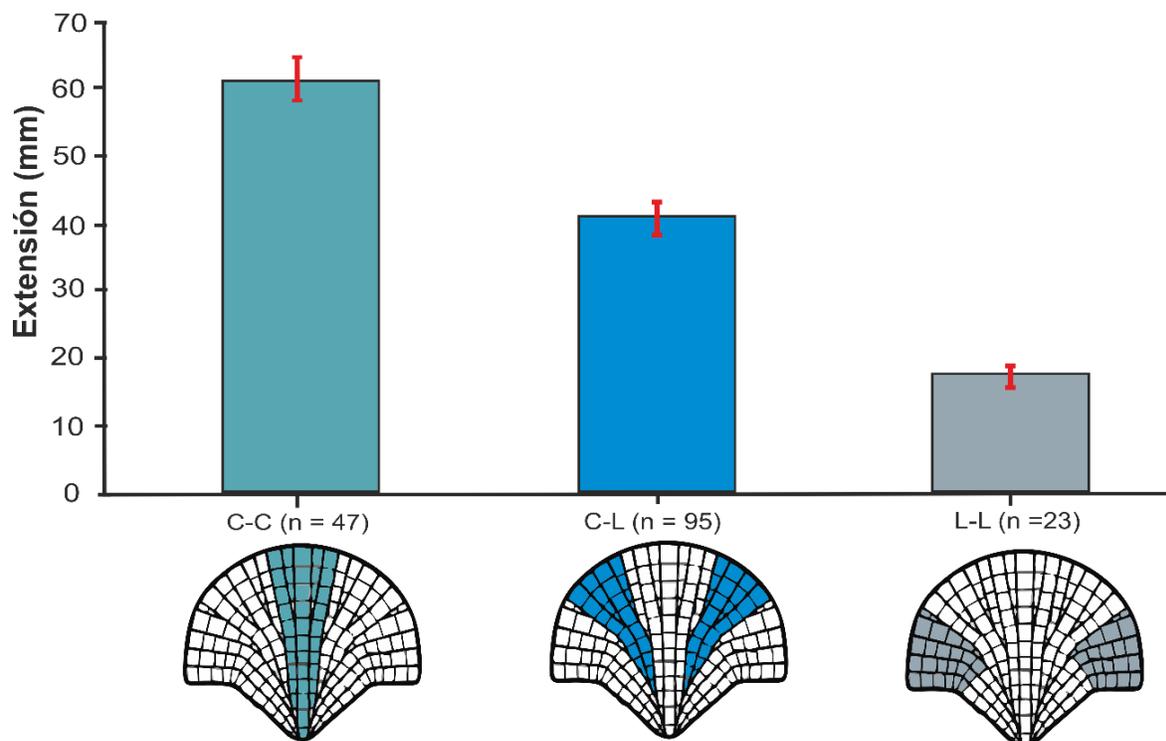


Figura 26. Relación entre la longitud de la trayectoria de los pólipos (mm) en función del tiempo. Colonia 12Y. Los datos abarcan todas las trayectorias dentro de la colonia.

Se observaron diferencias en la extensión total de las trayectorias de los pólipos dependiendo de la zona de crecimiento de los mismos (Fig. 27). El promedio, de las trayectorias de los pólipos que nacieron en la parte central y terminaron en esa misma zona (C-C) fue de 60.83 ± 3.63 mm. Para las trayectorias C-L, la extensión promedio 40.84 ± 1.86 mm. Por último, las trayectorias L-L tuvieron una extensión promedio de 17.24 ± 1.81 mm. En este análisis (extensión total de las trayectorias dependiendo de la zona de crecimiento), solo se consideraron las trayectorias de G1 y G2, bajo el supuesto que son las únicas generaciones en alcanzar la edad promedio de la colonia. Lo anterior evita incluir trayectorias “jóvenes” que no alcanzaron (al momento de extraer la colonia), su máxima extensión. Del mismo modo se quitaron trayectorias de G1 Y G2 que tenían menos de cuatro años de brote y las muertes por bioerosión. El resultado del análisis de varianza mostro que existen diferencias significativas entre los grupos ($F = 65.71$, $df = 2$; $p = 0.0001$).

Extensión promedio por zona de crecimiento



Zona de crecimiento (C= centro; L= lateral)

Figura 27. Comparación del promedio de extensión de las trayectorias de pólipos en diferentes zonas y rutas de crecimiento de la colonia.

8.1.2 Colonia 6Y

Para la colonia 6Y se siguieron, midieron y posicionaron todos los coralitos presentes en la colonia, sumando 573 trayectorias. La generación uno (G1), fue compuesta por 85 pólipos que se replicaron en 483 pólipos en un periodo de 6 años. Se registraron 118 gemaciones y 27 muertes en el año 2012. Para el año 2013 se contaron 79 nuevos pólipos y una eliminación de 49 pólipos (Tabla 4).

Tabla 4. Aumento poblacional de los coralitos durante el desarrollo de la colonia 6Y. Se muestra nacimientos y muertes registradas semestral y anualmente. HD = Banda de alta densidad; LD = Banda de baja densidad; * Bandas y años asignados mediante el análisis retrospectivo de las “lajas virtuales”.

Año asignado	Bandas	Gemación Banda	Gemación Anual	Muertes Banda	Muertes Anual
2012	HD	103	118	0	27
	LD	15		27	
2013	HD	57	79	20	49
	LD	22		29	
2014	HD	50	67	12	15
	LD	17		3	
2015	HD	53	83	0	0
	LD	30		0	
2016	HD	73	119	0	0
	LD	46		0	
2017	HD	79	107	0	0
	LD	28		0	

En la colonia 6Y se observó una diferencia significativa (t-Student= 4.54; p= 0.001) en la aparición de pólipos entre las bandas de densidad (Tabla 5)(Fig.28). En las bandas HD existió un aumento notable en la gemación (69.33 ± 8.23), respecto a la adición de pólipos en las bandas LD (26.33 ± 4.60)(Fig.29). También, en las bandas HD se observó menor número de muertes (5.33 ± 3.52) que en las bandas LD (9.83 ± 5.77); sin embargo, esta diferencia no fue significativa (t-Student= -0.66; p=0.52)

Comparativo Nacimientos y Muertes Colonia 6Y

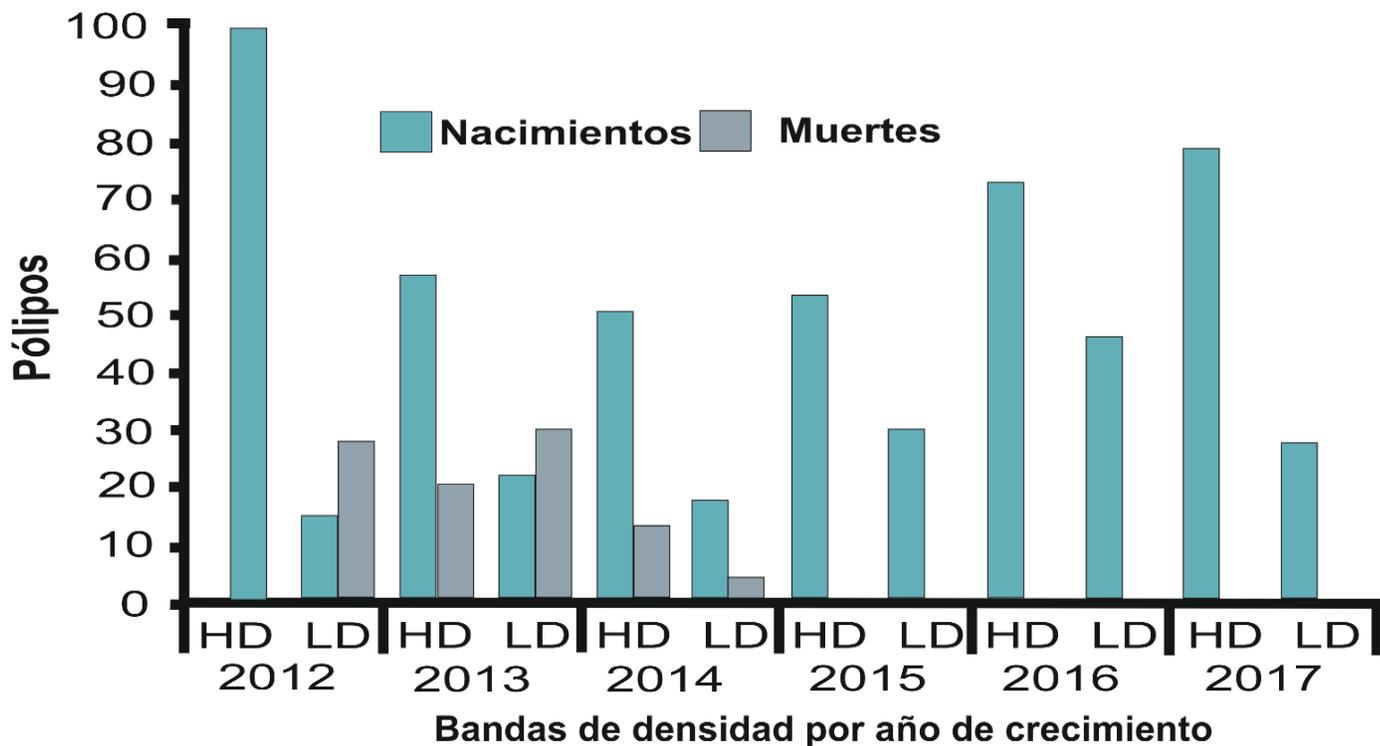


Figura 28. Comparación de nacimientos y muertes, entre bandas de distinta densidad. Barras rellenas = Nacimientos; Barras vacías = Muertes. HD = Bandas alta densidad; LD = Bandas baja densidad.

Tabla 5. Resumen de la prueba de t-Student para comparar la tasa de natalidad y mortalidad, entre bandas de distinta densidad.

	t-Student	p
Gemación	4.54	0.0001
Muertes	-0.66	0.52

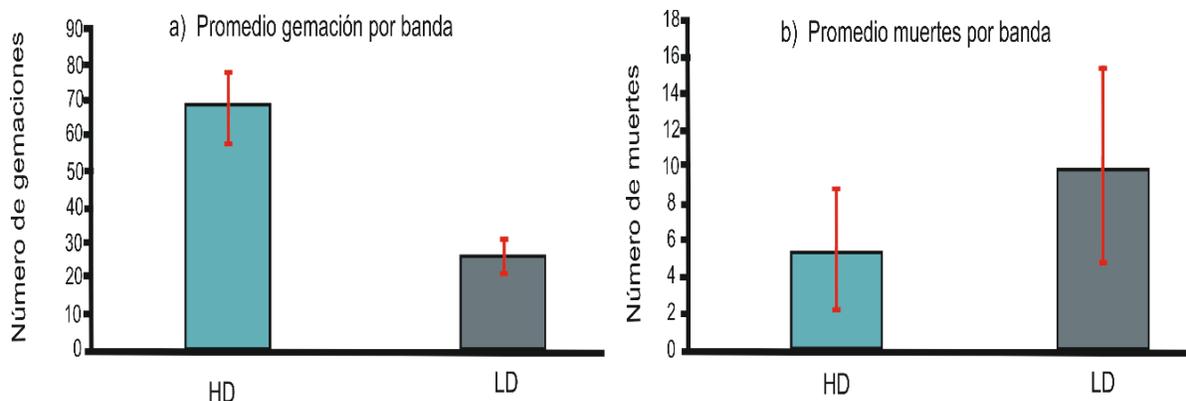


Figura 29. Comparación entre número de gemaciones (a), y muertes (b) por bandas de densidad. Barras de error = Error estándar.

Se separaron los coralitos por generaciones conforme el nivel de aparición dentro de la colonia 6Y. Se encontró un total de seis generaciones (Fig. 30). En la colonia 6Y se siguieron seis generaciones de pólipos, G1 consistió en 85 coralitos, G2 de 65, G3 de 71, G4 de 99, G5 de 128 y G6 de 125. En esta colonia (6Y), se siguió la genealogía completa, esto por 1) Debido a que se obtuvieron las TC, con el tomógrafo industrial, Nikon Metrology XT H 225, se pudo obtener una definición notablemente mayor, por lo que el trazado y seguimiento de las trayectorias fue más rápido. 2) El número total de pólipos trazados con respecto a la colonia 12Y, es considerablemente menor.

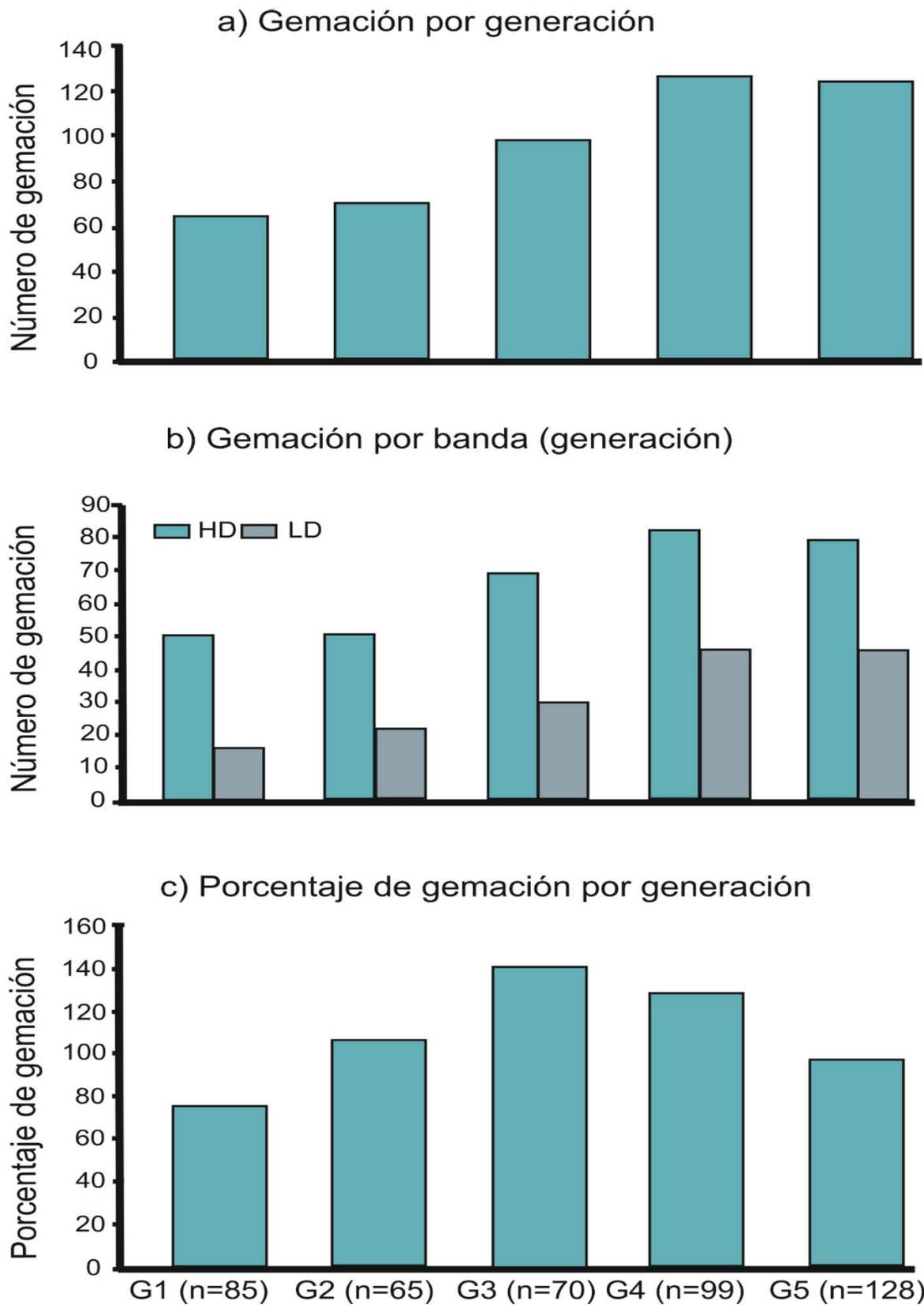


Figura 30. a) Se muestra el aumento poblacional de pólipos con el nivel de generación. b) Comparativo de la tasa de gemación entre bandas de densidad (HD = Bandas alta densidad; LD = Bandas baja densidad). c) Porcentaje de gemación en cada generación.

Por cada nivel de generación se observó un aumento en el número de coralitos, es decir, cuando existieron más pólipos la replicación fue mayor (Fig. 30a). G1 registró 65 nacimientos, conformando G2, la cual, formó 70 coralitos nuevos. G3 dio lugar a 99 nacimientos y por último G4 registró 128 nacimientos. Sin embargo, cuando se compara la proporción de gemación con el número de coralitos (Fig. 30c), este ya no es proporcional (G1= 76.46%; G2= 107.69%; G3= 141.42%; G4= 129.29% y G5= 97.65%). De nueva cuenta, del mismo modo a lo que se observó en la colonia 12Y, en cada una de las generaciones, la gemación fue mayor en las bandas HD (Fig. 30b).

Contrariamente, las muertes descendieron conforme al nivel de generación (Fig. 31a). De las cuatro generaciones donde se registraron muertes (G1-G4), todas lo hicieron en mayor proporción en las bandas LD (Fig. 31b). G1 fue la generación con mayor número de muertes, 74 lo que representa 87.05% del total de su población (n= 85). En G2 se contaron 10 muertes que representan el 15.38%. En G3 solo seis de sus trayectorias fueron interrumpidas o bien terminaron en los márgenes senescentes (8.45%), mientras que en G4 solo ocurrió una muerte. Por su parte G5 y G6, no registraron muertes (Fig. 31c).

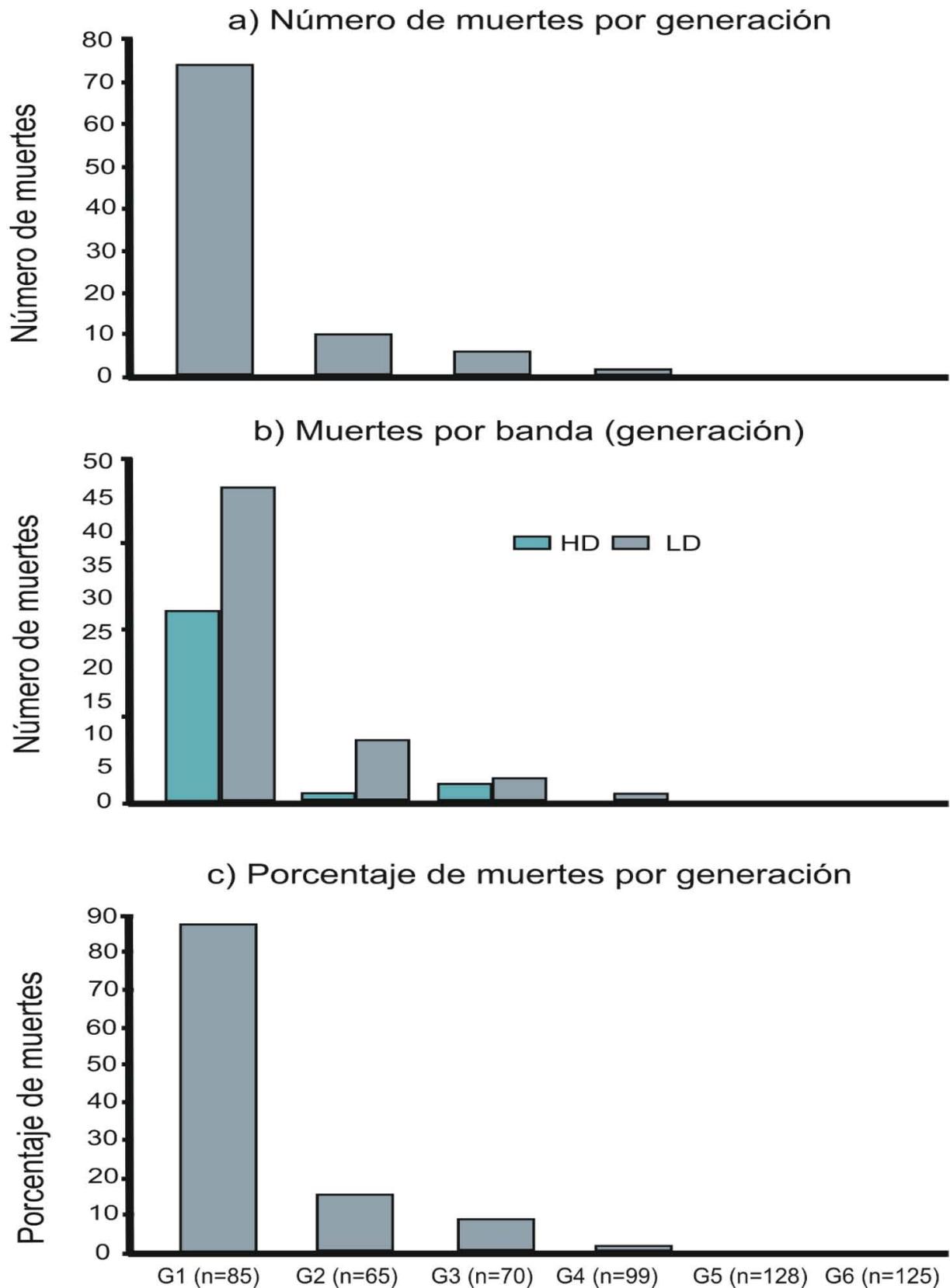


Figura 31. **a)** Se muestra la muerte de pólipos con el nivel de generación. **b)** Comparativo de la tasa de gemación entre bandas de densidad (HD = Bandas alta densidad; LD = Bandas baja densidad). **c)** Porcentaje de gemación en cada generación.

En el centro de la colonia 6Y es donde predominantemente se generan las gemaciones (Fig. 32a), mientras que en las zonas laterales existe una mortalidad alta en comparación con la zona central (Fig. 32b). Sin embargo, anuqué existe una diferencia entre el porcentaje de nacimientos y muertes en las dos zonas de la colonia (Fig. 33), cuando se compararon las gemaciones y las muertes de todas las generaciones con la posición de la colonia (centro vs lateral), no se observaron diferencias significativas (Gemaciones, t-Student= 1.7917, n= 6, p= 0.11; Muertes, t-Student= -1.10, n= 6, p=0.25).

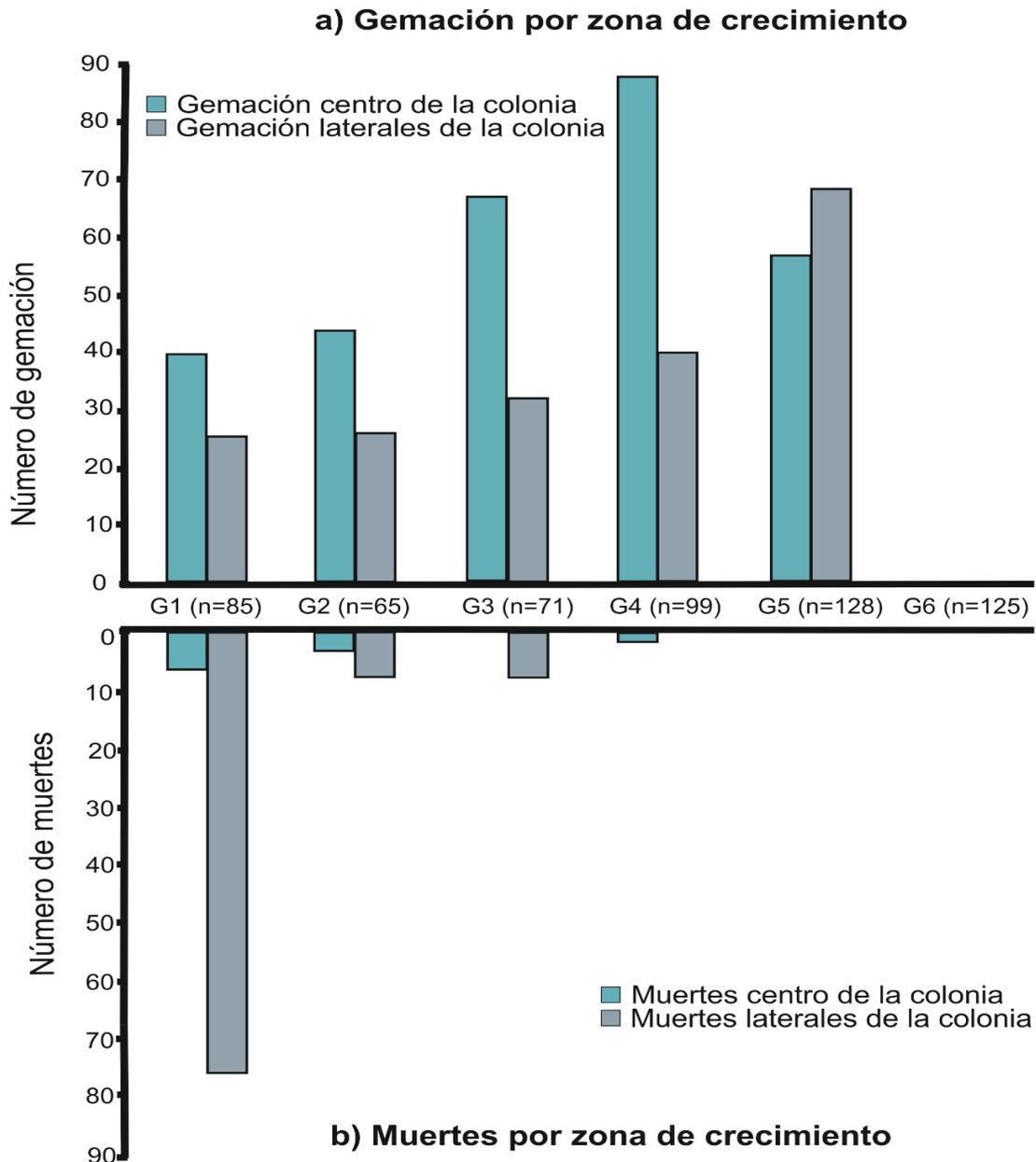


Figura 32. a) Las gemaciones muestran un aumento en la zona central de la colonia, tendencia que se observó en todas las generaciones. **b)** Las muertes se registraron mayoritariamente en las zonas laterales de la colonia, en las seis generaciones.

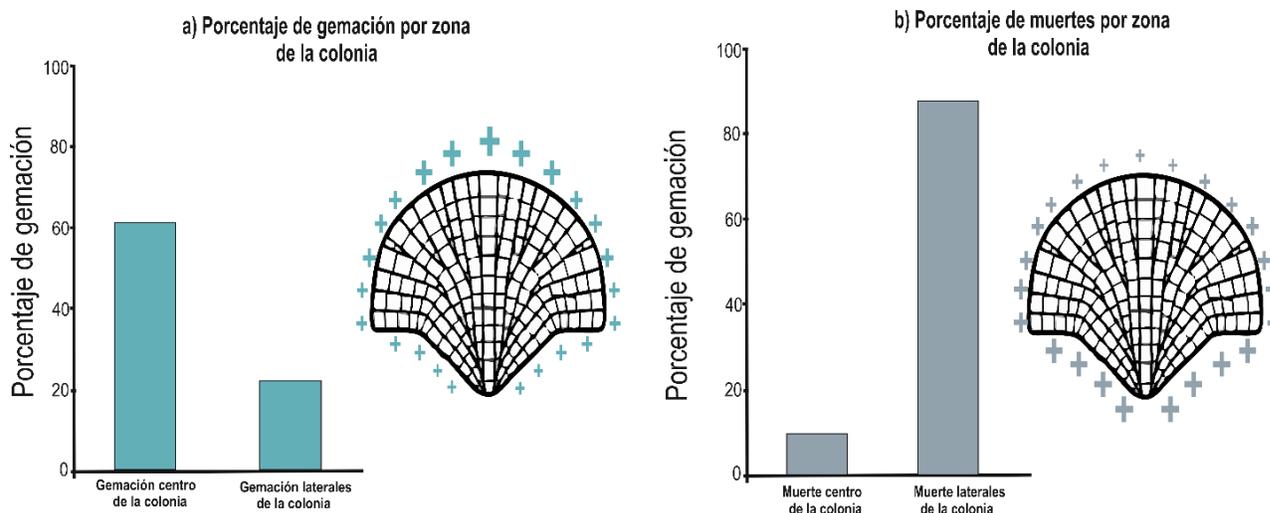


Figura 33. Porcentaje de gemaciones y muertes totales en las dos zonas de la colonia. **a)** Los signos + denotan la cantidad de gemaciones que hay en cada zona, entre más grande es el símbolo mayor son las gemaciones. **b)** Los signos + denotan la cantidad de muertes que hay en cada zona, entre más grande es el símbolo mayor son las muertes.

La edad promedio de los pólipos (Tabla 6) de la colonia 6Y fue de 2.02 ± 0.04 años. Se promediaron también las edades de los pólipos por generación, registrando la edad más alta G3 con 2.59 ± 0.14 años. La edad más corta lo promedio G6 con 1.43 ± 0.05 años, lo que es razonable ya que se trata de la generación de mayor nivel y por tanto más “joven”. Sin embargo, no distó mucho de G1, que si bien es la más longeva en términos de aparición, sufrió alta mortalidad los primeros años a causa de bioerosión. La edad máxima registrada fue de 5 años, y fue una trayectoria perteneciente a G2.

Tabla 6. Promedio de edades y extensión de los pólipos de la colonia 6Y. Los valores de Colonia son los datos agrupados de todas las generaciones. \pm Error estándar.

GENERACIÓN	EDAD (años)	EXTENSIÓN (mm)
G1 (n= 85)	1.74 ± 0.08	10.76 ± 0.74
G2 (n= 65)	2.24 ± 0.15	16.16 ± 1.14
G3 (n= 71)	2.59 ± 0.14	19.93 ± 1.41
G4 (n= 99)	2.55 ± 0.10	20.72 ± 0.99
G5 (n= 128)	1.95 ± 0.08	17.07 ± 0.69
G6 (n= 125)	1.43 ± 0.05	13.94 ± 0.51
Colonia (n= 573)	2.02 ± 0.04	16.33 ± 0.37

Por su parte, la extensión promedio de la colonia fue de 16.33 ± 0.37 mm (Tabla 6). La generación que mayor extensión alcanzó fue G4 con 20.72 ± 0.99 mm. En contraparte, G1 fue la generación que promedió la menor extensión en sus trayectorias (10.76 ± 0.74 mm). Cuando se comparó la extensión de las trayectorias con el número de gemaciones (Fig. 34), se registró una relación positiva significativa ($r^2 = 0.58$, $n = 573$, $p = 0.0001$), lo que indica un aumento de las gemaciones cuando las trayectorias tienen una longitud mayor.

La misma tendencia se observó cuando se comparó la extensión de las trayectorias con la edad de las mismas (Fig. 35), es decir, la cantidad de veces que pasaron por un par de bandas HD-LD. El modelo evidenció una relación positiva significativa ($r^2 = 0.78$, $n = 573$, $p = 0.0001$).

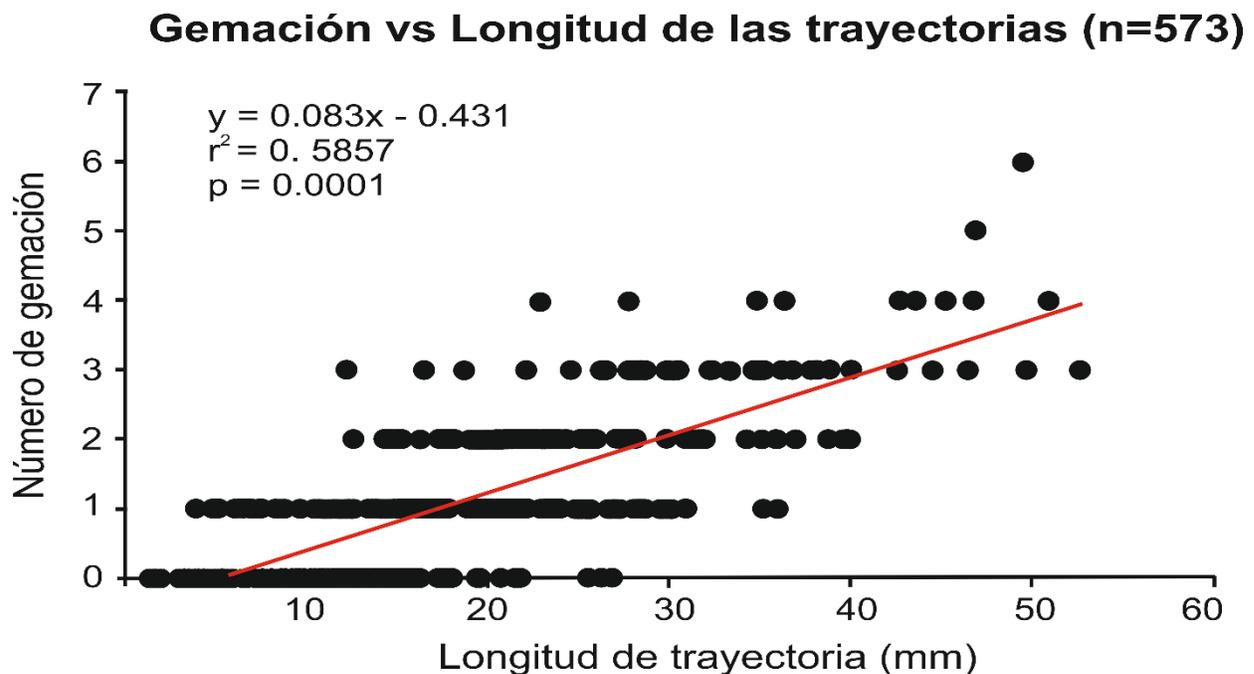


Figura 34. Relación entre el número de veces que un mismo pólipo se dividió durante toda su vida y la longitud total de su trayectoria.

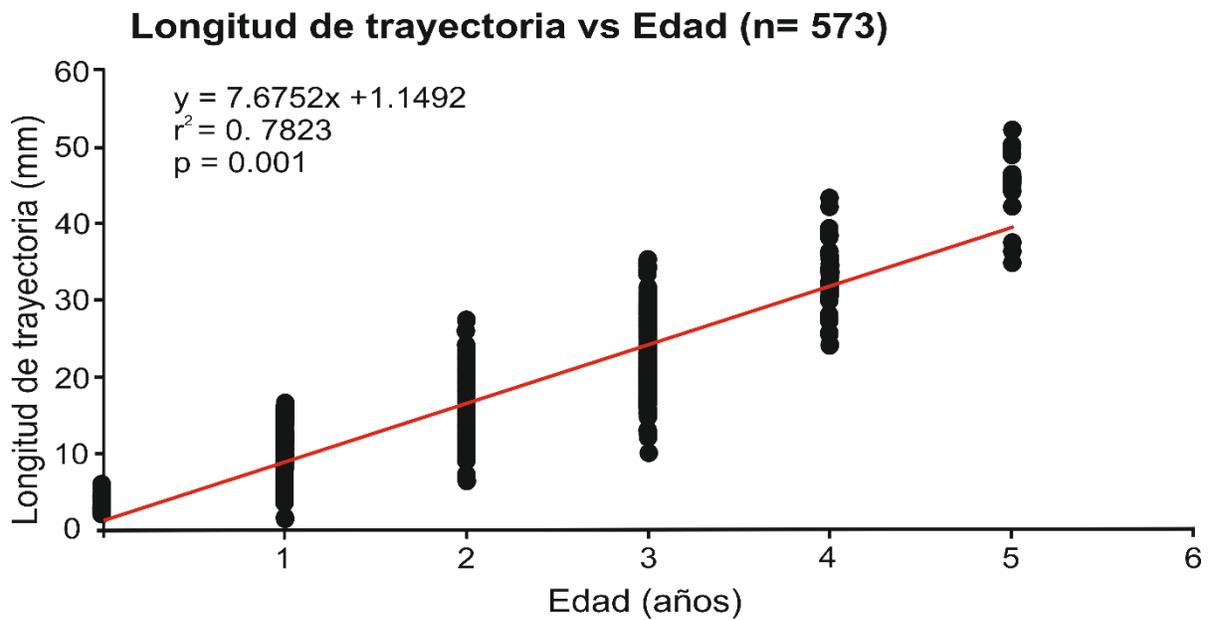
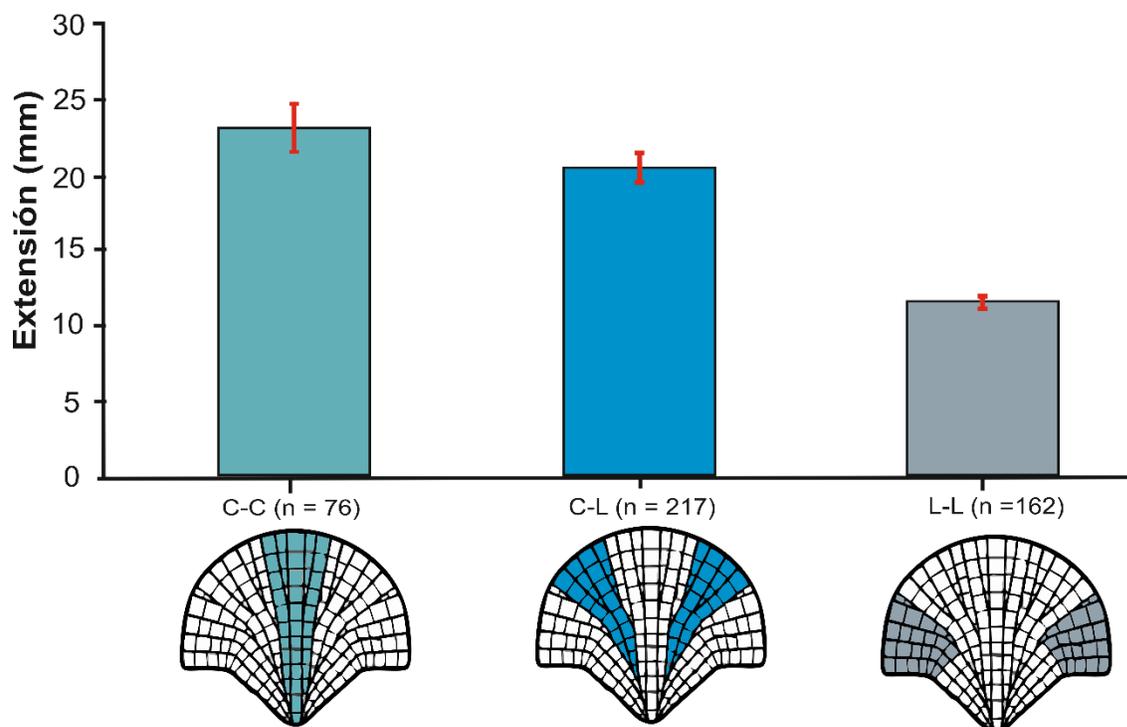


Figura 35. Regresión lineal entre las extensiones de las trayectorias de todos los pólipos de la colonia 6Y, y su edad. La edad se calculó por el número de bandas de densidad por las que pasó cada trayectoria. Las extensiones de las trayectorias están medidas en milímetros.

El resultado del análisis de varianza mostró que existen diferencias significativas solo entre el grupo L-L y los grupos C-C y L-L ($F= 85.72$, $df= 2$, $p= 0.0001$). Al momento de agrupar las trayectorias en los tratamientos C-C, C-L y L-L, se quitaron las trayectorias que estaban por debajo de la edad promedio calculada de la colonia coralina (Tabla 6). Así también se quitaron las muertes por bioerosión. El promedio de las trayectorias de los pólipos del grupo C-C fue de 22.65 ± 1.34 mm. Siendo este valor el mayor de los tres grupos. Las trayectorias de C-L, promediaron una extensión de 21.06 ± 0.58 mm. Finalmente y con el valor más bajo promedio las trayectorias L-L, alcanzaron una longitud de apenas 10.38 ± 0.30 mm (Fig. 36).

Extensión promedio por zona de crecimiento



Zona de crecimiento (C= centro; L= lateral)

Figura 36. Comparación del promedio de extensión de las trayectorias de pólipos en diferentes zonas y rutas de crecimiento de la colonia.

8.2 Incremento poblacional modular

8.2.1 Colonia 12Y

De acuerdo con la ecuación de crecimiento modular (ecuación 1), se estimó la densidad poblacional real (total de pólipos vivos en un tiempo determinado), para cada año de crecimiento (Tabla 7) y banda de densidad (Tabla 8).

Tabla 7. Crecimiento poblacional modular a través del tiempo (Bandas de densidad por separado), de acuerdo con la ecuación propuesta por Harper y Bell (1979). $T_0= 36$, representa el número de pólipos “fundadores”.

Año asignado	Bandas	Tiempo (Banda)	Pólipos Temporada
0	0	T ₀	36
2000	HD	T ₁	107
	LD	T ₂	113
2001	HD	T ₃	172
	LD	T ₄	177
2002	HD	T ₅	255
	LD	T ₆	259
2003	HD	T ₇	302
	LD	T ₈	311
2004	HD	T ₉	395
	LD	T ₁₀	401
2005	HD	T ₁₁	515
	LD	T ₁₂	522
2006	HD	T ₁₃	811
	LD	T ₁₄	815
2007	HD	T ₁₅	1098
	LD	T ₁₆	1115
2008	HD	T ₁₇	1337
	LD	T ₁₈	1374
2009	HD	T ₁₉	1593
	LD	T ₂₀	1560
2010	HD	T ₂₁	1709
	LD	T ₂₂	1540
2011	HD	T ₂₃	1421

Tabla 8. Crecimiento poblacional modular anual (par de bandas), de acuerdo con la ecuación propuesta por Harper y Bell (1979). T₀= 36, representa el número de pólipos “fundadores”.

Años	Tiempo (Años)	Pólipos Anual
0	T ₀	36
2000	T ₁	113
2001	T ₂	177
2002	T ₃	259
2003	T ₄	311
2004	T ₅	401
2005	T ₆	522
2006	T ₇	815
2007	T ₈	1115
2008	T ₉	1374
2009	T ₁₀	1560
2010	T ₁₁	1540
2011	T ₁₂	1421

Se observó un aumento exponencial en el número de pólipos tanto en el modelo anual ($y = 63.13e^{0.286x}$, $n= 13$, $r^2= 0.9079$), como en el semestral (HD y LD) ($y = 82.974e^{0.143x}$, $n= 24$, $r^2= 0.9247$) durante los primeros años (2000-2009). Sin embargo, los dos últimos años (2010-2011) mostraron un decrecimiento en el número de pólipos, lo que podría indicar un límite o capacidad de carga (K) a la edad que puede alcanzar la colonia al (Fig. 37).

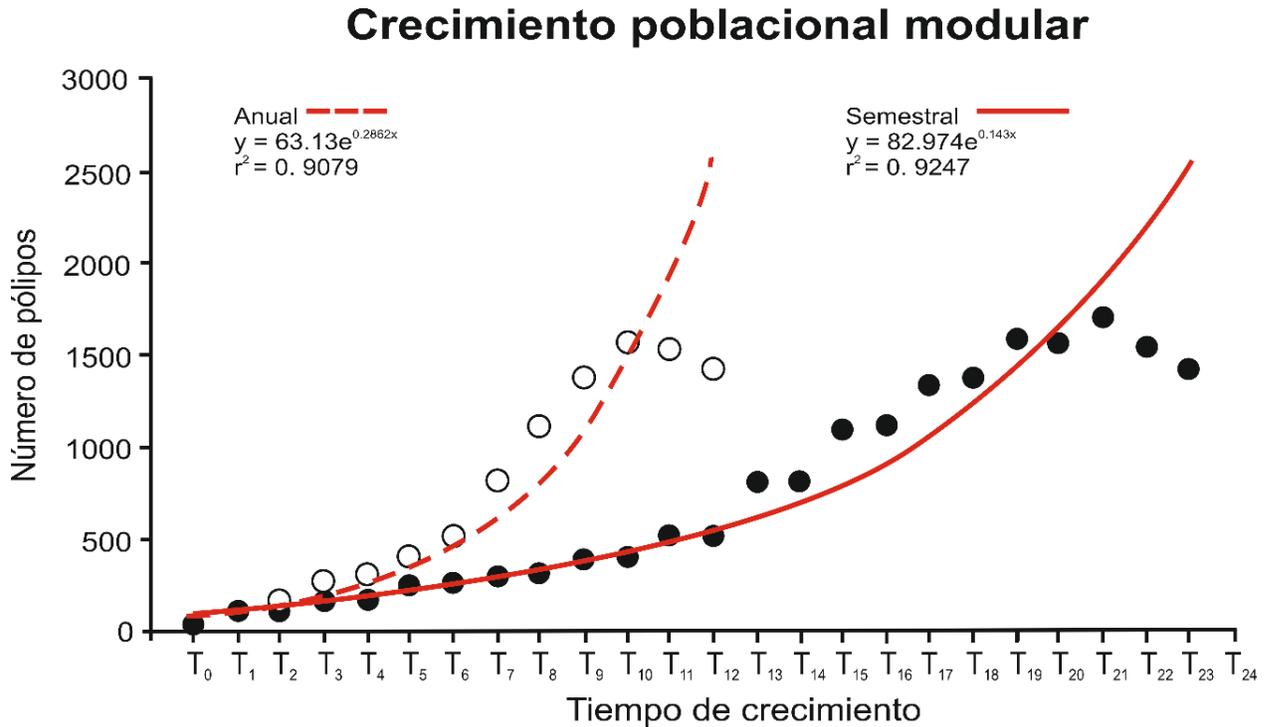


Figura 37. Tendencia de crecimiento exponencial en la población de pólipos. Colonia 12Y de *O. annularis*. Círculos vacíos = crecimiento anual, Círculos rellenos = crecimiento semestral (Bandas HD; LD).

8.2.2 Colonia 6Y

Empleando la ecuación demográfica modular (ecuación 1), se obtuvo la población real de la colonia (pólipos vivos) para cada año, los 6 años de crecimiento (Tabla 9), y para cada banda de densidad (Tabla 10).

Tabla 9. Crecimiento poblacional modular a través del tiempo (Bandas de densidad por separado), de acuerdo con la ecuación propuesta por Harper y Bell (1979). $T_0 = 85$, representan el número de pólipos “fundadores”.

Año asignado	Bandas	Tiempo (Banda)	Pólipos Temporada
0	0	T_0	85
2012	HD	T_1	188
	LD	T_2	176
2013	HD	T_3	213
	LD	T_4	206
2014	HD	T_5	244
	LD	T_6	258
2015	HD	T_7	311
	LD	T_8	341
2016	HD	T_9	414
	LD	T_{10}	460
2017	HD	T_{11}	539
	LD	T_{12}	567

Tabla 10. Crecimiento poblacional modular anual (par de bandas), de acuerdo con la ecuación propuesta por Harper y Bell (1979). $T_0=86$, representan los pólipos “fundadores”.

Años	Tiempo (Años)	Pólipos Anual
0	T_0	85
2012	T_1	176
2013	T_2	206
2014	T_3	258
2015	T_4	341
2016	T_5	460
2017	T_6	567

El modelo semestral, como el modelo anual, mostraron un crecimiento poblacional de sus módulos, del tipo exponencial, anual ($y=80.05e^{0.29x}$; $n=7$, $r^2= 0.95$) y semestral ($y = 109, 76e^{0.130x}$; $n=13$, $r^2= 0.9219$). A diferencia de la colonia 12Y, no se observó alguna tendencia que pudiera sugerir una pausa o declive del crecimiento (Fig. 38).

Crecimiento poblacional modular

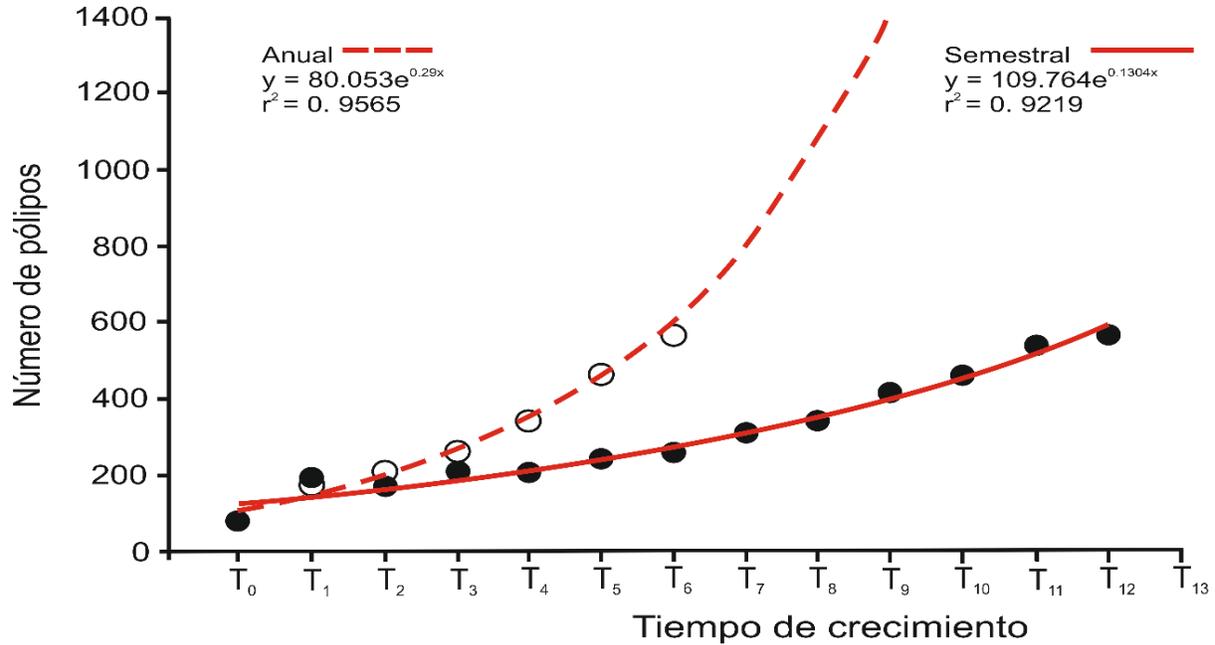


Figura 38. Tendencia de crecimiento exponencial en la población de pólipos. Colonia 6Y de *O. annularis*. Círculos vacíos = crecimiento anual, Círculos rellenos = crecimiento semestral (Bandas HD; LD).

8.2.3 Comparación entre el incremento poblacional colonias 6Y y 12Y

De acuerdo con la comparación de pendientes de varianzas no homogéneas aplicados entre los modelos exponenciales de las colonias 6Y y 12Y, no existen diferencias significativas en los modelos semestrales ($F= 15.01$, t -Student= -0.02 $p= 0.97$) y los modelos anuales ($F= 12.028$, t -Student= 12.75 , $p= 0.11$) (Fig. 39).

Crecimiento poblacional modular

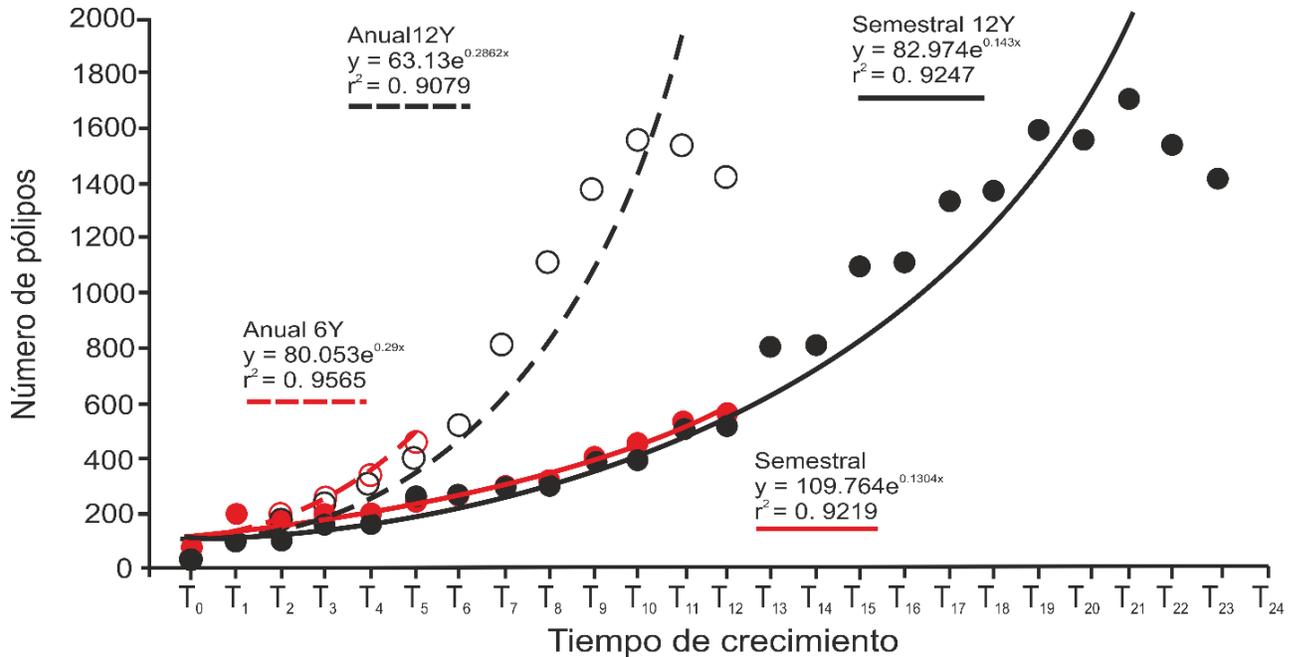


Figura 39. Se comparó las pendientes de ambos modelos (semestral y anual). Círculos vacíos rojos = crecimiento anual 6Y; Círculos vacíos negros = crecimiento anual 12Y; Círculos rellenos rojos = crecimiento semestral 6Y; Círculos rellenos negros = crecimiento semestral 12Y.

8.3 Modelos de incremento poblacional modular

Una vez realizados los modelos exponenciales de incremento poblacional, y bajo el supuesto de que ninguna población puede crecer de tal forma (exponencial), los datos fueron ajustados a modelos de crecimiento logístico. Los modelos tuvieron coeficientes de determinación altos y significativos para ambas colonias (12Y, $r^2 = 0.94$, $AICc = 160$, $p = 0.00004$; 6Y, $r^2 = 0.97$, $AICc = 97.6$, $p = 0.00003$) (Tabla 11), lo que permitió hacer modelos predictivos para inferir el comportamiento poblacional de los módulos (Fig. 40).

Tabla 11. Estimaciones de parámetros del modelo logístico a partir de datos de crecimiento poblacional modular de colonias (6Y, 12Y) de *O. annularis*. **d**= Tiempo hipotético cuando la población era cero, 1999. **K**= Capacidad de carga. **a**= ordenada al origen. **tm**= Tiempo para el punto de inflexión. **r_{max}**= tasa percapita de crecimiento. **SE**= Desviación estándar. **ln [MLE]** = Estimación de máxima verisimilitud. **AICc**= Criterio de información de Akaike. **r²**= Coeficiente de determinación. **p**= Nivel de significancia.

Crecimiento Logístico	d	K	a	tm	r_{max}	SE	ln [MLE]	AICc	r²	p
Crecimiento Colonia 12Y	0.000	1648	7.51	2007	0.585	92.9	-75.7	160	0.941	0.0000421
Crecimiento Colonia 6Y	0.000	1127	6.00	2016	0.733	124	-41.8	97.6	0.976	0.0000316

Proyección crecimiento. Colonia 12Y

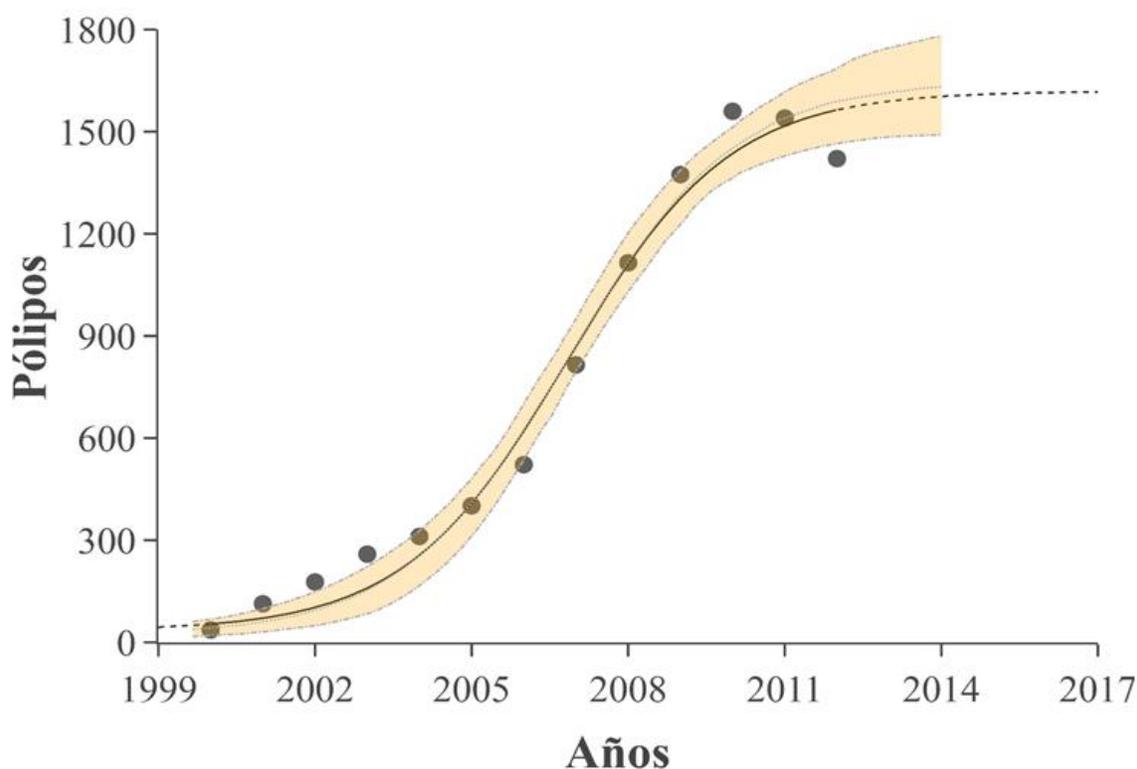


Figura 40. Ajuste del modelo logístico (línea continua) a los datos observados. Los datos medidos van del año 2000-2012 (puntos negros). Predicción del modelo logístico (Línea punteada). Ajuste con intervalos de confianza del 95% (área sombreada).

La colonia 12Y, registró una capacidad de multiplicar por cada pólipo menor ($r_{max}= 0.585$) a la registrada por la colonia 6Y ($r_{max}= 0.733$)(Tabla 11), lo cual es razonable si consideramos que la colonia 6Y aún se encuentra en la fase exponencial. La capacidad de carga (K) en la colonia 12Y (K= 1648), fue solo 31.61% mayor que la K de la colonia 6Y (K= 1127)(Fig.

41). Coincidentemente, el punto de inflexión (cuando la adición de pólipos es más lenta) ocurre entre los 6 (6Y) y 7 (12Y) años de crecimiento en ambas colonias (12Y $t_m = 2007$; 6Y $t_m = 2016$). De la misma forma, la asíntota o K la alcanzan ambas colonias entre los 11 y 12 años de crecimiento.

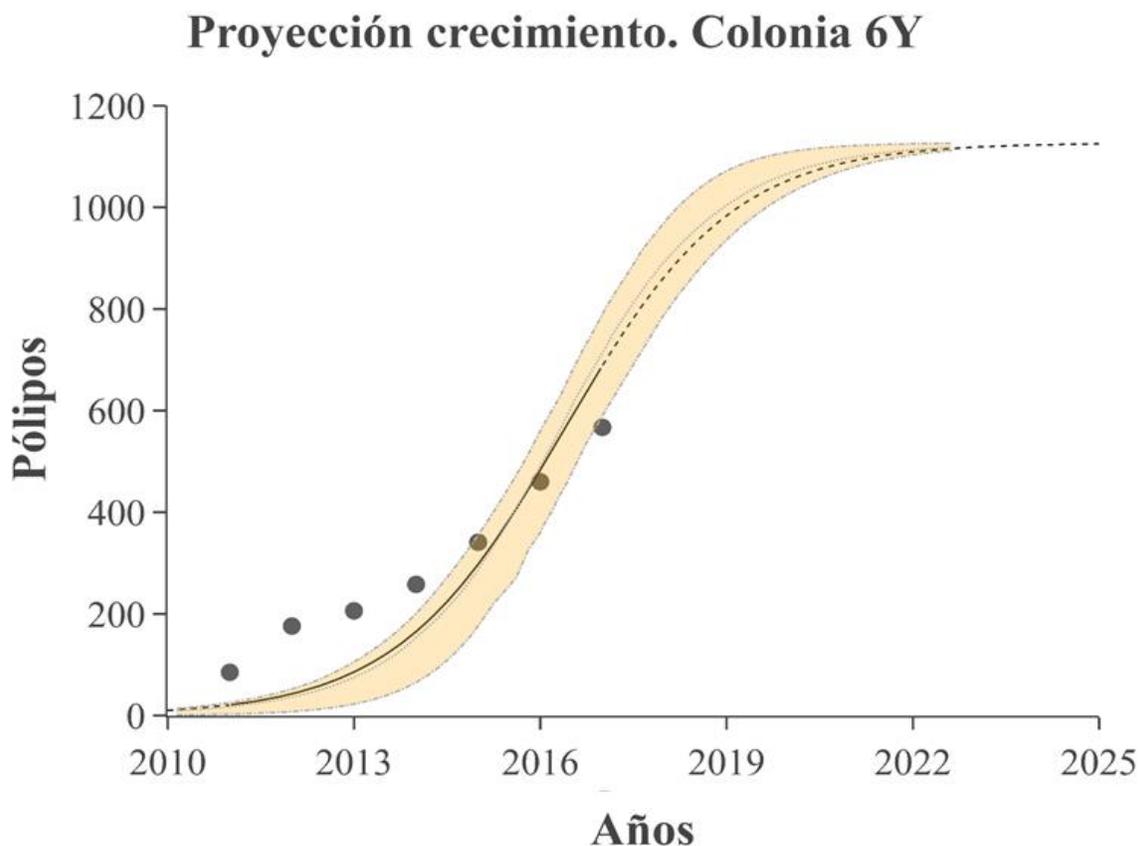


Figura 41. Ajuste del modelo logístico (línea continua) a los datos observados, colonia 6Y. Los datos medidos van del año 2011-2017 (puntos negros). Predicción del modelo logístico (Línea punteada). Ajuste con intervalos de confianza del 95% (área sombreada).

Pese al ajuste, la proyección de la colonia 6Y podría no representar la realidad ya que los datos anuales medidos son pocos ($n = 6$) y, por consiguiente, la K podría estar subestimada. Considerando lo anterior, se construyeron dos modelos más, uno con la K de la colonia 12Y ($K = 1648$) (Fig. 42a), y otro con casi el doble ($K = 2500$) de la K calculada para el primer modelo de 6Y ($K = 1127$) (Fig. 42b). En la proyección de estos modelos solo se sustituyeron la capacidad de carga, los valores anuales medidos fueron los mismos en los dos modelos.

Los resultados (Tabla 12), de ambos modelos fueron significativos ($K= 1648$ pólipos, $r^2= 0.987$, $AICc= 93.1$, $p= 0.00006$; $K= 2500$ pólipos, $r^2= 0.99$, $AICc= 92.3$, $p= 0.00008$) e indican que entre mayor es la K , mejor es el ajuste.

Tabla 12. Estimaciones de parámetros del modelo logístico a partir de datos de crecimiento poblacional modular de la colonia 6Y, de *O. annularis* pero con diferente K . d = Tiempo hipotético cuando la población era cero, 1999. K = Capacidad de carga. a = ordenad al origen. tm = Tiempo para el punto de inflexión. r_{max} = tasa percapita de crecimiento. SE = Desviación estándar. $\ln(MLE)$ = Estimación de máxima verisimilitud. $AICc$ = Criterio de información de Akaike. r^2 = Coeficiente de determinación. p = Nivel de significancia.

<i>Crecimiento Logístico</i>	<i>d</i>	<i>K</i>	<i>a</i>	<i>tm</i>	<i>r_{max}</i>	<i>SE</i>	<i>ln [MLE]</i>	<i>AICc</i>	<i>r²</i>	<i>p</i>
Colonia 6Y K= 1648	0.000	1648	5.97	2017	0.733	173	-75.7	160	0.987	0.0000643
Colonia 6Y K= 2500	0.000	2500	5.97	2018	0.733	211	-41.8	97.6	0.997	0.0000825

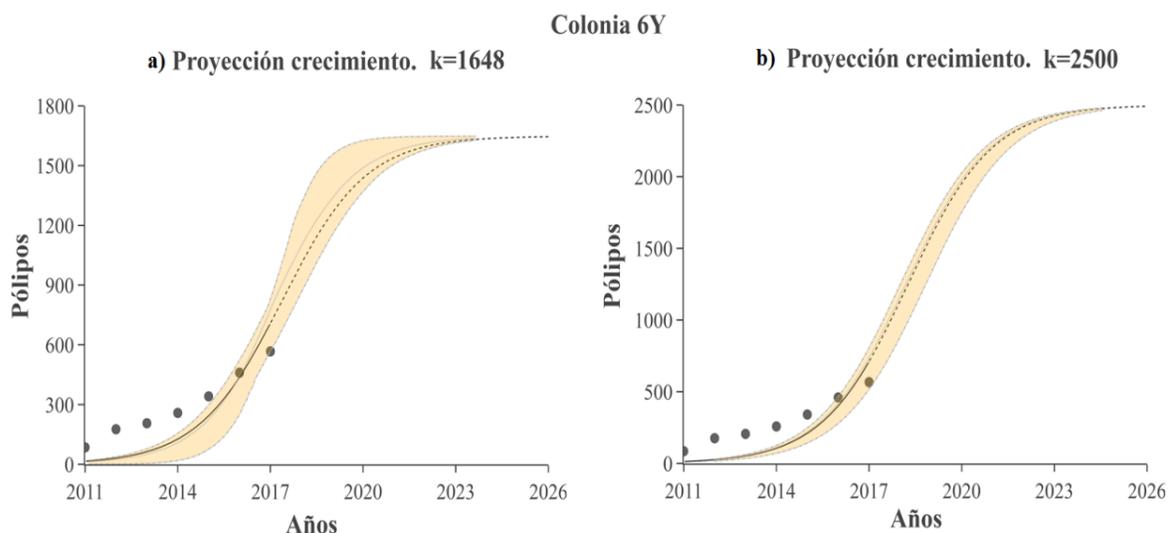


Figura 42. Ajuste del modelo logístico (línea continua) a los datos observados, colonia 6Y. Predicción del modelo logístico (Línea punteada). Ajuste con intervalos de confianza del 95% (área sombreada). **a)** $K=1648$; **b)** $K= 2500$.

8.4 Características esclerocronológicas

Los valores de extensión (cm año^{-1}), densidad media anual ($\text{g CaCO}_3\text{cm}^{-3}$) y la tasa anual de calcificación ($\text{g CaCO}_3\text{ cm}^{-2}\text{año}^{-1}$), que se obtuvieron en cada nivel de inclinación de la colonia 12Y, se muestran en la figura 43.

Se puede observar que la extensión fue disminuyendo conforme la inclinación era mayor. A un ángulo de 90° la extensión máxima alcanzada fue $0.87 \pm 0.08 \text{ cm año}^{-1}$, mientras que a un ángulo de 25° se registró la mínima extensión ($0.39 \pm 0.05 \text{ cm año}^{-1}$). Por su parte, la densidad del esqueleto coralino mostró una tendencia opuesta, niveles de inclinación mayores (i.e., 25°) mostraron mayor densidad ($1.54 \pm 0.01 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$) que menores niveles de inclinación (90°, $1.43 \pm 0.01 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$), siendo esta última la de menor promedio. Por último, la calcificación máxima se registró en el ángulo de 90° ($1.25 \pm 0.11 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$), y el mínimo en el ángulo de 25° ($0.60 \pm 0.08 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) por lo que es coincidente con la tendencia mostrada por la extensión.

Los modelos lineales indicaron que existe relación entre las características esclerocronológicas y el ángulo de inclinación (Fig. 43). Los valores de extensión ($r^2 = 0.97$, $n = 12$, $p = 0.01$) (Fig. 43a) y calcificación ($r^2 = 0.96$, $n = 12$, $p = 0.01$) (Fig. 43c), se relacionaron positivamente con el nivel de inclinación. Contrariamente, la densidad se relacionó negativamente con los niveles de inclinación ($r^2 = 0.99$, $n = 12$, $p = 0.001$) (Fig. 43b).

Tabla 13. Valores de las características esclerocronológicas en función del ángulo de inclinación. \pm = Error estándar.

Ángulo	Densidad ($\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$)	Extensión (cm año^{-1})	Calcificación ($\text{gCaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$)
90°	$1,43 \pm 0.01$	$0,87 \pm 0.08$	$1,25 \pm 0.11$
65°	$1,47 \pm 0.01$	$0,72 \pm 0.06$	$1,06 \pm 0.10$
45°	$1,51 \pm 0.01$	$0,49 \pm 0.02$	$0,74 \pm 0.04$
25°	$1,54 \pm 0.01$	$0,39 \pm 0.01$	$0,60 \pm 0.25$

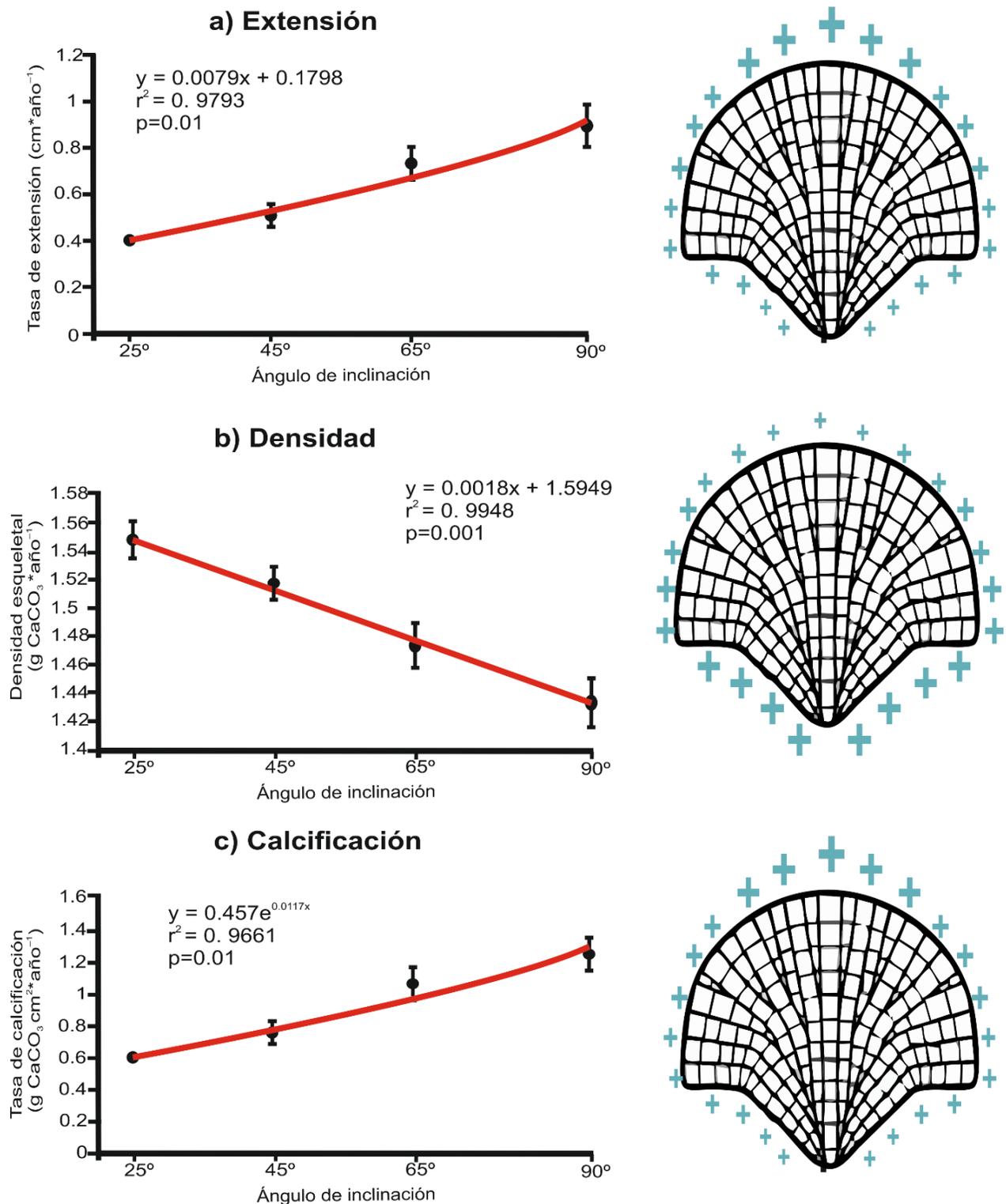


Figura 43. Parámetros de crecimiento coralino en función del ángulo de inclinación. Colonia 12Y. Los signos + denotan el aumento o disminución de las características esclerocronológicas en cada zona, entre más grande es el símbolo mayor es la extensión **a)** Aumento exponencial de la extensión conforme el grado de inclinación disminuya **b)** Disminución lineal de la densidad conforme el grado de inclinación disminuya. **c)** Aumento exponencial de la calcificación conforme el grado de inclinación disminuya.

Por último, mediante un análisis de varianza se evaluó si existen diferencias entre las características esclerocronológicas en función del ángulo de inclinación. En la Tabla 14 se muestra la extensión, densidad y calcificación promediados de cada ángulo (25°-90°), en diferentes zonas, y para cada año de crecimiento de la colonia (2000-2012). Se observó que existen diferencias significativas ($F= 10.64$, $p= 0.0001$) en extensión dependiendo del ángulo, de acuerdo a una prueba a posteriori existen diferencias entre los ángulos 90° y 45° ($p= 0.0008$), así como entre los ángulos 25°, 65° ($p= 0.003$) y 90° ($p= 0.0001$). La densidad, por su parte, también varió en función del ángulo de inclinación ($F= 17.59$, $df= 21.79$ $p= 0.0001$), la prueba a posteriori reveló, diferencias entre los ángulos 90° respecto a los de 45° ($p= 0.0001$) y 25° ($p = 0.0001$), así como entre los ángulos 65°, 45° ($p=0.03$) y 25° ($p= 0.0008$). La calcificación mostro las mismas diferencias en los ángulos que las registradas en la extensión ($F= 15.95$, $p= 0.0001$).

Tabla 14. Valores de las características esclerocronológicas, dependiendo el nivel de inclinación en diferentes partes de la colonia. \pm =Error estándar.

Año	Ángulo 90 °			Ángulo 65 °		
	Densidad	Extensión	Calcificación	Densidad	Extensión	Calcificación
2012	1.44 ± 0.02	0.79 ± 0.04	1.15 ± 0.13	1.48 ± 0.20	0.76 ± 0.04	1.13 ± 0.30
2011	1.42 ± 0.05	0.69 ± 0.04	0.99 ± 0.28	1.47 ± 0.04	0.49 ± 0.04	0.73 ± 0.04
2010	1.38 ± 0.04	1.72 ± 0.05	2.39 ± 0.30	1.5 ± 0.30	0.63 ± 0.04	0.94 ± 0.04
2009	1.41 ± 0.04	0.89 ± 0.02	1.26 ± 0.34	1.49 ± 0.04	0.66 ± 0.04	0.99 ± 0.05
2008	1.4 ± 0.03	0.99 ± 0.10	1.39 ± 0.18	1.48 ± 0.04	0.43 ± 0.04	0.64 ± 0.02
2007	1.4 ± 0.04	0.79 ± 0.04	1.11 ± 0.30	1.4 ± 0.04	1.02 ± 0.30	1.43 ± 0.30
2006	1.36 ± 0.30	1.12 ± 0.71	1.53 ± 0.30	1.4 ± 0.04	0.65 ± 0.04	0.92 ± 0.04
2005	1.34 ± 0.20	0.75 ± 0.05	1.02 ± 0.30	1.38 ± 0.04	0.82 ± 0.01	1.14 ± 0.30
2004	1.46 ± 0.05	0.69 ± 0.02	1.01 ± 0.20	1.45 ± 0.02	0.59 ± 0.02	0.86 ± 0.20
2003	1.47 ± 0.10	0.65 ± 0.04	0.97 ± 0.20	1.49 ± 0.03	0.56 ± 0.01	0.84 ± 0.10
2002	1.49 ± 0.20	0.75 ± 0.04	1.08 ± 0.20	1.52 ± 0.30	0.79 ± 0.02	1.2 ± 0.40
2001	1.56 ± 0.30	0.69 ± 0.04	1.08 ± 0.20	1.56 ± 0.20	1.25 ± 0.30	1.95 ± 0.30

Año	Ángulo 45 °			Ángulo 25 °		
	Densidad	Extensión	Calcificación	Densidad	Extensión	Calcificación
2012	1.52 ± 0.30	0.53 ± 0.10	0.81 ± 0.30	1.59 ± 0.10	0.43 ± 0.02	0.68 ± 0.04
2011	1.47 ± 0.30	0.49 ± 0.10	0.73 ± 0.04	1.56 ± 0.20	0.43 ± 0.02	0.67 ± 0.02
2010	1.49 ± 0.20	0.66 ± 0.02	0.99 ± 0.30	1.57 ± 0.20	0.43 ± 0.04	0.67 ± 0.02
2009	1.49 ± 0.30	0.63 ± 0.10	0.94 ± 0.04	1.46 ± 0.20	0.36 ± 0.01	0.53 ± 0.04
2008	1.48 ± 0.04	0.43 ± 0.10	0.64 ± 0.30	1.49 ± 0.10	0.46 ± 0.02	0.69 ± 0.04
2007	1.5 ± 0.30	0.42 ± 0.02	0.64 ± 0.04	1.58 ± 0.20	0.29 ± 0.04	0.46 ± 0.05
2006	1.5 ± 0.20	0.42 ± 0.10	0.64 ± 0.04	1.58 ± 0.20	0.32 ± 0.04	0.52 ± 0.05
2005	1.49 ± 0.30	0.52 ± 0.02	0.78 ± 0.04	1.53 ± 0.10	0.36 ± 0.03	0.55 ± 0.05
2004	1.56 ± 0.30	0.52 ± 0.01	0.82 ± 0.02	1.49 ± 0.10	0.42 ± 0.02	0.64 ± 0.04
2003	1.48 ± 0.15	0.36 ± 0.02	0.53 ± 0.01	1.5 ± 0.20	0.42 ± 0.01	0.64 ± 0.05
2002	1.58 ± 0.30	0.52 ± 0.02	0.83 ± 0.05	1.58 ± 0.20	0.42 ± 0.02	0.68 ± 0.05
2001	1.59 ± 0.40	0.36 ± 0.04	0.57 ± 0.04	1.59 ± 0.30	0.29 ± 0.01	0.47 ± 0.04

9. Discusión

9.1 Análisis demográfico

9.1.1 Estacionalidad de la gemación

El diseño modular en los corales les ha conferido ventajas evolutivas, permitiendo adaptarse a los cambios ambientales y sobrevivir en un gran número de hábitats (Elahi y Edmunds 2006). En los corales escleractinios, tanto la calcificación como la gemación son dos procesos fisiológicos fundamentales, ambos procesos inciden directamente en la capacidad de adecuación de un coral para adaptarse a las fluctuaciones ambientales. Además, como el crecimiento del tejido implica la adición de nuevos pólipos, se requiere una modificación en el esqueleto (Darke y Barnes 1993; Lartaud et al. 2015) por lo que el aumento en el número de pólipos está condicionado por la velocidad con que el esqueleto es depositado (Barnes 1973). A este respecto, el aumento significativo en la adición de nuevos pólipos observado en las bandas de HD de colonias *O. annularis*, indica que una mayor velocidad de deposición de esqueleto se asocia con un aumento en el número de pólipos. Las bandas HD en *O. annularis* son formadas en verano (julio-septiembre), cuando la temperatura superficial del mar (TSM) alcanza sus valor anual máximo (Carricart-Ganivet 1994, 2000), y es precisamente ese punto, cuando la calcificación y la densidad del esqueleto es mayor (Dodge y Brass 1984). Nuestros resultados sugieren que durante las épocas de verano, no solo *O. annularis* se reproduce sexualmente por liberación de gametos (Szmant 1986, 1991) y calcifican más (Dodge y Brass 1984; Carricart-Ganivet 1994; Cruz-Piñon et al. 2003), sino que se trata de la época cuando la población modular de pólipos se incrementa de manera significativa en comparación con los meses donde la TSM desciende (Fig. 44). Lo anterior pudiera estar modulado por la actividad fotosintética. Es sabido que el alga *Symbiodinium* aporta más del 90% de los requerimientos energéticos del coral (Gatusso et al. 1999), y se ha reportado que en las épocas de verano la actividad fotosintética de las algas simbiotas es mayor, debido al incremento de luz y temperatura (Barnes y Logth 1989, Roth 2014; Scheufen et al. 2017). Durante esta época, los fotosintatos translocados son mayores, aportando mayor energía a su hospedero, aumentando la producción de CaCO₃ y del tejido coralino (Collombo-Pallota et al. 210). De acuerdo con esta hipótesis, una mayor disposición

de fotones (luz), aumenta la actividad de la tasa fotosintética neta y el crecimiento esquelético (Marubini et al. 2001).

Por el contrario, durante las épocas de invierno, cuando las bandas de LD son formadas en *O. annularis*, hubo un aumento en la mortandad de pólipos, si bien esta relación no fue significativa, refuerza la idea de que la actividad fotosintética de verano promueve la gemación por la cantidad de energía captada por el holobionte y condiciona el crecimiento del tejido cuando existe una reducción en la producción y translocación de fotosintatos al huésped. Existe evidencia que en *O. annularis*, cuando hay ausencia de energía derivada de los productos fotosintéticos, los corales catabolizan su propio tejido reduciendo el crecimiento del coral y el grosor del tejido (Szmant y Gassman 1990, Mendes y Woodley 2002, Cruz-Piñón et al. 2003), lo que podría aumentar la mortalidad de pólipos en estas épocas. Concurrentemente, se ha observado que en las temporadas donde la temperatura y la luz se ven reducidas, el simbiote detiene la translocación de recursos a su hospedero para mantener sus propias demandas metabólicas, reflejándose en una reducción o pausa en la deposición de CaCO_3 por parte del holobionte (Iglesias-Prieto, comunicación personal); este mismo factor pudiera estar limitando la reproducción asexual a causa de la ausencia de los productos derivados de la fotosíntesis.

Siguiendo esta línea de razonamiento, podría pensarse que a mayores niveles de luz y temperatura mayor replicación de pólipos, sin embargo, como ocurre con la calcificación (Wórum et al. 2007), podría existir un umbral que una vez sobrepasado, se detenga la replicación de pólipos en la colonia. Por tanto, el aumento de la temperatura no solo puede estar modificando la calcificación del esqueleto del coral (Wórum et al. 2007), sino, además, podría estar modificando la gemación de los pólipos dentro de la colonia, con lo cual se podrían estar produciendo corales con esqueleto frágil y tamaño reducido. Datos a este respecto no existen por lo que es necesario diseñar estudios donde se mida el efecto que tiene la luz y la temperatura sobre la replicación de los pólipos.

Por otro lado, es sabido que los organismos modulares producen nuevos módulos para aumentar sus dimensiones y así ocupar mayor área en donde se desarrollan (Lartaud et al. 2015). A este respecto, los resultados indican que las temporadas cuando las bandas LD son formadas, la energía disponible es utilizada para extender su esqueleto y crear espacio suficiente entre los coralitos preexistentes y que nuevos coralitos sean insertados en este espacio durante las temporadas de verano cuando las bandas de HD son creadas, aumentando así la población de pólipos en la colonia. En otras palabras, durante la formación de bandas de LD, la energía es destinada para modificar el esqueleto, creando esqueleto nuevo (en lugar de engrosarlo, como caso bandas HD) y, con ello se forma espacio suficiente para que en la temporada de verano, cuando la energía es mayor, puedan florecer nuevos pólipos (Fig. 44). Esta idea, ya había sido abordada por Barnes (1973) quien sugirió que el crecimiento del tejido coralino depende de la velocidad a la que se pueda formar nuevo esqueleto. Más tarde, Darke y Barnes (1993), a partir de colonias de *Porites* sp., demostraron que la modificación del esqueleto era seguida por la inserción de nuevos pólipos y que, además, en las áreas donde existía mayor agregación de pólipos el esqueleto formaba montículos o “baches” en la colonia, curvaturas que permiten crear espacio entre cálices para la inserción de nuevos pólipos. A este respecto, hasta donde tenemos conocimiento este estudio representa el primer caso donde se reporta con precisión la estacionalidad de estos procesos para corales escleractinios zooxantelados.

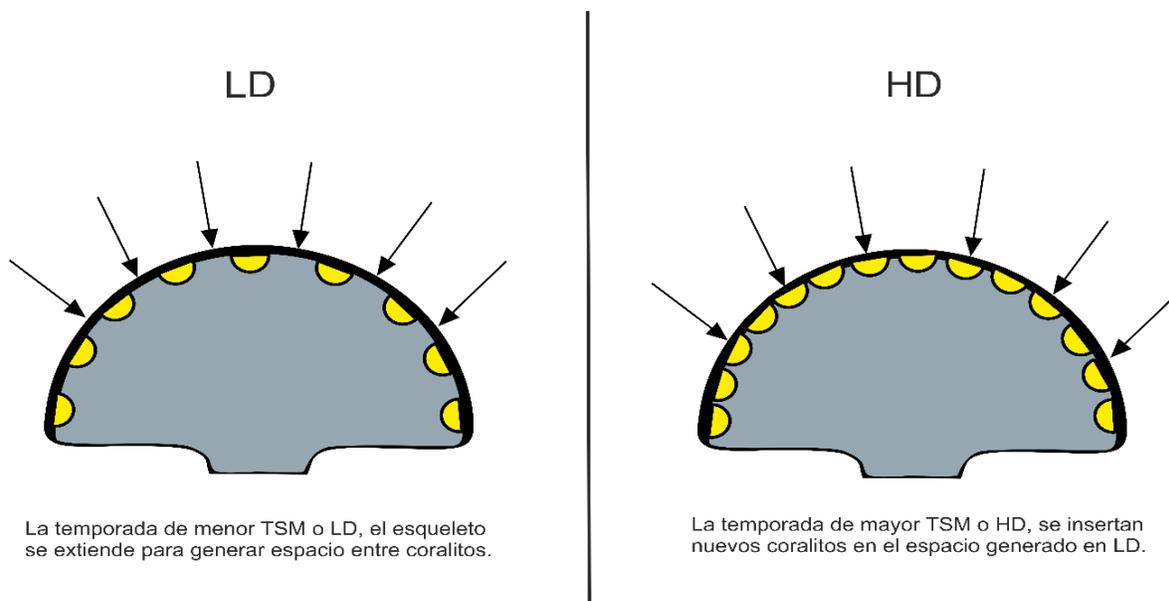


Figura 44. Aumento del número de pólipos durante las temporadas frías (LD) y cálidas (HD), en una colonia de *O. annularis*. **a)** Se mantiene más o menos constante la población de pólipos **b)** Se aumenta la población mediante gemación.

9.1.2 Análisis generacional

Una de las características distintivas de los organismos modulares, es que la edad no está definida como consecuencia de la constante adición de nuevos módulos (Harper y Bell 1979, Rosen 1986). En los corales, producto de la gemación, se están añadiendo pólipos durante el crecimiento de la colonia, lo que resulta en una colonia donde coexistan pólipos de gemación antigua (viejos) y reciente (nuevos) (Darke y Barnes 1993; Lartaud et al. 2015). Por tal motivo, para tener un mejor análisis de las tasas de gemación y mortalidad, se analizaron por separando las generaciones de los pólipos. Los resultados señalaron que las colonias aumentaban el número de gemaciones con el paso del tiempo (Fig. 20a y 28a). Lo anterior es razonable en tanto que, al aumentar el número de pólipos, el número de gemaciones aumenta ya que cada pólipo nuevo es un módulo potencial para crear otro nuevo (Darke y Barnes 1993). Sin embargo, cuando se evaluó el número de gemaciones en función del número de pólipos presentes en la colonia, la relación fue inversamente proporcional en la colonia 12Y. En la colonia 6Y (Fig. 28c), por su parte, aumenta en las primeras generaciones (G1-G3) y después (G4-G5) empieza a disminuir, es decir, la capacidad de gemación a nivel colonial disminuye conforme la población de pólipos y tamaño de colonia aumenta. Estas observaciones sugieren que existe una restricción para la producción de nuevos pólipos conforme aumenta el tamaño de la colonia; así, mientras mayor es la talla de la colonia, mayor es el esfuerzo para extender el esqueleto y generar espacio suficiente para el desarrollo de los cálices de los nuevos pólipos (Barnes 1973; Darke y Barnes 1993). Por consiguiente, la diferencia entre la tasa de crecimiento del tejido y la tasa de crecimiento de la masa esquelética afectaría la tasa de división de los pólipos y, en última instancia, la forma de la colonia (Barnes 1973). Es decir, la multiplicación de los pólipos está en función de la cantidad de espacio disponible y, por consecuencia, es una función de la tasa de calcificación.

Otro factor que pudiera explicar estas observaciones es el referente a la reproducción sexual, donde se ha llegado a la conclusión que el tamaño y la edad de colonia es un factor que condiciona la producción de gametos (Kojis y Quinn 1985; Chornesky y Peters 1987). A este respecto, las colonias con tamaños pequeños tienen nula o baja producción de gametos, mientras que las colonias con tallas mayores tienen producciones altas (Harriott 1983; Van Veghel y Kahmann 1994; Sakai 1998). Algunos autores (Harriott 1983; Van Veghel y

Kahmann 1994; Sakai 1998) han atribuido lo anterior a una inversión diferencial en la estrategia de crecimiento. Cuando las colonias son pequeñas, la energía se invierte en la replicación y aumento de tamaño para después, luego de tener un tamaño suficiente, utilizar la energía disponible en la generación de gametos, con lo que se reduce el aumento del tamaño por agregación de pólipos y formación de nuevo esqueleto (Chornesky y Peters 1987, Hall y Hughes 1996, Sakai 1998).

Los resultados de un modelo bioenergético aplicado al crecimiento coralino pudiera ser un factor más que explica la disminución en la tasa de replicación de pólipos en ambas colonias (12Y y 6Y), en este modelo se observó que, a mayor cantidad de módulos, menor la capacidad de obtener los recursos necesarios per cápita (Kim y Lasker 1998). El razonamiento de este modelo se basa en que los pólipos dentro de una colonia compiten por los recursos disponibles, disminuyendo la disponibilidad de estos cuando aumenta la población de pólipos. Lo anterior ha sido denominado como sombreado trófico, y es referido como la causa por la cual las colonias de coral no tienen un crecimiento indeterminado. Por tanto, cuando una colonia crece los recursos disponibles eventualmente alcanzan un límite, provocando que el crecimiento colonial sea insostenible o determinado (Kim y Lasker 1998; Lartaud et al. 2015). Estudios con el coral ramificado *Pocillopora damicornis* han demostrado esta teoría. Jokiel y Morrissey (1986) examinaron el efecto del tamaño colonial con el rendimiento de la producción primaria y demostraron que la relación de la producción fotosintética per cápita y la respiración, es inversamente proporcional al tamaño de la colonia en *P. damicornis*, por lo que la producción fotosintética neta disminuye en razón al crecimiento coralino, limitando el crecimiento. Con base en esta evidencia y en nuestros resultados, es posible concluir que a medida que la colonia crece, por la adición de nuevos pólipos, los recursos obtenidos por fotosíntesis y/o heterotrofia son destinados al mantenimiento de la colonia, viéndose limitada la reproducción asexual no por ausencia de recursos sino por la capacidad de los módulos para capturarlos estando en competencia. Adicionalmente, la competencia intracolonia entre módulos puede verse acentuada dependiendo de la ubicación de los módulos.

Respecto a la muerte de los pólipos, se registró en la colonia 12Y un aumento exponencial con el nivel de generación hasta G3, para luego descender en G4; al igual que en las

gemaciones, cuando se comparó la proporción de muertes con el número de pólipos presentes en la colonia, esta fue inversa. Sin embargo, cuando se agrupan todas las muertes de todas las generaciones (Fig. 19), estas aumentan drásticamente en los últimos años de crecimiento (2009-2011) además de que ocurren en las generaciones “viejas” (G1-G2) (Fig. 21c). Lo anterior, combinado con que las muertes de estas generaciones, en su mayoría, fueron localizadas en los márgenes senescentes (característicos de la especie *O. annularis* (Dustan 1975), hacen pensar que *O. annularis* usa como estrategia de crecimiento la “eliminación” de módulos que están en zonas menos favorables (ver siguiente sección), para escapar de la competencia trófica y poder seguir replicando módulos en las partes más favorables para la captura de recursos (p.ej., luz, alimento). Lo anterior tiene sustento adicional a partir de lo observado con el análisis de mortalidad de la colonia 6Y (Fig. 29). En esta colonia se observó mortalidad mayormente en las primeras generaciones, mientras que en los últimos años no se registraron muertes (Fig. 28); adicionalmente, la colonia 6Y carece de márgenes senescentes. Lo anterior indica que las muertes deberán de aumentar con la edad de la colonia debido a que a esta edad, la colonia aun seguirá añadiendo módulos hasta alcanzar una talla donde los recursos se vean limitados (Kim y Lasker 1998), y entonces sí, tendrá que eliminar módulos (Fig. 45).

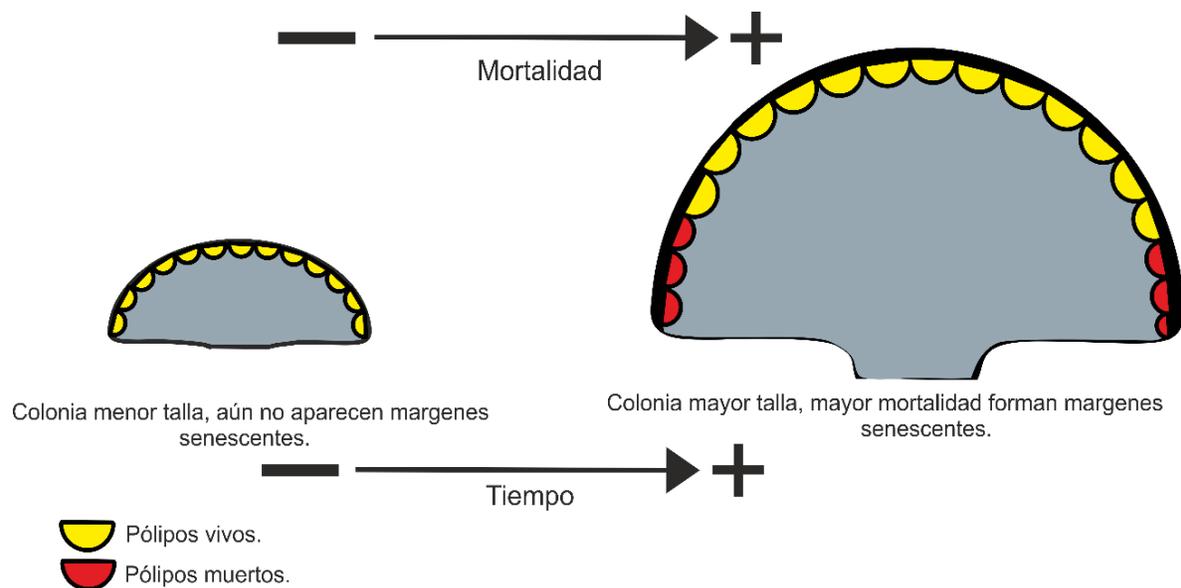


Figura 45. Colonia de *O. annularis* en crecimiento, al ganar talla va eliminando pólipos en las zonas laterales, donde las condiciones son menos favorables, formando márgenes senescentes (eliminación de pólipos) en esas partes.

9.1.3 Zonas de crecimiento

Los organismos modulares como los corales, briozoos y ascidias tienen patrones y zonas de gemación activas, estos sitios generalmente se encuentran en zonas donde hay adecuada disponibilidad de recursos (Boardman y Cheetham 1973). Muy probablemente, estas zonas se diferencian del resto cuando la colonia va aumentando de tamaño y los módulos en ella tienen un acceso diferencial a la luz, alimento y corrientes (Kim y Lasker 1998). En este sentido, aunque nuestros resultados no muestran diferencias significativas y, por tanto, los nuevos coralitos se añaden de manera uniforme en toda la colonia, es evidente que es en la zona central de la colonia donde predominantemente, se generan las gemaciones, mientras que en las zonas laterales existe una mortalidad alta en comparación con la zona central. Aunque el porcentaje de gemaciones en la zona central es bastante alto, comparado con las zonas laterales en ambas colonias, no se observaron diferencias significativas, muy probablemente debido a que el diámetro y tamaño de las colonias al momento de ser colectadas, no era tal que modificara significativamente la tasa de gemación. A este respecto, es muy probable que dichas diferencias pudieran ser observables en colonias con un diámetro mayor, ya que los recursos se verían más comprometidos en los módulos que estén ubicados cerca de la base de colonia y en las zonas laterales (Fig. 46). Esta expectativa fue comprobable mediante el análisis de la mortalidad de los módulos, donde se observó una diferencia significativa en el número de muertes entre las zonas laterales respecto a la zona central. De forma adicional, lo anterior solo fue observable en la colonia de mayores dimensiones y que, además, fue la única en presentar márgenes senescentes. Por tanto la gemación como la mortalidad de los módulos dentro de las colonias de *O. annularis* estarán reguladas por la posición que ocupen los pólipos y el tamaño de la colonia, ya que estos dos factores aumentan las diferencias en cuanto a los estímulos ambientales (Kim y Lasker 1998).

Estos resultados son comparables con los encontrados por Darke y Barnes (1993), quienes registraron que *Porites* spp inserta nuevos coralitos uniformemente sobre toda la superficie de la colonia cuando está aún es pequeña, sin embargo, al ganar tamaño las colonias presentan zonas de crecimiento desigual “verrugas”, encontrando que, en las partes superiores de estas zonas se registró un mayor número de inserción de coralitos y en contra

parte, las zonas basales de estos “baches” o “verrugas”, los coralitos raramente se añadían, y por el contrario, se reabsorbían.

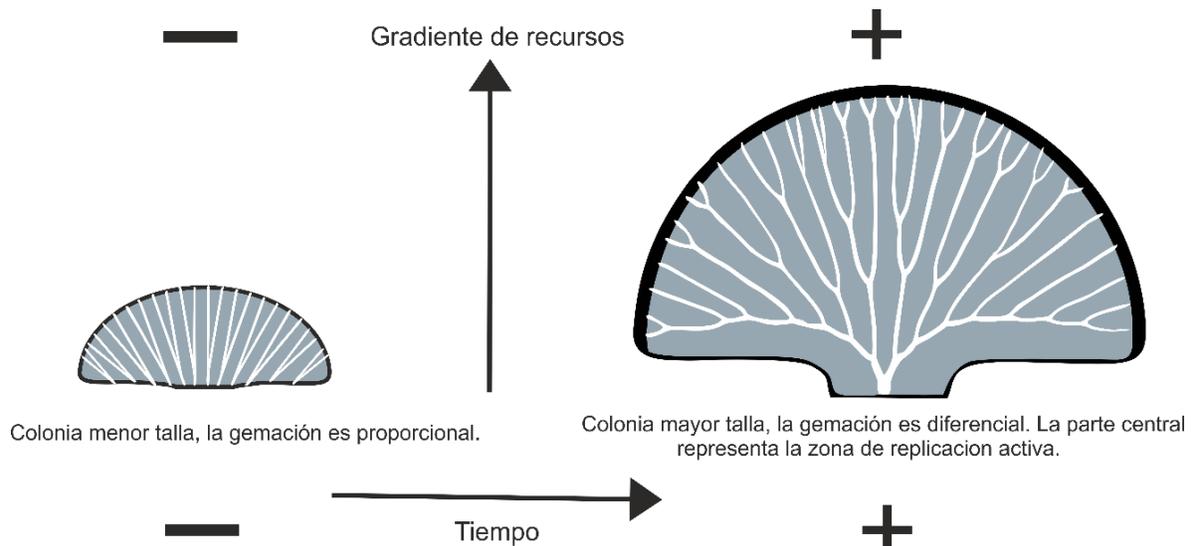


Figura 46. Conforme va creciendo la colonia de *O. annularis*, en la parte central de la colonia se forma una zona de gemación activa muy probablemente, debido al aumento del gradiente de recurso, como son luz y alimento. La parte gris representa el esqueleto coralino (CaCO_3). Las líneas blancas, son las trayectorias y bifurcaciones (producto de las gemaciones de los pólipos), de los coralitos. Se puede observar que la colonia de mayor tamaño tiene mayor número de bifurcaciones/gemaciones en las zonas centrales respecto a las laterales.

9.1.4 Edad de los pólipos y longitud de sus trayectorias

Una de las preguntas que más frecuentemente se ha hecho, por las implicaciones en las conjeturas en el crecimiento de los corales y por consiguiente en las reconstrucciones ambientales, es ¿Cuál es el periodo de vida de un pólipo en una colonia de coral? Varios trabajos han tratado de contestar esta pregunta. Por ejemplo, Wood-Jones (1907) planteo la idea de que los pólipos eran virtualmente inmortales. Por su parte Beklemishev (1969) afirmó que tienen una vida corta. Pero fue hasta que Darke y Barnes (1993) por medio de radiografías rastrearon las trayectorias de los pólipos a partir de lo cual se estimó una edad con ayuda de las bandas de crecimiento anual y no con observaciones exteriores de los corales. Los autores estimaron una edad promedio del pólipo entre los 2-3 años con un máximo de 5 años para el género *Porites*. La edad estimada en el presente trabajo para un pólipo de *O. annularis* fue de 5.31 ± 0.13 años (colonia 12Y), es decir entre los 5-6 años (Tabla 3), mientras que fue de 2.02 ± 0.04 años, para la colonia 6Y. Esta diferencia en la edad

de los pólipos es resultado de que la G1 de la colonia 12Y atravesaron más bandas de densidad alterna, respecto a la G1 de la colonia 6Y. Sin embargo, la causa fundamental que explica tal diferencia de edad modular promedio, es la edad de ambas colonias (12Y= 12años; 6Y= 6años), pero este efecto solo afectaría a las generaciones G3-G6, ya que al ser pólipos de reciente gemación (a la fecha de colecta), no habrían alcanzado su edad máxima. Por tal motivo se sugiere que se considere la edad de los pólipos de la colonia 12Y, ya que no solo mostró generaciones completas, es decir, trayectorias de pólipos desde su brote hasta su muerte, en diferentes zonas de la colonia sino, además, mostró una baja bioerosión causando muertes solo al 5.8% de la población de pólipos total en la colonia 12Y.

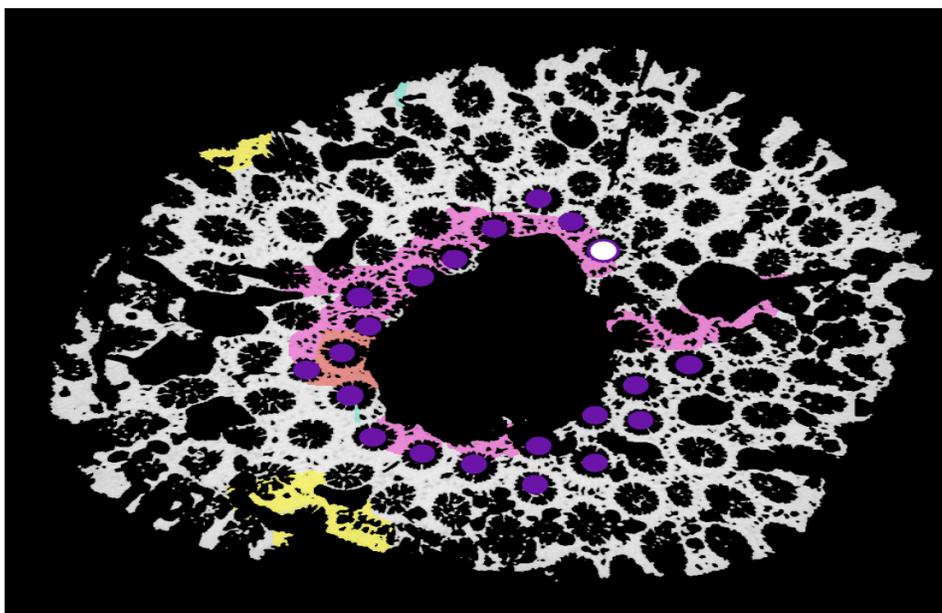


Figura 47. Se muestra el alto grado de bioerosión (2.3 cm^3) de la colonia 6Y. Los puntos rosas señalan los coralitos de G1. La bioerosión ocurrió en el centro de la colonia, causando mortalidad a G1.

Otro razonamiento para explicar la diferencia de edades de los módulos, es que la colonia 6Y registró un alto grado de bioerosión en el centro de la colonia, lo que causó que muchas de las trayectorias de G1 fueran interrumpidas en esa zona. El daño por bioerosión fue tan alto en la G1 de la colonia 6Y que causó que se igualara el porcentaje de mortalidad al de la colonia 12Y en una menor proporción de años (12Y= 86.11%; 6Y=87.05%). Además, esta misma razón afectó las generaciones G2 y G3, y aunque el daño fue menor, se vio reducida la edad promedio de la colonia.

La edad de los pólipos puede jugar un papel muy importante en las reconstrucciones ambientales (Rosen 1987; Darke y Barnes 1993; Yudelman 2014; Lartuad et al. 2016). Como es sabido, la creación de esqueleto nuevo en los corales escleractineos es producto del aporte colectivo de todos los pólipos que conforman la colonia, los cuales depositan “micro-esqueletos” sobre esqueleto viejo (Merks et al. 2004, Dornelas et al. 2017). En este proceso, cada pólipo se extiende verticalmente depositando un disepimento (Barnes y Lough 1992). A su vez, cada pólipo toma los recursos necesarios y se reproduce asexualmente dando origen a nuevos pólipos, para después morir (Rosen 1987; Darke y Barnes 1993). Este constante crecimiento del esqueleto y el recambio en la población de pólipos, puede generar una respuesta diferente en la información capturada en el esqueleto dependiendo de la posición que ocupe el pólipo y las condiciones ambientales que estén presentes en cualquier tiempo durante el crecimiento de la colonia.

Por ejemplo, se tiene conocimiento que *O. annularis* es una especie con un alto grado de plasticidad fenotípica (Van-Veghel et al. 1993), así como cambios en sus características esclerocronológicas, de acuerdo con las condiciones ambientales en las que se desarrolla (Barnes 1973, Graus y Macintyre 1976, Bosscher 1993). Lo anterior, combinado con el recambio en su población modular y a la edad promedio de sus pólipos (5-6 años), pudiera alterar los registros ambientales de sus esqueletos, sobre todo en los núcleos obtenidos de grandes colonias (Lough 2008). A partir de dichos núcleos se obtienen registros decenales y hasta centenares de crecimiento coralino, los cuales podrían provenir de trayectorias de coralitos de diferentes posiciones y ángulos de crecimiento, quienes a lo largo de su periodo de vida estuvieron expuestos a diferentes condiciones ambientales. Por tal motivo, al momento de hacer reconstrucciones ambientales, se tiene que considerar un cuidadoso diseño de muestreo que reduzca el sesgo. Otra forma de amortiguar el error en las lecturas en el esqueleto coralino es utilizar el método aquí descrito, que consiste en seguir las rutas de crecimiento de los coralitos por medio de tomografías a los núcleos para seleccionar adecuadamente las zonas de crecimiento del coral y generar lajas virtuales donde se sacarán las características de crecimiento.

Otro aspecto a considerar, es que el recambio constante en la población de pólipos puede ser visto como una ventaja para adecuarse a la heterogeneidad ambiental. Los corales

escleractinios cuentan con adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permite desarrollarse en una amplia variedad de hábitats con diferentes condiciones de luz (Anthony y Fabricius 2000), circulación (Kaandrop et al. 2005), y temperatura (Kleypas et al. 1999), entre otros. Una de estas adaptaciones podría ser el remplazo continuo de módulos que les permite amoldarse mejor a las fluctuaciones ambientales. La relativa corta edad de los pólipos dentro de una colonia de *O. annularis*, permite una renovación generacional relativamente rápida de tal forma que los nuevos módulos que se integran a la colonia por medio de la gemación, podrían afrontar mejor las condiciones presentes durante su brote, permitiendo una adecuación de la colonia ante fluctuaciones en corto plazo. Mediante trasplantes recíprocos, lo anterior ha sido evaluado en esta especie. Graus y Maciantyre (1976) observaron un cambio gradual en la morfología del coralito de acuerdo con la profundidad y disponibilidad de luz. Este cambio obedeció, principalmente, al arreglo de los coralitos, aumentando el espacio entre pólipos (cenosarco) conforme aumentaba la profundidad. Las colonias provenientes de sitios poco profundos, adoptaron una forma de plato cuando fueron trasplantados a sitios profundos, mientras que las originarias de hábitats profundos se tornaron esféricas cuando fueron instaladas en áreas someras. Esta plasticidad morfológica, fue regulada por los nuevos pólipos que se fueron integrando a la colonia, así como el cambio en la tasa de replicación, ángulo de trayectorias, y la disposición y arreglo del nuevo material calcáreo. Con estos datos, estos autores pudieron sugerir modelos de crecimiento de *O. annularis* bajo diferentes regímenes de luz. En la literatura existen innumerables trabajos donde se aborda la plasticidad de diferentes especies de corales mediante análisis morfogenéticos de sus coralitos (Geister 1977, Merks et al 2004; Chindapol 2013; Filatov et al. 2010); en todos, la idea central es que los cambios morfológicos de los corales surgen como respuesta a diversos factores, que permiten aprovechar al máximo los recursos disponibles. Este cambio es modulado por la capacidad de los coralitos para modificar aspectos como su tamaño, la distancia entre ellos, el ángulo entre las ramas o nódulos y la frecuencia de replicación y ramificación (Ryland y Warner 1986). De hecho, esta misma estrategia (recambio de módulos y morfología), no es única de los corales, la mayoría de los organismos modulares la adoptan para hacer frente a las fluctuaciones ambientales, tanto en ambientes marinos como terrestres (Franco 1986; Wagner 1995; Weiner 2004).

Aunque las edades promedio de los pólipos de *O. annularis* aquí encontradas tienen cierta similitud con las observadas por Darke y Barnes (1993) para *Porites* spp., también existieron diferencias. Por ejemplo, ellos reportan una edad máxima de 8 años, es decir, ningún coralito dentro de las colonias observadas rebaso esta edad, en cambio nuestros resultados indican que algunos pólipos tenían entre 9-11 años, y un pólipo incluso, alcanzó la edad de la colonia misma (12 años) (Fig. 25). Si bien estos pólipos “longevos” solo representaron la minoría de los pólipos totales de 12Y (n= 2006), contrasta con las observaciones medidas en *Porites* spp. Esto, podría deberse a dos factores: 1) la longevidad de los pólipos, difiere por el tamaño de coralito (diámetro), la morfología de los corales (Rosen 1986; Darke y Barnes 1993) y géneros y 2) el uso de imágenes bidimensionales (radiografías de lajas) para estudiar la longevidad de los pólipos pudo alterar las interpretaciones realizadas por los autores; lo anterior debido al gran traslape que existe entre las trayectorias de coralitos en una impresión de RX, por lo que existe la probabilidad de que coralitos más longevos se encontrasen en zonas o posiciones diferentes, a los lugares donde se obtuvieron las lajas.

En cuanto a la longevidad de los pólipos con respecto a su adecuación dentro de la colonia, pudo observarse que entre más longevos los coralitos, mayor era la longitud de sus trayectorias y se replicaban un mayor número de veces (Colonia 12Y Fig. 24 y 25)(Colonia 6Y Fig. 28 y 29). Contrariamente, aquellos coralitos con edades por debajo de la edad media, se replicaron en menor medida y tenían una extensión reducida. Esto sugiere que los módulos, al igual que un organismo unitario, los primeros años de crecimiento son los más críticos en términos de supervivencia.

Los pólipos que tuvieron menor extensión se ubicaron en zonas laterales, en cambio, los que mayor extensión y gemación registraron se ubicaron la mayor parte de su vida en el centro de la colonia o relativamente cerca de esta zona. En este contexto, en la literatura se puede encontrar diferentes posturas acerca de la senescencia de los organismos modulares (Hughes y Jackson 1980; Palumbi y Jackson 1983; Jackson y Coates 1986; Hughes y Reynolds 2005) y de los corales en particular (Kojis y Quinn 1985, Meesters y Bak 1995; Elahi y Edmunds 2007, Bythell et al 2018). Sin embargo, los efectos de la edad sobre los organismos modulares marinos, aun no es claro. Gran parte de la dificultad para mostrar evidencia clara de este

efecto es la complejidad de determinar la edad de las colonias de coral, ya que factores como la fisión, fusión y fragmentación, desacopla la relación edad-tamaño (Huges y Jackson 1980). Pese a esto, se han diseñado estudios que tratan de demostrar la hipótesis de que los organismos modulares al igual que los unitarios, no escapan de las leyes universales de la naturaleza como la senescencia (Huges y Reynolds 2005, Bythell et al 2018). En dichos trabajos, se parte del hecho que existen zonas envejecidas y zonas jóvenes dentro de los organismos coloniales, y tratan de explotar este gradiente fisiológico para ver si la edad del tejido altera la plasticidad y calcificación, haciendo trasplantes de diferentes partes de la colonia a nuevas condiciones (Elahi y Edmunds 2007). No obstante, en estos diseños experimentales, se escapa la idea de que la replicación modular ocurre de forma uniforme en la superficie del coral, y si bien, existen zonas que congregan un mayor número de pólipos “viejos” o “jóvenes”, la colonia puede ser vista como un mosaico de unidades de diferente edad, además que constantemente se están añadiendo nuevos pólipos a los fragmentos “viejos”, lo que podría enmascarar efectos de la edad. Nuestros resultados sustentan la noción de que la localización en donde se desarrolle el pólipo, más que la edad, determina la supervivencia y la adecuación de este. Por ejemplo, cuando se comparan pólipos de la misma edad, pero diferente zona de desarrollo se puede observar que los pólipos que ocuparon la zona central por mayor tiempo fueron los que alcanzaron más extensión y gemación. Incluso, si se comparan trayectorias que datan de tiempo más antiguo pero que se localizan en el centro de la colonia o cerca de este, con trayectorias más “jóvenes” pero que se desarrollaron en las partes laterales, se puede ver que la tasa de gemación es mayor en las primeras, mientras que las segundas muestran mayor mortalidad. A la misma conclusión llegaron Darke y Barnes (1993), ellos no observaron que la longevidad de los pólipos afectará la tasa de crecimiento, pero si observaron que los coraalitos vivían más o menos de acuerdo a la posición dentro de la colonia.

Aunque dentro de los objetivos de este estudio, no está avaluar el efecto de la senescencia en la adecuación de los módulos, el método de seguir las trayectorias de los coraalitos podría ofrecer evidencia de si existen o no efectos a causa de la senescencia, ya que mediante esta técnica se puede discriminar puntualmente los módulos “viejos” de los módulos “nuevos” además de ofrecer un registro de varios años de crecimiento. Sin embargo, se tendría que

diseñar un experimento, en el que la ubicación de la trayectoria de los pólipos no causara sesgos en los resultados.

9.1.5 Extensión de las trayectorias por zona de crecimiento

El crecimiento modular, depende de regiones de crecimiento focalizadas (White 1979). En las plantas, por ejemplo, están localizadas en los meristemas (Harper 1980); en briozoos incrustantes y ascidias, en los márgenes de la colonia (Hart y Keough 2009); en briozoos arborescentes y corales ramificados, en las puntas de las ramas (Goreau 1954; Padilla y Lara 1996); mientras que en los corales masivos en la(s) parte(s) superior(es) de la colonia (Darke y Barnes 1993). No obstante, como se ha demostrado, las trayectorias de los coralitos a lo largo de su vida, generalmente, ocupan más de una zona. Esto, a consecuencia de la formación de nuevos coralitos, ya que para que exista un crecimiento del tejido, se requiere una reorganización del esqueleto coralino, modificando las trayectorias de los coralitos existentes mediante un cambio de ángulo (Darke y Barnes 1993).

Cuando se rastrearon las trayectorias en ambas colonias, se observó que los nuevos pólipos brotan entre el centro de la colonia y el coralito “madre”. Para continuar su trayectoria el coralito “madre” tiene que hacer un cambio de ángulo en su trayectoria, este mismo proceso se repite cada vez que un coralito se replica, para evitar el hacinamiento de coralitos en la parte central (Fig. 49). Este cambio de ángulo de las trayectorias provoca que los coralitos vayan migrando progresivamente a las zonas laterales de la colonia, y conforme el coral va aumentando de tamaño, los coralitos más longevos se ubicarán cada vez más en las partes basales de la colonia, donde finalmente muren y conforman los márgenes senescentes, como los observados en *O. annularis*. Estas observaciones en las trayectorias de los coralitos concuerdan con las registradas para el género *Porites*, donde se reportó que los nuevos coralitos brotan en la cresta de los montículos, y los coralitos viejos cambian su trayectoria para ubicarse en los valles, donde finalmente se reabsorben, dando una apariencia de abanico a las trayectorias (Fig.48) (Darke y Barnes 1993).

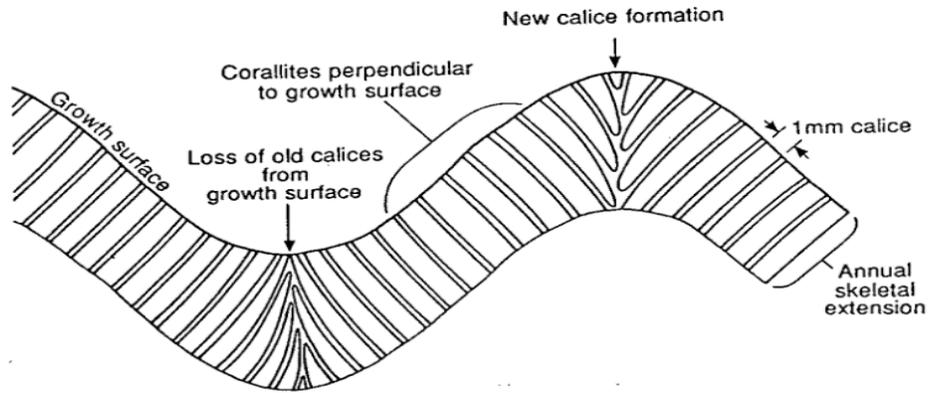
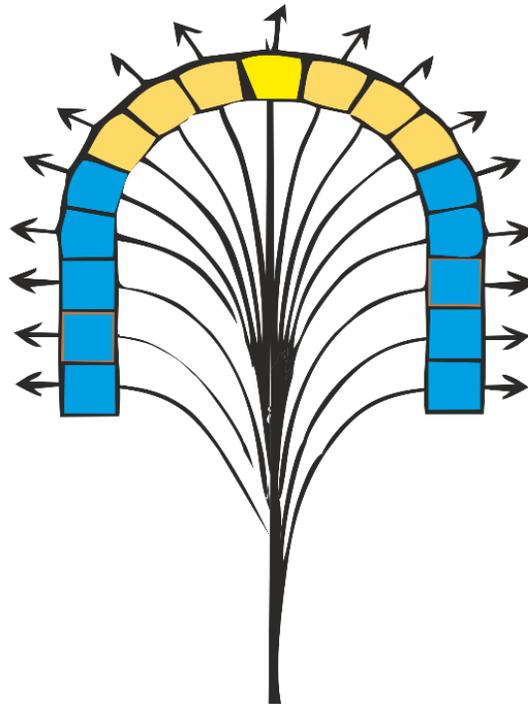


Figura 48. Trayectorias de los corallitos en *Porites* spp. La zona de brote es en el apice, provocando que los corallitos “viejos” migren a la zona lateral, provocando trayectorias en forma de abanico. Extraída de Darke y Barnes 1993.

 Zona activa de gemación, en esta parte se encuentran los pólipos más jóvenes o de reciente gemación.



 Cuando los pólipos se replican, se produce un cambio de ángulo en su trayectoria y por hacinamiento, van migrando a las zonas laterales.

Figura 49. Esquema del cambio de ángulo que sufren las trayectorias de los corallitos de *O. annularis*, una vez que se replican. Este cambio de ángulo se genera, por el empuje de los corallitos que son añadidos en partes superiores (iluminada con amarillo) y obligan a migrar a los corallitos longevos a las zonas laterales (iluminada con azul). Modificada de Bythell 2018.

Por otra parte, los resultados difieren de los obtenidos por Bythell et al (2018), quienes aseguran que las trayectorias de los coralitos en *O. annularis* son completamente diferentes a las aquí presentadas. Describen que los pólipos más antiguos se encuentran en el ápice de la colonia y los nuevos brotes surgen en la periferia de las trayectorias longevas, orientando su crecimiento hacia fuera. Sin embargo, no explican cuál fue la metodología utilizada para seguir las trayectorias de los coralitos, además, que estas conjeturas fueron realizadas utilizando una imagen de rayos X que fue extraída de un trabajo donde se miden las características esclerocronológicas de *O.annularis* en el Sistema Arrecifal Veracruzano (Carricart-Ganivet y Barnes 2007) y, más adelante, también utilizada en una revisión realizada por Lough y Cooper (2011) donde se aborda la relación entre las bandas de densidad y el aumento de la TSM.

Para medir el efecto que juega la posición en la extensión y por tanto en la edad de las trayectorias, se agruparon las trayectorias según el ángulo o posición en el que se desarrollaron. Como describimos, una trayectoria “normal”, surge en el centro de la colonia y progresivamente, a medida que florecen nuevos coralitos, la trayectoria hace un reajuste, creciendo hacia las periferias de la colonia. Este cambio de ángulo permite que no colisionen los coralitos viejos con los nuevos y que el diámetro de la colonia sea mayor ganando espacio permitiendo que nuevos coralitos sean añadidos en una zona con alta disponibilidad de recursos (Fig. 50). A pesar de esto, existen trayectorias que ubicaron todo su desarrollo exclusivamente en la parte central de la colonia, o bien, en la parte lateral. En el caso de las trayectorias C-C, son el resultado de coralitos que estuvieron en el centro de la colonia desde la formación de esta, y al estarse replicando todos los coralitos, los nuevos pólipos impedían que la trayectoria migraran hacia los costados de la colonia. En tanto las trayectorias L-L, son producto de las gemaciones de pólipos antiguos, que se replicaron cuando ya habían realizado el cambio de ángulo del coralito “madre”, y por tanto, no pudieron posicionarse nunca en el centro de la colonia.

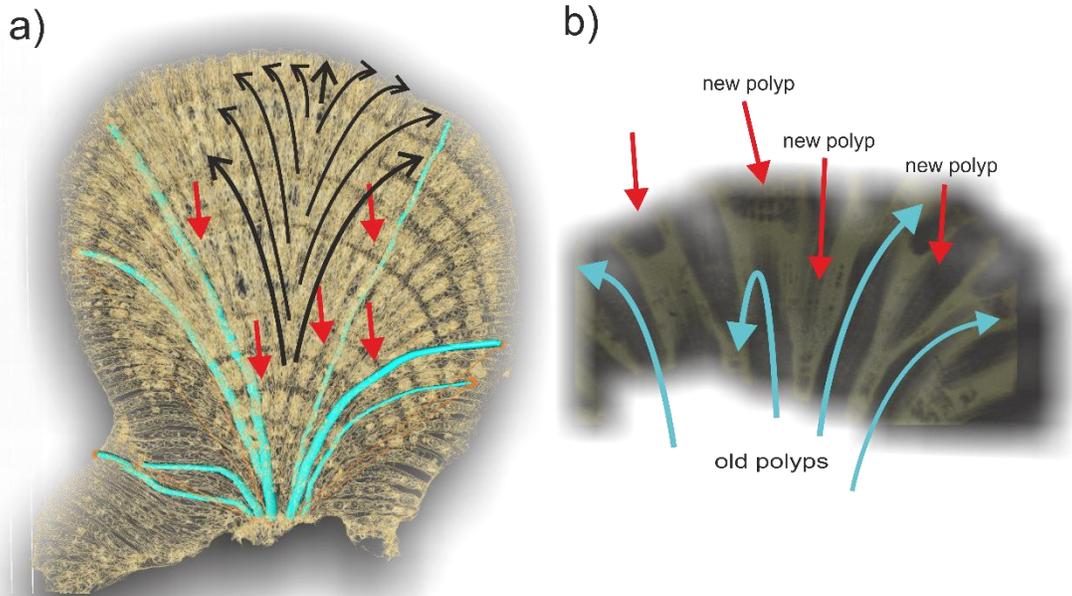


Figura 50. a) Trayectorias de coralitos de primera generación (azul), las líneas rojas marcan las zonas donde se replicaron, las líneas negras simulan las trayectorias de los pólipos viejos. **b)** Se muestra el cambio de dirección que sufren las trayectorias de los coralitos viejos a causa de la gemación, y como el nuevo coralito “empuja” al viejo, obligándolo a migrar a las zonas laterales, donde finalmente muere en los márgenes senescentes.

En la colonia 12Y se registró una mayor extensión en las trayectorias C-C (60.83 ± 3.63 mm), contrastando con las trayectorias L-L que apenas alcanzaron una extensión promedio de 17.24 ± 1.81 (Fig. 26). Además, se pudieron medir diferencias significativas entre los tres grupos de trayectorias. Algo similar se observó en la colonia 6Y, teniendo mayores extensiones en los coralitos que se encontraron siempre en la zona central, y menor la longitud de la trayectoria conforme los coralitos se retiraron del centro (Fig. 34). Estos resultados apoyan la noción, una vez más, que la ubicación del coralito es imperativa para el desarrollo y adecuación de los pólipos, esto, muy probablemente porque el centro de la colonia se ve más favorecido en términos de irradiancia y alimento (Rosen 1986; Goreau 1959; Kaandorp 2011; Cresswell 2017). Lo anterior permite que los productos derivados de la fotosíntesis lleguen en mayor proporción a los pólipos que se ubican en esta porción de la colonia, mientras que las zonas laterales se ven marginadas de estos recursos (Kaandorp 2011; Cresswell 2017). Respecto a lo anterior, si bien existe evidencia de traslocación de recursos de pólipo a pólipo por medio del cenostelo en una misma colonia (Loya 1976; Rinkevich y Loya 1983, Oren et al. 1997), existen porciones de la colonia de crecimiento

acelerado que sirven de captación y reservorio energético, para luego ser translocado a zonas con lesiones usualmente ubicadas en las periferias de la colonia (Loya 1976; Oren et al. 1997). Es decir, la energía o recursos captados de la parte central superior de las colonias masivas y las puntas de las ramas en corales ramificados no son comparables con los recursos a los que tiene acceso las partes laterales e interiores de estas colonias. Un factor más que permite que exista mayores extensiones en las trayectorias de los coralitos C-C y C-L, y al arreglo de abanico que se observa en *O. annularis*, es que permite ubicar a los nuevos coralitos en lugares favorables para la alimentación heterótrofa por medio de la captación de alimento en zonas donde el flujo es mayor (Kaandorp y Kubler 2001; Filatov et al. 2010).

9.1.6 Demografía modular

El crecimiento de un coral se puede modelar en función a la gemación, crecimiento y mortalidad de sus pólipos (Harper 1977; Lartuad et al. 2015). Cuando se entiende y describe el aumento poblacional modular se puede llegar a tener una mejor comprensión de la historia de vida de cualquier organismo modular. Por ejemplo, se sabe que el crecimiento en organismos modulares está regulado tanto por factores endógenos como exógenos (White 1979, Harpel y Bell 1979, Harper 1985; Rosen 1986). Se ha observado que el crecimiento en plantas como en invertebrados marinos modulares está relacionado con la habilidad de explotar recursos como espacio (Harper 1985) y luz (Buss 1979; Lartuad et al. 2016). Como se mencionó, los gradientes de la luz, espacio y corrientes dentro de la colonia afectan de forma diferencial a cada módulo presente en ella (Kaandorp 1999). Módulos expuestos tienen mayor probabilidad de crecimiento y reproducción, que los módulos ocultos (Kim y Lasker 1998; Lartuad et al. 2016).

Esta diferenciación determina las tasas de replicación y crecimiento para cada módulo dependiendo de su ubicación en la colonia y esto, en su conjunto, dictará la morfología final de la colonia y su potencial desarrollo (Kaandorp 1999). Por tanto, el poder modelar el crecimiento de una colonia de coral desde un enfoque demográfico modular, permite evaluar el efecto de la forma de la colonia y la adquisición de los recursos en diferentes etapas de crecimiento de la misma (Kim y Lasker 1999, Goffredo y Lasker 2006).

En este contexto, los modelos aquí generados a partir de la demografía modular de los coralitos, indican un crecimiento exponencial en ambas colonias (Fig. 37), sin embargo, la colonia 12Y registró un desplome en cuanto al número de pólipos en los dos últimos años de crecimiento (Fig. 35). Es decir, durante la primera parte del desarrollo de las colonias estudiadas, la disponibilidad de recursos era tal, que permitió un crecimiento exponencial, esto es, el crecimiento de la población fue proporcional al tamaño de la población a cada año o temporada de crecimiento. Este tipo de crecimiento ha hecho pensar que los organismos modulares pueden aumentar de tamaño, añadiendo módulos, de una forma indeterminada (Sabens 1987). Por ejemplo, el modelo de la colonia 6Y (Fig. 36) permite suponer que el crecimiento de la colonia es un proceso iterativo, donde, tanto la replicación de módulos como la disponibilidad de recursos per cápita, deberían escalar linealmente a través del tiempo (Kim y Lasker 1998). Este tipo de crecimiento exponencial describe que la velocidad de gemación o aparición de nuevos pólipos (r), estará en función con el número de pólipos presentes en la colonia (N) a lo largo del tiempo (t), y que los recursos escalaran a la misma velocidad que r , además que cada pólipo tendría la misma accesibilidad a los recursos.

$$dn/dt = rN \quad \text{ecuación 3}$$

Sin embargo, el modelo de la colonia 12Y, así como la ecología clásica (Verhulst 1838; Malthus 1798), hace suponer que r no es un valor constante, puesto que la gemación y la mortalidad de los pólipos son parámetros que fluctúan en función de la densidad poblacional de módulos y de los factores ambientales en donde se desarrolla la colonia (Kim y Lasker 1998; Lartuad et al. 2016; Galli et al. 2016). Por esta razón, el crecimiento exponencial, solo puede observarse durante la primera década de crecimiento de la colonia 12Y. En ese momento (primeros 10 años), la disponibilidad de recursos fue lo suficientemente alta para que la replicación o natalidad de los pólipos superará la mortalidad de estos.

Cuando se compran los modelos de ambas colonias, puede observarse que la fase inicial de crecimiento es de forma exponencial, incluso entre ambos modelos no se encontraron diferencias significativas a pesar de desarrollarse en zonas geográficas diferentes. No obstante, este crecimiento exponencial cambia a medida que el número de pólipos crece (últimos dos años 12Y). Este cambio en la tendencia poblacional posiblemente es producto

de la competencia por recursos y espacio a nivel intracolonia (sombreado trófico) (Kim y Lasker 1998), además de la competencia con otros nódulos vecinos, corales de otras especies e interacciones biológicas con diferentes organismos (Gallí et al. 2016). Es decir, la mortalidad causada por los factores enumerados, iguala ($dN/dt = 0$) o supera ($dN/dt < 0$) la tasa de gemación. Otra explicación al cese de crecimiento exponencial, son los trade-offs propuestos por Kojis y Quinn (1985), Chornesky y Peters (1987) y Hall y Hughes (1996). Los autores observaron que las colonias pequeñas invierten recursos en la gemación, con el objetivo de aumentar en tamaño, este destino energético es modificado una vez se alcance cierta talla, para invertirlo en la generación de gametos y dar paso a la reproducción sexual. No obstante, son numerosos los estudios que sugieren que el crecimiento continuo de los invertebrados marinos coloniales se limita por cambios desfavorables con la relación superficie volumen (Jackson 1979; Buddemeier y Kinzie 1976; Buss 1979; McFadden 1986; Kim y Lasker 1998; Galli et al 2016), aunque no debe descartarse una sinergia entre la limitación de recursos por aumento poblacional de los módulos y trade-offs, o bien, que la primera conduzca a la otra.

Debido al claro cese del crecimiento exponencial de la colonia 12Y, es razonable pensar que el estado de recursos netos disminuye conforme la colonia multiplica módulos, haciendo que el crecimiento adicional sea determinado. Por este motivo, se implementaron modelos de crecimiento logístico para poder calcular el tamaño de la población de módulos. Este tipo de modelos incluye una capacidad de carga (**K**), este factor, afecta la tasa de crecimiento de los coralitos (r_{max}), ya que K es un límite de crecimiento poblacional sujeto a la disponibilidad de recursos (Malthus 1798). La lógica de este modelo es que ninguna población natural, unitaria o modular, puede tener recursos ilimitados para crecer de forma indeterminada. Por lo que las fases características del crecimiento logístico, es un crecimiento exponencial cuando el organismo o la población es “joven” derivado de una buena disponibilidad de recursos, sin embargo, cuando la población crece, entonces por limitación de recursos y competencia intraespecífica, cesa su crecimiento hasta llegar a K, donde la tasa de gemación y mortalidad es la misma (Fig. 51).

Para probar lo anterior, se generaron cuatro modelos de crecimiento sigmoideo: Von Bertalanffy, Gompertz, Richards y la ecuación logística, siendo esta la última, la que mejor

se ajustó a los datos. Las proyecciones realizadas bajo la ecuación de crecimiento logístico pronosticaron que entre los 11-12 años de crecimiento se alcanza K. Es este momento cuando la adición de módulos a la población existente es nula, es decir, el número de pólipos que nacen es igual al número de pólipos que mueren. Y aunque el crecimiento poblacional es cero, no quiere decir que la colonia de coral deje de crecer, más bien, la zona de tejido vivo se mantiene constante.

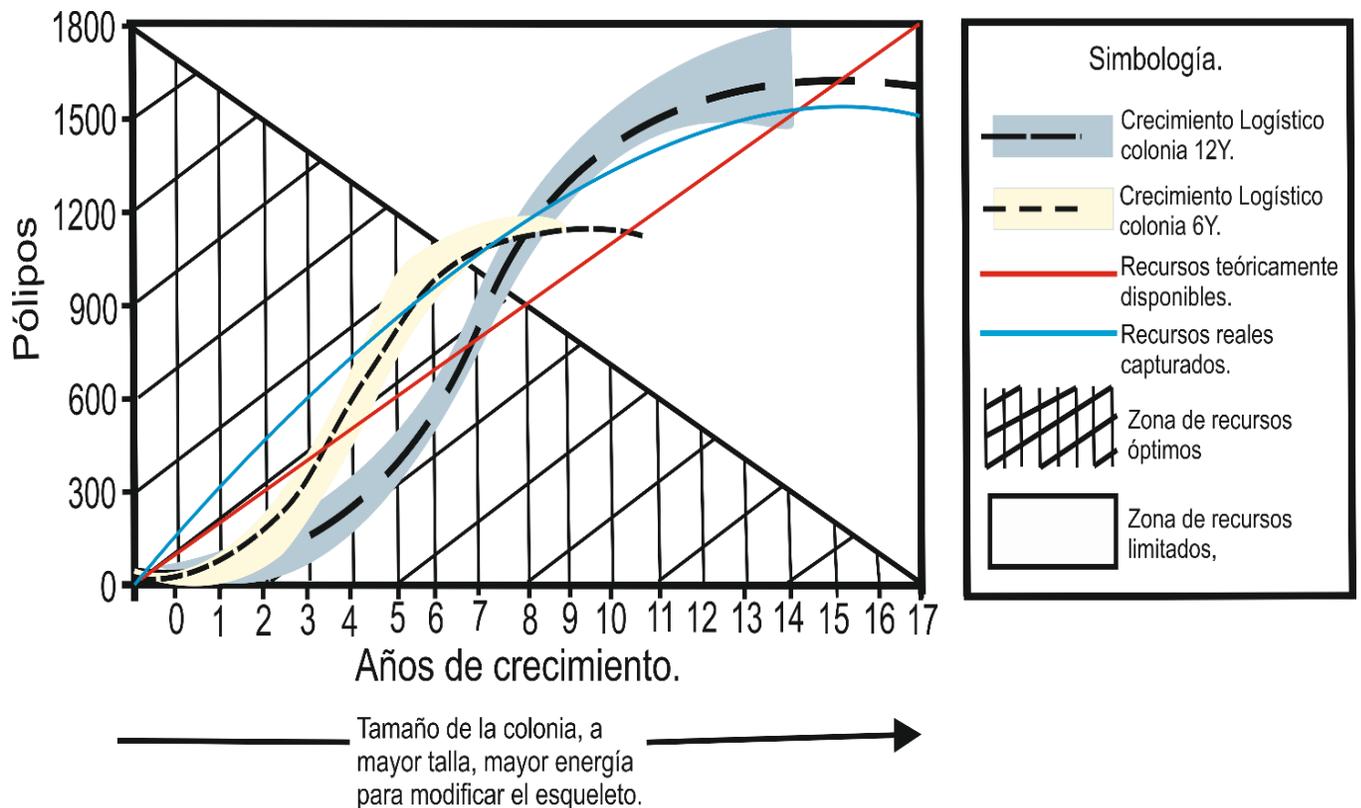


Figura 51. Modelos de crecimiento logístico de las colonias 6Y y 12Y, se puede observar que la disponibilidad de recursos no escala linealmente con el crecimiento de la colonia, por el contrario, los recursos disponibles per cápita para cada módulo son menores al aumentar el tamaño de la colonia (**Zona blanca**). La zona de recursos óptimos (**Zona de red**), permite que las colonias experimenten un crecimiento exponencial ($dN/dt > 0$), ya que cada módulo presente en la colonia tiene casi la misma oportunidad de acceder a los recursos. Cuando la población de pólipos, y por tanto, la talla de colonia aumenta sale de la zona de recursos óptimos, debido al gradiente que existe entre pólipos de diferente posición, amortiguando la r_{max} . En este momento, es cuando se da el punto de inflexión (tm). Hasta llegar al punto, donde los recursos disponibles (**línea roja**) se cruzan con los capturados por los pólipos (**línea azul**), en este punto r_{max} y la tasa de mortalidad se igualan llegando a **K** y el crecimiento poblacional modular se mantiene ($dN/dt = 0$).

Como se describió en secciones pasadas, el crecimiento de la colonia está condicionado por dos elementos: 1) crecimiento del tejido vivo y modificación del esqueleto (Barnes 1973; Darke y Barnes 1993) y 2) capacidad de los módulos para capturar los recursos necesarios para su crecimiento. Estos dos factores se ven limitados cuando la población de pólipos aumenta, la primera, porque se necesita mayor costo energético para modificar el esqueleto y generar espacios suficientes para la inserción de nuevos pólipos (Darke y Barnes 1993), mientras que la segunda implica que, conforme la población de pólipos aumenta, tendrán una accesibilidad a los recursos como luz, espacio y alimentación heterotrófica diferencial (Kaandrop et al. 2011)(Fig. 51). A causa de esto, el crecimiento poblacional de pólipos tiene un punto de inflexión (*tm*) y entra a una fase estacionaria (*K*), después de los 10 años. En este punto, la mortalidad registrada aumenta significativamente coincidiendo con la formación de los márgenes senescentes de la colonia. A partir de este momento, el área ocupada por el tejido sigue siendo constante, aunque la población modular tenga un crecimiento neto de cero. Este recurso por parte de *O. annularis*, puede ser una estrategia para escapar a las dos restricciones al crecimiento. Por un lado, al eliminar módulos de forma constante evita grandes modificaciones del esqueleto, y por otro lado, añade pólipos en las zonas donde existe mayor accesibilidad de recursos, como son luz, espacio y alimento (Fig. 52). Estas estrategias le permiten mantener una extensión vertical constante, logrando seguir depositando CaCO₃ a mayor velocidad, por lo que es considerada una de las principales especies constructoras de arrecife (Knowlton et al. 1992; Mumby et al. 2008).

Barnes (1973), ya había sugerido algo similar, teorizó una radio crítico en colonias de coral, a partir del cual, el crecimiento colonial está condicionado y solo puede mantenerse si la colonia aumenta su crecimiento esquelético, disminuye el crecimiento del tejido o cambia la forma de su crecimiento. Específicamente, argumentó que en especies como *O. annularis*, aunque se encuentren en zonas someras y bien iluminadas, los costados de las colonias recibirán menos luz en comparación con la superficie superior de la colonia. Así, al aumentar el diámetro o tamaño, se acercan al radio crítico, por lo que los lados de la colonia se ven limitados, contrario a la superficie apical, que sigue teniendo buena iluminación. Esto causa, que la colonia tenga un crecimiento columnar lo que favorece el aumento de la biomasa y deposición de CaCO₃.

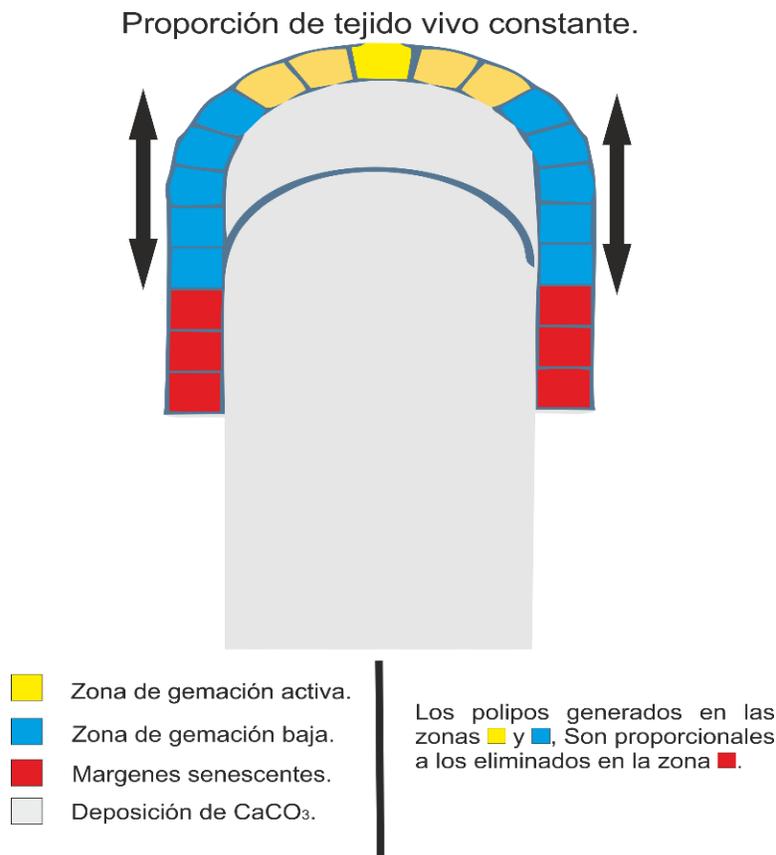


Figura 52. Eliminación de módulos en zonas menos favorecidas y replicación en zonas con mayor disponibilidad de recursos. Sin embargo, tanto la mortalidad de los módulos, como la tasa de gemación al alcanzar K, se mantiene constante, permitiendo que el tejido vivo o la población de pólipos se mantenga y además este en las zonas con mayor captación de energía. De esta forma, la deposición de CaCO₃ es constante y mayor a otras especies de coral con diferente estrategia de crecimiento. Modificado de Bythell et al. (2018).

Pese a que los modelos desarrollados poseen una K, no es válido sugerir que todos los nódulos de *O. annularis* tendrá la misma K o cercana a esta, ya que dependerá estrictamente de las condiciones donde se desarrolle la colonia y el espacio disponible, y aunque en este caso, el crecimiento poblacional modular medido entre ambas colonias (12Y y 6Y) no tuvo diferencias significativas, el reducido tamaño de muestras coloniales (n= 2), no puede ser usado para establecer un crecimiento “programado”. Lo que los modelos muestran, es que existe un tamaño definido para *O. annularis* el cual está determinado por la tasa de gemación misma que disminuye conforme la colonia crece. Como podemos observar, el modelo 12Y tiene una r_{max} más baja que la colonia 6Y (Tab. 11), siendo esta última la más joven (12Y $r_{max}= 0.585$; 6Y $r_{max}= 0.733$). En otras palabras, la capacidad de replicación por módulo, se verá mermada conforme la densidad de la población aumenta. Para probar lo anterior se

desarrolló un modelo logístico de la colonia 12Y, solo que esta vez se restaron 5 años, para tener los mismos datos observados que la colonia 6Y (Fig. 53), registrando un aumento en su capacidad de multiplicación modular per cápita ($r_{\max} = 0.737$), casi igualando a la r_{\max} de la colonia 6y ($r_{\max} = 0.733$) (Tab. 15). Sin embargo, aunque por obvias razones la K sufrió una modificación ($K = 1112$), la asíntota se registró nuevamente sobre los 10 años de crecimiento.

Tabla 15. Valores de las estimaciones de los parámetros del modelo de crecimiento logístico ajustado a los datos de crecimiento poblacional modular de la colonia 12Y pero solo con 6 años de crecimiento. Se muestra un buen ajuste de los datos obtenidos y una gran similitud al crecimiento presentado en la colonia 6Y.

Crecimiento Logístico	K	a	tm	r_{\max}	SE	ln[MLE]	AICc	r^2	p
Crecimiento 12Y (-6 años)	1112	5.96	2006	0.737	109	-40,9	95.7	0.936	0.0000362
Crecimiento Colonia 6Y	1127	6.00	2016	0.733	124	-41.8	97.6	0.976	0.0000316

Proyección crecimiento. Colonia 12Y

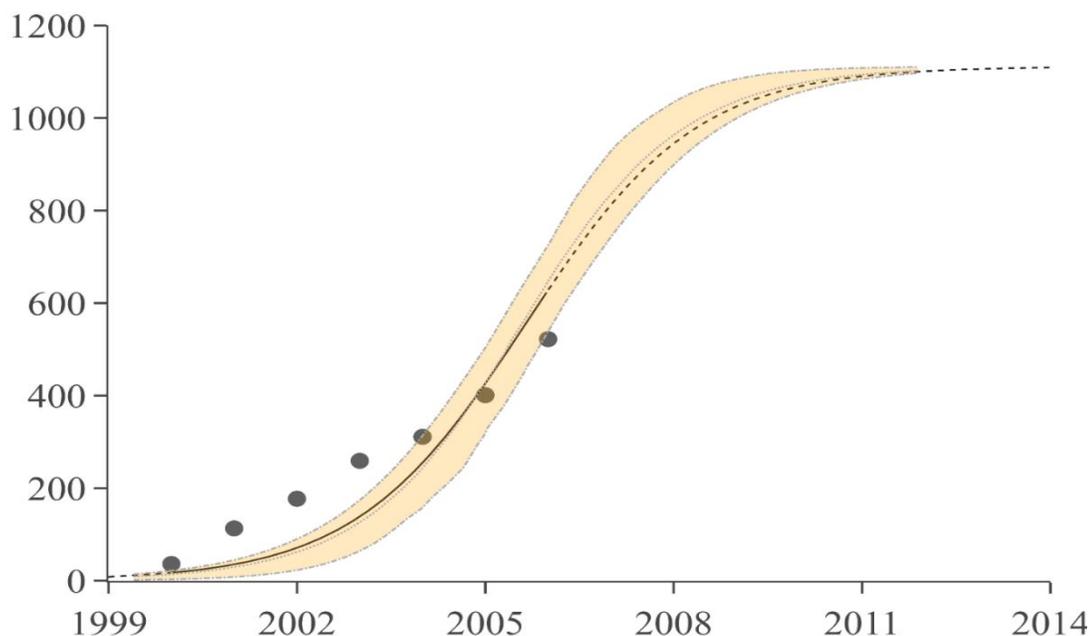


Figura 53. Ajuste del modelo logístico (línea continua) a los primeros 6 años de la colonia 12Y. Los datos medidos van del año 2000 (tiempo cero), hasta el 2006 (puntos negros). Predicción del modelo logístico (Línea punteada). Ajuste con intervalos de confianza del 95% (área sombreada). El punto de inflexión se alcanza justo a los 6 años de crecimiento al igual que lo hizo la colonia 6Y. Lo anterior, debido a que se registró una r_{\max} similar.

A partir de lo anterior se demuestra que, aunque una colonia de *O. annularis* puede variar en tamaño dependiendo del entorno y las condiciones en que se desarrolle, como luz, temperatura, espacio, e interacciones biológicas, entre otras, su crecimiento estará determinado por la tasa de replicación de los pólipos (r_{max}). Por tal motivo, es imperativo realizar trabajos que pongan a prueba la capacidad de replicación modular en corales, bajo distintos escenarios ambientales con el objetivo de establecer las condiciones y el grado de afectación causados por fluctuaciones ambientales. Finalmente, los resultados aquí presentados establecen como desde un enfoque modular puede entenderse la morfología y crecimiento de una colonia coralina, además de proponer una metodología novedosa, que ofrece las herramientas para seguir la trayectoria y crecimiento de módulos en organismos de larga vida, establecer su edad y poder realizar inferencias del crecimiento de corales, con la aplicación de modelos demográficos modulares y simulaciones 3D.

9.2 Características esclerocronológicas

Sabemos que el pólipo es la unidad funcional de un coral (Rosen 1986), también se sabe que los pólipos secretan estructuras de carbonato de calcio continuamente durante su desarrollo (Darke y Barnes 1993), y el colectivo de todas estas nuevas microestructuras, sobre el esqueleto viejo permite la acreción de los corales (Davalos-Dehullu et al. 2008). Además, con los resultados presentados en este trabajo, sabemos que la tasa de gemación, extensión de trayectorias y vida de cada módulo, está en función de su ubicación en la colonia y por tanto de la cantidad de recursos a las que tiene acceso cada pólipo. Pese a esto, aun no se han explorado los cambios en las características esclerocronológicas intracoloniales, y como el arreglo modular puede tener consecuencias en la deposición de material calcáreo de acuerdo con la posición de su desarrollo dentro de la colonia.

En este sentido, las tasas de extensión (cm año^{-1}), densidad ($\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$) y calcificación ($\text{g CaCO}_3 \cdot \text{cm}^2 \text{ año}^{-1}$), medidos en diferentes ángulos-posiciones de la colonia están relacionados con el ángulo de inclinación (Tabla 13). Es decir, a medida que los parámetros esclerocronológicos son medidos más lejos de la parte apical de la colonia, tienden a disminuir la extensión y la calcificación del esqueleto (Fig. 43 a y c). Por el contrario, la densidad esquelética es mayor en las partes basales de la colina, atenuándose en las partes

superiores de la misma (Fig. 43b). Esta variación de las características esclerocronológicas, obedece principalmente a la cantidad de recursos que tiene cada módulo, y que se va modificando conforme la colonia crece.

Por ejemplo, se sabe que el crecimiento del esqueleto coralino esta modulado principalmente por dos factores: 1) la cantidad de energía disponible para la precipitación del CaCO_3 (i.e., tasa de calcificación) y 2) la manera en la que este material es utilizado por el coral para construir su esqueleto (Carricart-Ganivet 2007). A su vez, estos factores dependerán de las variables ambientales en donde se desarrolle la colonia, entre los que destacan la luz (Goreau 1959, Graus y Macintyre 1982) sedimentación (Dodge et al. 1974, Loya 1976, Barnes y Lough 1999, Fabricius 2005), la concentración de nutrientes (Atkinson y Bilger 1992, Lough et al. 1999), saturación de aragonita ($\Omega_{\text{aragonita}}$) (Gattuso et al. 1998; Marubini et al. 2001), el pH (Atkinson et al. 1995; Kleypas y Langdon 2006) y la temperatura superficial del mar (Dodge et al. 2003; Carricart-Ganivet et al. 2004; 2012). Sin embargo, estas mismas variables ambientales afectaran en diferente proporción a los pólipos dentro de una colonia, y entre mayor sea su talla mayor será el gradiente de estos.

Si bien, de las variables ambientales enumeradas algunas no pueden presentar variación a nivel intracolonia o su gradiente es despreciable, se reconoce que la luz (Barnes 1973; Graus y Macintyre 1975; Darke y Barnes 1993, Anthony y Hoegh-Guldberg 2003; Kaandorp 2011; López-Londoño 2016, Cresswell et al. 2017), la sedimentación (Rogers 1990; Kaandorp 2011) y la disponibilidad de alimentos (Kaandorp 2011, Lartuad 2015, Cresswell et al. 2017) tiende a tener valores heterogéneos dentro de una misma colonia, y la disponibilidad de estos recursos escala con el tamaño de la colonia (Kim y Lasker 1998; Kaandorp 2011, Lartuad 2015, Gallí et al. 2016, Cresswell et al. 2017), generando microhábitats. Estas suposiciones, son consistentes con los resultados ya que las zonas con mayor acceso a recursos (porción superior central), como luz y corriente (relacionado con la cantidad de alimento, Kaandorp 2001), fueron las que registraron mayores niveles de extensión ($90^\circ = 0,87 \pm 0.08 \text{ cm año}^{-1}$) y calcificación ($90^\circ = 1.25 \pm 0.11 \text{ g CaCO}_3 \cdot \text{cm}^2 \text{ año}^{-1}$). Mientras que las colonias limitadas a estos recursos por la interferencia de otras colonias, ángulo de luz, sedimentación y/o competencia, presentaron extensión ($25^\circ = 0.39 \pm 0.01 \text{ cm año}^{-1}$) y calcificación reducida ($25^\circ = 0.60 \pm 0.25 \text{ g CaCO}_3 \cdot \text{cm}^2 \text{ año}^{-1}$) (Tab. 13). Es decir, tanto la calcificación como la

extensión sufrieron una reducción del 52% y 55% respectivamente, cuando se comparan los valores del ápice de la colonia (90°) contra las porciones más basales (25°). En promedio, cada nivel de inclinación (cada 25°) representó una disminución de 23.19 ± 4 % de acreción esquelética y una reducción de la deposición de CaCO_3 de 21.43 ± 4 %. Por su parte, la densidad del esqueleto aumento por cada nivel de inclinación solo un 2.43 ± 0.4 % $\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$, y al comparar la densidad esquelética de la base con el ápice de la colonia existe una diferencia del 5.59 % $\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$.

Esta variación en las características esclerocronológicas es comparable con los hallazgos realizados por López-Londoño (2015). El autor observó en fragmentos *O. faveolata*, una variación en la tasa de calcificación. El nivel de 90° (menor inclinación), presento mayor calcificación y conforme se aumentaba la inclinación este valor disminuía. Una de sus explicaciones a esta variación, fue que la cantidad de luz en las superficies expuestas a menos irradiación no es suficiente para alcanzar la fotosíntesis máxima. Concluyendo, que la condición fisiológica del holobionte dado por el ambiente lumínico donde se desarrolla (nivel de inclinación), determina su capacidad para calcificar.

Por otra parte, tendencias similares se han encontrado cuando se miden las características esclerocronológicas en colonias de coral a diferentes profundidades. Un ejemplo de lo anterior es la variación en la tasa de extensión y densidad de *O. faveolata*, en el Caribe mexicano (Gutiérrez-Estrada 2017). En este trabajo se observó el mismo patrón de crecimiento que la aquí reportada. Los corales que habitaban en lugares poco profundos tenían tasas de extensión y calcificación mayores, mientras que la densidad esquelética aumentó en corales con hábitats profundos. Esta variación se presentó debido a la caída exponencial que sufre la luz conforme aumenta la profundidad, provocando cambios en el número y grosor de los diseptimentos (Gutiérrez-Estrada 2017). Otros trabajos también han reportado caídas exponenciales de extensión y calcificación en campos lumínicos limitados (Dodge y Brass 1984; Bosscher 1993).

Aunque en este trabajo no se midieron factores ambientales, como el campo lumínico, sedimentación y flujo de agua, nuestros resultados analizados a la luz de las evidencias de López-Londoño (2015) y Gutiérrez-Estrada (2017), permiten suponer que factores como el

gradiente lumínico están modificando los parámetros de crecimiento a nivel intracolonia. Así mismo, nos apoyamos en nuestras observaciones hechas desde el enfoque modular, donde la demografía poblacional modular también se vio afectada a causa de la posición de cada módulo con respecto a la colonia. Aunque se sugiere, diseñar experimentos para respaldar esta teoría.

Las variaciones intracoloniales observadas pueden tener implicaciones a la hora de hacer reconstrucciones ambientales usando lascas de esqueleto coralino, en tanto que la orientación de las trayectorias de los corallitos puede traer variaciones al hacer las lecturas, especialmente cuando se realizan núcleos en colonias de grandes dimensiones. Esto, debido a que los corales pueden modificar su ángulo de crecimiento dependiendo de las condiciones ambientales presentes durante su desarrollo, por lo que módulos o trayectorias que en un momento se ubicaron en las zonas laterales de la colonia, al modificar el coral su ángulo de crecimiento, producto de sedimentación, colapso, sombreado, entre otros, pueden ubicarse en el eje de crecimiento cambiando la extensión, densidad y calcificación de la zona. Por tanto, se debe tener en cuenta esta variabilidad de las características esclerocronológicas a la hora de hacer reconstrucciones climáticas y al evaluar factores ambientales con el crecimiento coralino para no caer en errores o contradicciones. Se necesita continuar con trabajos que aborden estas variaciones intracoloniales para reducir la incertidumbre en las lecturas que se hacen a partir de los esqueletos de coral. Se sugiere que con la metodología aquí presentada, se puedan evaluar diferentes morfologías y especies de coral, especialmente las utilizadas para hacer reconstrucciones ambientales y aquellas que contribuyen con mayor deposición de CaCO_3 , con el objetivo de estandarizar la variación e incertidumbre al hacer análisis de los esqueletos.

10. Conclusiones

- El análisis por TC, permite calcular la demografía poblacional de los pólipos en una colonia de coral, a través del trazado de las trayectorias dejadas por los corallitos. Además permite evaluar las características esclerocronológicas en diferentes ángulos de crecimiento del coral.
- Existe un aumento significativo en la aparición de nuevos pólipos en las bandas de alta densidad (HD).
- El centro de la colonia promueve la generación de nuevos pólipos, respecto a las zonas laterales. Y este gradiente aumentará conforme la colonia aumenta de tamaño, producto del acceso diferencial a los recursos, como luz, alimento, sedimentación.
- La mortalidad fue mayor en las zonas laterales, que en la central. Se sugiere, que es debido a una adaptación de *O. annularis* para eliminar módulos menos favorecidos en cuanto al acceso a recursos, y evitar la restricción de tamaño, que impiden un aumento en las proporciones de la colonia, por el excesivo gasto de modificar y mantener el esqueleto cuando la población modular está cerca de K.
- La edad promedio de un pólipo en *O. annularis* es de 5.31 ± 0.13 años.
- Las características esclerocronológicas están relacionadas con la inclinación de la colonia. Muy probablemente en concordancia con el nivel de luz capturado o “visto” por cada módulo.
- Los modelos mostraron un crecimiento modular exponencial en los primeros años, modelaron que el punto de inflexión se da entre los 6-8 años y es cuando la tasa de mortalidad aumenta y la adición de nuevos pólipos se ve atenuada. Finalmente pronosticaron que entre los 11-12 años de crecimiento se alcanza la capacidad de carga, y aunque la colonia sigue creciendo, las gemaciones y las muertes son proporcionales.
- Se sugiere bajo la metodología aquí presentada, se evalúen diferentes especies de coral, especialmente las utilizadas para hacer reconstrucciones ambientales y aquellas que contribuyen con mayor deposición de CaCO_3 , con el objetivo de estandarizar la variación e incertidumbre al hacer análisis de los esqueletos.

11. Referencias bibliográficas

- Anthony KR, & Fabricius KE. 2000. Shifting roles of heterotrophy and autotrophy in coral energetics under varying turbidity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 252(2), 221-253.
- Anthony KR, & Hoegh-Guldberg O. 2003. Variation in coral photosynthesis, respiration and growth characteristics in contrasting light microhabitats: an analogue to plants in forest gaps and under storeys. *Functional Ecology*, 17(2), 246-259.
- Ashi J, 1997. 11. Computed tomography scan image analysis of sediments1. In: Shipley TH, Ogawa Y, Blum P, Bahr JM, (eds.) *Proc. Ocean Drilling Program Scientific Results*, vol. 156, pp. 151–158.
- Atkinson MJ, & Bilger RW. 1992. Effects of water velocity on phosphate uptake in coral reef-hat communities. *Limnology and Oceanography*, 37(2), 273-279.
- Atkinson MJ, Carlson B, & Crow GL. 1995. Coral growth in high-nutrient, low-pH seawater: a case study of corals cultured at the Waikiki Aquarium, Honolulu, Hawaii. *Coral Reefs*, 14(4), 215-223.
- Barnes DJ. 1973. Coral reef project—papers in memory of Dr. Thomas F. Goreau. 12. Growth in colonial scleractinians. *Bulletin of Marine Science*, 23(2), 280-298.
- Barnes DJ, Lough JM. 1996. Coral skeletons: storage and recovery of environmental information. *Global Change Biol* 2:569–582.
- Barnes DJ, & Lough JM. 1999. Porites growth characteristics in a changed environment: Misima Island, Papua New Guinea. *Coral Reefs*, 18(3), 213-218.
- Bastidas C, & Garcia E. 1999. Metal content on the reef coral *Porites astreoides*: an evaluation of river influence and 35 years of chronology. *Marine Pollution Bulletin*, 38(10), 899-907.
- Beklemishev WN. 1969. *Principles of Comparative Anatomy of Invertebrates. Volume I. Promorphology*. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Bessat F, & Buigues D. 2001. Two centuries of variation in coral growth in a massive *Porites* colony from Moorea (French Polynesia): a response of ocean-atmosphere variability from south central Pacific. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 175(1-4), 381-392.
- Beuck L, Vertino A, Stepina E, Karolczak M, & Pfannkuche O. 2007. Skeletal response of *Lophelia pertusa* (Scleractinia) to bioeroding sponge infestation visualised with micro-computed tomography. *Facies*, 53(2), 157-176.

- Boardman RS, & Cheetham AH. 1973. Degrees of colony dominance in stenolaemate and gymnolaemate Bryozoa. *Animal Colonies*, 603, 121-220.
- Bosscher H. 1993. Computerized tomography and skeletal density of coral skeletons. *Coral Reefs*, 12(2), 97-103.
- Buddemeier RW, Maragos JE, & Knutson DW. 1974. Radiographic studies of reef coral exoskeletons: rates and patterns of coral growth. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 14(2), 179-199.
- Buddemeier RW, & Kinzie RA. 1976. Coral growth. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev*, 14, 183-225.
- Buddemeier RW, Kleypas JA, & Aronson RB. 2004. Potential contributions of climate change to stresses on coral reef ecosystems. *Coral reefs and global climate change*. Pew Center on Global Climate Change, Virginia, USA.
- Budd AF, Coates AG. 1992. Nonprogressive evolution in a clade of Cretaceous *Montastraea*-like corals. *Paleobiology* 18:425–44.
- Budd AF, Stemann TA, & Johnson KG. 1994. Stratigraphic distributions of genera and species of Neogene to Recent Caribbean reef corals. *Journal of Paleontology*, 68(5), 951-977.
- Bushberg JT, Seibert JA, Leidholdt Jr E, & Boone J. 2003. The essential physics of medical imaging. 2002. *Eur J Nucl Med Mol Imaging*, 30, 1713.
- Buss LW. 1979. Bryozoan overgrowth interactions the interdependence of competition for space and food. *Nature*, 281(5731), 475.
- Bythell JC, Brown BE, & Kirkwood TB. 2018. Do reef corals age?. *Biological Reviews*, 93(2), 1192-1202.
- Cantin NE, Cohen AL, Karnauskas KB, Tarrant AM, & McCorkle DC. 2010. Ocean warming slows coral growth in the central Red Sea. *Science*, 329(5989), 322-325.
- Carricart-Ganivet J, Horta-Puga G, Ruiz-Zarate M, & Ruiz-Zarate E. 1994. Retrospective growth rates of the hermatypic coral *Montastrea annularis* (scleractinia, faviidae) in reefs of the southern Gulf-of-Mexico. *Revista de Biologia Tropical*, 42(3), 515-521.
- Carricart-Ganivet JP, Merino M. 2001. Growth responses of the reef-building coral *Montastraea annularis* along a gradient of continental influence in the southern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*. 68(1) 133-146.

- Carricart-Ganivet JP, Beltrán-Torres AU, Merino M, & Ruiz-Zárate MA. 2000. Skeletal extension, density and calcification rate of the reef building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) in the Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science*, 66(1), 215-224.
- Carricart-Ganivet JP. 2004. Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 302(2), 249-260.
- Carricart-Ganivet JP. 2007. Annual density banding in massive coral skeletons: result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity? *Marine Biology*. 153: 1-5.
- Carricart-Ganivet JP, Barnes DJ. 2007. Densitometry from digitized images of X-radiographs: methodology for measurement of coral skeletal density. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 344: 67-72.
- Carricart-Ganivet JP, Cabanillas-Teran N, Cruz-Ortega I, & Blanchon P. 2012. Sensitivity of calcification to thermal stress varies among genera of massive reef-building corals. *PLoS One*, 7(3), e32859.
- Chalker B, Barnes D, & Isdale P. 1985. Calibration of X-ray densitometry for the measurement of coral skeletal density. *Coral Reefs*, 4(2), 95-100.
- Chindapol N, Kaandorp JA, Cronemberger C, Mass T, & Genin A. 2013. Modelling growth and form of the scleractinian coral *Pocillopora verrucosa* and the influence of hydrodynamics. *PLoS Comput Biol*, 9(1), e1002849.
- Chornesky EA, & Peters EC. 1987. Sexual reproduction and colony growth in the scleractinian coral *Porites astreoides*. *The Biological Bulletin*, 172(2), 161-177.
- Cnudde V, Masschaele B, Dierick M, Vlassenbroeck J, Van Hoorebeke L, & Jacobs P. 2006. Recent progress in X-ray CT as a geosciences tool. *Applied Geochemistry*, 21(5), 826-832.
- Cohen AL, & Holcomb M. 2009. Why corals care about ocean acidification: uncovering the mechanism. *Oceanography*, 22(4), 118-127.
- Colombo-Pallotta MF, Rodríguez-Román A, & Iglesias-Prieto R. 2010. Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glycerol. *Coral Reefs*, 29(4), 899-907.
- Coulam CM, Erickson JJ, Rollo FD, & James AE. 1981. *The Physical Basis of Medical Imaging*.

- Cresswell AK, Thomson DP, Trevenen EJ, & Renton M. 2017. A functional-structural coral model. In 22nd International Congress on Modelling and Simulation, Hobart, Tasmania, Australia, 3 to 8 December 2017 mssanz.org.au/modsim2017.
- Cruz-Pinon G, Carricart-Ganivet JP, & Espinoza-Avalos J. 2003. Monthly skeletal extension rates of the hermatypic corals *Montastraea annularis* and *Montastraea faveolata*: biological and environmental controls. *Marine Biology*, 143(3), 491-500.
- Cunningham JA, Rahman IA, Lautenschlager S, Rayfield EJ, & Donoghue PC, 2014. A virtual world of paleontology. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(6), 347-357.
- Dávalos-Dehullu E, Hernández-Arana H, Carricart-Ganivet, JP. 2008. On the causes of density banding in skeletons of corals of the genus *Montastraea*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 365(2), 142-147.
- Darke WM, & Barnes DJ. 1993. Growth trajectories of corallites and ages of polyps in massive colonies of reef-building corals of the genus *Porites*. *Marine Biology*, 117(2), 321-326.
- DeCarlo TM, Cohen AL, Barkley HC, Cobban Q, Young C, Shamberger KE, ... & Golbuu Y. 2015. Coral macrobioerosion is accelerated by ocean acidification and nutrients. *Geology*, 43(1), 7-10.
- DeCarlo TM. 2017. Deriving coral skeletal density from computed tomography (CT): effects of scan and reconstruction settings. *Matters Select*, 3(7), e201706000005.
- De Kroon H, Huber H, Stuefer JF, & Van Groenendael JM. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New phytologist*, 166(1), 73-82.
- Dodge RE, & Vaisnys JR. 1975. Hermatypic coral growth banding as environmental recorder. *Nature*, 258(5537), 706.
- Dodge RE, & Vaisnys JR. 1980. Skeletal growth chronologies of recent and fossil corals. In: Rhoads DC, Lutz RA (eds) *Skeletal Growth of Aquatic Organisms*. Plenum Press, New York, pp 493-517
- Dodge RE, Brass GW. 1984. Skeletal extension, density and calcification of the reef coral, *Montastrea annularis*: St. Croix, US Virgin Islands. *Bull. Mar. Sci.* 34: 288-307.
- Done TJ. 1988. Simulation of recovery of pre-disturbance size structure in populations of *Porites* spp. damaged by the crown of thorns starfish *Acanthaster planci*. *Marine Biology*, 100(1), 51-61.

- Dornelas M, Madin JS, Baird AH, & Connolly SR. 2017. Allometric growth in reef-building corals. *Proc. R. Soc. B*, 284(1851), 20170053.
- Done TJ. 1999. Coral community adaptability to environmental change at the scales of regions, reefs and reef zones. *American Zoologist*, 39(1), 66-79.
- Duliu OG. 1999. Computer axial tomography in geosciences: an overview. *Earth-Science Reviews*, 48(4), 265-281.
- Dustan P. 1975. Growth and form in the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Marine Biology*, 33(2), 101-107.
- Elahi R, & Edmunds PJ. 2007. Consequences of fission in the coral *Siderastrea siderea*: growth rates of small colonies and clonal input to population structure. *Coral Reefs*, 26(2), 271-276.
- Fabricius KE. 2005. Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis. *Marine Pollution Bulletin*, 50(2), 125-146.
- Fang LS, Chen YW, & Chen CS. 1989. Why does the white tip of stony coral grow so fast without zooxanthellae?. *Marine Biology*, 103(3), 359-363.
- Filatov MV, Kaandorp JA, Postma M, Van Liere R, Kruszyński KJ, Vermeij MJ, ... & Bak RP. 2010. A comparison between coral colonies of the genus *Madracis* and simulated forms. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20100957.
- Flor TH, & Moore WS. 1977. Radium/calcium and uranium/calcium determinations for western Atlantic reef corals. In *Proceedings of the Coral Reef Symposium* (Vol. 2, pp. 555-561).
- Franco M. 1986. The influence of neighbours on the growth of modular organisms with an example from trees. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 313(1159), 209-225.
- Fungairiño SG, López F, Serrano JM, Acosta FJ, & De las Heras P, 2004. Structural cost of shoot modules and its implications on plant potential fitness in a Mediterranean perennial shrub, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. *Journal of Theoretical Biology*, 227(1), 129-136.
- Gattuso JP, Frankignoulle M, Bourge I, Romaine S, & Buddemeier RW. 1998. Effect of calcium carbonate saturation of seawater on coral calcification. *Global and Planetary Change*, 18(1), 37-46.

- Gattuso JP, Allemand D, & Frankignoulle M. 1999. Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: a review on interactions and control by carbonate chemistry. *American Zoologist*, 39(1), 160-183.
- Geister J. 1977. The influence of wave exposure on the ecological zonation of Caribbean coral reefs. In *Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium, 1977 (Vol. 1, pp. 23-29)*.
- Gill DE. 1986. Individual plants as genetic mosaics: ecological organisms versus evolutionary individuals. - In: Crawley, M. J. (ed.), *Plant Ecology*. Blackwell, Oxford, pp. 321-343.
- Goffredo S, Mezzomonaco L, & Zaccanti F. 2004. Genetic differentiation among populations of the Mediterranean hermaphroditic brooding coral *Balanophyllia europaea* (Scleractinia: Dendrophylliidae). *Marine Biology*, 145(6), 1075-1083.
- Goffredo S, & Lasker H. R. 2006. Modular growth of a gorgonian coral can generate predictable patterns of colony growth. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 336(2), 221-229.
- Graus RR, & Macintyre IG. 1982. Variation in growth forms of the reef coral *Montastrea annularis* (Ellis and Solander): a quantitative evaluation of growth response to light distribution using computer simulation. *Smithson Contrib Mar Sci*, 12, 441-464.
- Goreau TF. 1959. The ecology of Jamaican coral reefs I. Species composition and zonation. *Ecology*, 40(1), 67-90.
- Goreau TF, & Goreau NI. 1959. The physiology of skeleton formation in corals. II. Calcium deposition by hermatypic corals under various conditions in the reef. *The Biological Bulletin*, 117(2), 239-250.
- Gutiérrez-Estrada G. 2017. Relación entre las características de crecimiento y los disipamientos en *Orbicella Faveolata* creciendo en un gradiente lumínico”. Tesis de Maestría. 33p.
- Hageman SJ. 2003. Complexity generated by iteration of hierarchical modules in Bryozoa. *Integrative and Comparative Biology*, 43(1), 87-98.
- Hageman SJ, Bock PE, Bone Y, & McGowran B. 1998. Bryozoan growth habits: classification and analysis. *Journal of Paleontology*, 72(3), 418-43.
- Hall VR, & Hughes TP. 1996. Reproductive strategies of modular organisms: comparative studies of reef-building corals. *Ecology*, 77(3), 950-963.
- Harper JL, & White J. 1974. The demography of plants. *Annual review of ecology and systematics*, 419-463.

- Harper JL, & Bell AD. 1979. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. *Population Dynamics*, 29-52.
- Harper JL. 1977. *Population biology of plants*. - Academic Press, London. - 1980. Plant demography and ecological theory. - *Oikos* 35: 244-253.
- Harper JL. 1981. The concept of population in modular organisms. In: May, R. M. (ed.), *Theoretical Ecology*. Sinauer, Sunderland, MA, pp. 53-77.
- Harper JL. 1980. Plant demography and ecological theory. *Oikos*, 244-253.
- Harper JL. 1985. Modules, branches, and the capture of resources. In: Jackson JBC, Buss LW, Cook RE, eds. *Population biology and evolution of clonal organisms*. New Haven and London: Yale University Press.
- Harper JL, Rosen BR, & White J. 1986. *The growth and form of modular organisms*-preface.
- Harriott VJ. 1983. Reproductive seasonality, settlement, and post-settlement mortality of *Pocillopora damicornis* (Linnaeus), at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 2(3), 151-157.
- Harrison PL, & Wallace CC. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. *Ecosystems of the world*, 25, 133-207.
- Hart SP, & Keough MJ. 2009. Does size predict demographic fate? Modular demography and constraints on growth determine response to decreases in size. *Ecology*, 90(6), 1670-1678.
- Helmle KP, Dodge RE, & Ketcham RA. 2002. Skeletal architecture and density banding in *Diploria strigosa* by x-ray computed tomography. Pp. 365–371 in *Proceedings of the Ninth International Coral Reef Symposium*, Vol. 1, M. K. Moosa, S. Soemodihardjo, A. Soegiarto, K. Romimohtarta, A. Nontji, Soekarno and Suharsono, eds. 23–27 October 2000, Bali, Indonesia.
- Hoogenboom MO, Connolly SR, & Anthony KR. 2008. Interactions between morphological and physiological plasticity optimize energy acquisition in corals. *Ecology*, 89(4), 1144-1154.
- Hounsfield GN. 1973. Computerized transverse axial scanning (tomography): Part 1. Description of system. *The British Journal of Radiology*, 46(552), 1016-1022.

- Hughes TP, & Jackson JBC. 1980. Do corals lie about their age? Some demographic consequences of partial mortality, fission, and fusion. *Science*, 209(4457), 713-715.
- Hughes KA, & Reynolds RM. 2005. Evolutionary and mechanistic theories of aging. *Annu. Rev. Entomol.*, 50, 421-445.
- Iglesias-Prieto R, Beltran VH, LaJeunesse TC, Reyes-Bonilla H, & Thome PE. 2004. Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1549), 1757.
- Jackson JBC, Buss, L. W. and Cook, R. E. 1985. Population biology and evolution of clonal organisms. Yale Univ. Press, New Haven, CT.
- Jackson JBC, & Coates AG. 1986. Life cycles and evolution of clonal (modular) animals. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 313(1159), 7-22.
- Jokiel PL, & Morrissey JI. 1986. Influence of size on primary production in the reef coral *Pocillopora damicornis* and the macroalga *Acanthophora spicifera*. *Marine Biology*, 91(1), 15-26.
- Kaandorp JA. 1999. Morphological analysis of growth forms of branching marine sessile organisms along environmental gradients. *Marine Biology*, 134(2), 295-306.
- Kaandorp JA, Sloot PMA, Merks RMH, Bak RPM, Vermeij MJA, Maier C. 2005. Morphogenesis of the branching reef coral *Madracis mirabilis*. *Proc R Soc B* 272:127-133.
- Kaandorp JA, Filatov M & Chindapol N. 2011. Simulating and Quantifying the Environmental Influence on Coral Colony Growth and Form. *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition* (ed. by Z. Dubinsky and N. Stambler), pp. 177-185. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Kai S, & Sakai K. 2008. Effect of colony size and age on resource allocation between growth and reproduction in the corals *Goniastrea aspera* and *Favites chinensis*. *Marine Ecology Progress Series*, 354, 133-139.
- Kojis BL, & Quinn NJ. 1985. Puberty in *Goniastrea favulus*: age or size limited? *Proc. 5th Intl. Coral Reef Congress. Tahiti*, 4, 289-293.

- Kaniewska P, Campbell PR, Fine M, & Hoegh-Guldberg O. 2009. Phototropic growth in a reef flat acroporid branching coral species. *Journal of Experimental Biology*, 212(5), 662-667.
- Kemp DW, Hernandez-Pech X, Iglesias-Prieto R, Fitt WK, & Schmidt GW. 2014. Community dynamics and physiology of *Symbiodinium spp.* before, during, and after a coral bleaching event. *Limnology and Oceanography*, 59(3), 788-797.
- Ketcham RA, & Carlson WD. 2001. Acquisition, optimization and interpretation of X-ray computed tomographic imagery: applications to the geosciences. *Computers & Geosciences*, 27(4), 381-400.
- Kiekens K, Welkenhuyzen F, Tan Y, Bleys P, Voet A, Kruth JP, & Dewulf W. 2011. A test object with parallel grooves for calibration and accuracy assessment of industrial computed tomography (CT) metrology. *Measurement Science and Technology*, 22(11), 115502.
- Kim K, & Lasker HR. 1998. Allometry of resource capture in colonial cnidarians and constraints on modular growth. *Functional Ecology*, 12(4), 646-654.
- Kleypas JA, Buddemeier RW, Archer D, Gattuso JP, Langdon C, & Opdyke BN. 1999. Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science*, 284(5411), 118-120.
- Knowlton N. 1992. Thresholds and multiple stable states in coral reef community dynamics. *American Zoologist*, 32(6), 674-682.
- Knowlton N, Weil E, Weigt LA, & Guzmán HM. 1992. Sibling species in *Montastraea annularis*, coral bleaching, and the coral climate record. *Science*, 255(5042), 330-333.
- Knutson DW, Buddemeier RW, Smith SV. 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science* 177: 270-272.
- Krebs CJ. 1985. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*, Third ed. - Harper and Row, New York.
- Kruszyński KJ, van Liere R, Kaandorp JA. 2006. An interactive visualization system for quantifying coral structures. *Proceedings Eurographics/IEEE VGTC Symposium on Visualization (EuroVis 2006)*, Lisbon, Portugal, pp 283–290.
- Kruszyński KJ, Kaandorp JA, & Van Liere R. 2007. A computational method for quantifying morphological variation in scleractinian corals. *Coral Reefs*, 26(4), 831-840.
- Langdon C, Takahashi T, Sweeney C, Chipman D, Goddard J, Marubini F, ... & Atkinson MJ. 2000. Effect of calcium carbonate saturation state on the

- calcification rate of an experimental coral reef. *Global Biogeochemical Cycles*, 14(2), 639-654.
- Lartaud F, Meistertzheim AL, Peru E, & Le Bris N. 2017. In situ growth experiments of reef-building cold-water corals: The good, the bad and the ugly. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 121, 70-78.
- Lartaud F, Galli G, Raza A, Priori C, Benedetti MC, Cau A, ... & Bramanti L. 2015. Growth patterns in long-lived coral species. *Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots*, 1-32.
- Limaye A. 2012. Drishti: a volume exploration and presentation tool. In *Developments in X-Ray Tomography VIII* (Vol. 8506, p. 85060X). International Society for Optics and Photonics.
- Logan A, & Anderson IH. 1991. Skeletal extension growth rate assessment in corals, using CT scan imagery. *Bulletin of marine science*, 49(3), 847-850.
- López-Londoño T. 2015. Procesos fotosintéticos asociados a gradientes lumínicos intracoloniales en el coral *Orbicella faveolata*. Tesis de Maestría. 45p.
- Lough JM, & Barnes DJ. 1997. Several centuries of variation in skeletal extension, density and calcification in massive *Porites* colonies from the Great Barrier Reef: a proxy for seawater temperature and a background of variability against which to identify unnatural change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 211(1), 29-67.
- Lough JM, Barnes DJ, Devereux MJ, Tobin BJ, & Tobin S. 1999. Variability in growth characteristics of massive *Porites* on the Great Barrier Reef. CRC Reef Research Centre Technical Report, 28, 95.
- Lough JM, & Barnes DJ. 2000. Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 245(2), 225-243.
- Lough JM. 2008. Coral calcification from skeletal records revisited. *Marine Ecology Progress Series*, 373: 257-264.
- Lough JM, & Cooper TF. 2011. New insights from coral growth band studies in an era of rapid environmental change. *Earth-Science Reviews*, 108(3-4), 170-184.
- Loya Y. 1976. Skeletal regeneration in a Red Sea scleractinian coral population. *Nature*, 261(5560), 490.
- Malthus TR. 1798. An essay on the principle of population as it affects the future improvement of society, with remarks on the speculations of Mr. Goodwin, M.

- Mandujano-Sánchez MC. 2007. La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. Eguiarte LE, Souza V. y Aguirre X. Comps. *Ecología Molecular*, 217-250.
- Marubini F, Ferrier-Pages C, & Cuif JP. 2003. Suppression of skeletal growth in scleractinian corals by decreasing ambient carbonate-ion concentration: a cross-family comparison. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1511), 179-184.
- Matthai G, & Cantab MA. 1926. VIII. Colony-formation in astraeid corals. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 214(411-420), 313-367.
- Matthai G. 1926. Colony-formation in astraeid corals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*, 214, 313-367.
- McCullough CH. 1997. The AAPM/RSNA physics tutorial for residents. X-ray production. *Radiographics*, 17(4), 967-984.
- McFadden CS. 1986. Colony fission increases particle capture rates of a soft coral: advantages of being a small colony. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 103(1-3), 1-20.
- Meesters EH, & Bak RP. 1995. Age-related deterioration of a physiological function in the branching coral *Acropora palmata*. *Marine Ecology Progress Series*, 121, 203-209.
- Mendes JM, & Woodley JD. 2002. Effect of the 1995-1996 bleaching event on polyp tissue depth, growth, reproduction and skeletal band formation in *Montastraea annularis*. *Marine Ecology Progress Series*, 235, 93-102.
- Merks RM, Hoekstra AG, Kaandorp JA, & Sloom PM. 2004. Polyp oriented modelling of coral growth. *Journal of Theoretical Biology*, 228(4), 559-576.
- Muko S, Kawasaki K, Sakai K, Takasu F, & Shigesada N. 2000. Morphological plasticity in the coral *Porites sillimaniani* and its adaptive significance. *Bulletin of Marine Science*, 66(1), 225-239.
- Mumby PJ, Broad K, Brumbaugh DR, Dahlgren C, Harborne AR, Hastings A & Sanchirico JN. 2008. Coral reef habitats as surrogates of species, ecological functions, and ecosystem services. *Conservation Biology*, 22(4), 941-951.

- Milliam JD. 1974. Marine carbonates, Springer Verlag. Berlin, 375 p.
- Naumann MS, Niggel W, Laforsch C, Glaser C, & Wild C. 2009. Coral surface area quantification—evaluation of established techniques by comparison with computer tomography. *Coral reefs*, 28(1), 109-117.
- Oren U, Rinkevich B, & Loya Y. 1997. Oriented intra-colonial transport of ¹⁴C labeled materials during coral regeneration. *Marine Ecology Progress Series*, 161, 117-122.
- Palumbi SR, & Jackson JBC. 1983. Aging in modular organisms: ecology of zooid senescence in *Steginoporella* sp.(Bryozoa; Cheilostomata). *The Biological Bulletin*, 164(2), 267-278.
- Padilla C, & Lara M.1996. Efecto del tamaño de las colonias en el crecimiento de *Acropora palmata* en Puerto Morelos. Quintana Roo, México. *Hidrobiológica*, 6(1-2), 17-24.
- Preston KA, & Ackerly DD. 2004. The evolution of allometry in modular organisms. Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. Oxford University Press, Oxford, 80-106.
- Rico-Esenaro SD, Sanchez-Cabeza JA, Carricart-Ganivet JP, Montagna P, & Ruiz-Fernández AC. 2018. Uncertainty and variability of extension rate, density and calcification rate of a hermatypic coral (*Orbicella faveolata*). *Science of The Total Environment*.
- Rinkevich B, & Loya Y. 1983. Oriented translocation of energy in grafted reef corals. *Coral Reefs*, 1(4), 243-247.
- Rosen BR. 1986. Modular growth and form of corals: a matter of metamers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 313(1159), 115-142.
- Roth MS. 2014. The engine of the reef: photobiology of the coral–algal symbiosis. *Frontiers in microbiology*, 5, 422.
- Rowan R, Knowlton N, Baker A, & Jara J. 1997. Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral bleaching. *Nature*, 388(6639), 265-269.

- Ryaland JS, & Warner GF. 1986. Growth and form in modular animals: ideas on the size and arrangement of zooids. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 313(1159), 53-76.
- Saadat K, Rahimpour-Bonab H, & Esfahani MR. 2011. Empirical correlation for porosity deduction from X-ray computed tomography (CT). *Geopersia*, 1(2), 47-54.
- Tuomi J, Hakala T, & Haukioja E. 1983. Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction, and selection in life-history evolution. *American Zoologist*, 23(1), 25-34.
- Tuomi J, & Vuorisalo T. 1989. What are the units of selection in modular organisms?. *Oikos*, 227-233.
- Sakai K. 1998. Effect of colony size, polyp size, and budding mode on egg production in a colonial coral. *The Biological Bulletin*, 195(3), 319-325.
- Scheufen T, Iglesias-Prieto R, & Enríquez S. 2017. Changes in the number of symbionts and *Symbiodinium* cell pigmentation modulate differentially coral light absorption and photosynthetic performance. *Frontiers in Marine Science*, 4, 309.
- Sentoku A, Morisaki H, Masumoto S, Ohno R, Tomiyama T, & Ezaki, Y. 2015. Internal skeletal analysis of the colonial azooxanthellate scleractinian *Dendrophyllia cribrosa* using microfocus X-ray CT images: Underlying basis for its rigid and highly adaptive colony structure. *Journal of Structural Biology*, 189(1), 37-43.
- Shaish L, Abelson A, & Rinkevich B. 2007. How plastic can phenotypic plasticity be? The branching coral *Stylophora pistillata* as a model system. *PloS one*, 2(7), e644.
- Sheppard AP, Sok RM, & Averdunk H. 2004. Techniques for image enhancement and segmentation of tomographic images of porous materials, *Physical A*, 339, 145 – 151, doi:10.1016/j.physa.2004.03.057.
- Szmant A. 1986. Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Corals Reef*, 5 (1): 43-54.
- Szmant A, & Gassman NJ. 1990. The effects of prolonged “bleaching” on the tissue biomass and reproduction of the reef coral *Montastrea annularis*. *Coral reefs*, 8(4), 217-224.
- Van Veghel ML, & Bak RP. 1993. Intraspecific variation of a dominant Caribbean reef building coral, *Montastrea annularis*: genetic, behavioral and morphometric aspects. *Marine Ecology Progress Series*, 255-265.
- Van Veghel ML, & Kahmann ME. 1994. Reproductive characteristics of the polymorphic Caribbean reef building coral *Montastrea annularis*. II. Fecundity and colony structure. *Marine Ecology Progress Series*, 221-227.

- Veron J. 2000. Corals of the world, Vol 1. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia: 47-56.
- Verhulst PF. 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. Corresp. Math. Phys., 10, 113-126.
- Vuorisalo T, & Tuomi J. 1986. Unitary and modular organisms: criteria for ecological division. Oikos, 382-385.
- Wagner GP. 1995. Adaptation and the modular design of organisms. In European Conference on Artificial Life (pp. 315-328). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Watson MA, & Casper BB. 1984. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 15, 233-258.
- Weiner J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 6(4), 207-215.
- White J. 1979. The plant as a metapopulation. - Annu. Rev. Ecol. Syst. 10: 109-145.
- Wood-Jones F. 1907. On the growth forms and supposed species in corals. In Proceedings of the Zoological Society of London (Vol. 77, pp. 518-556).
- Wórum FP, Carricart-Ganivet JP, Benson L, Golicher D. 2007. Simulation and observations of annual density banding in skeletons of *Montastraea* (Cnidaria: Scleractinia) growing under thermal stress associated with ocean warming. Limnology and Oceanography 52: 2317–2323.
- Yudelman EA. 2014. Coral Extension Rate Analysis Using Computed Axial Tomography (Doctoral dissertation).
- Zar JH. 2010. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, New Jersey, 944 pp.
- Zapalski MK. & Dohnalik M, 2013. Blastogeny in tabulate corals: case studies using X-ray microtomography. Lethaia, 46(2), 223-231.