



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

EFFECTO DE LA CALIDAD DEL HÁBITAT EN EL ÉXITO
DE RECLUTAMIENTO, SUPERVIVENCIA DE RECLUTAS Y
JUVENILES DE CORAL EN PARCHES ARRECIFALES
CONSTITUIDOS POR *Acropora palmata*

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:
BIOL. ARACELI ACEVEDO ROSAS

DIRECTOR DE TESIS

DR. LORENZO ÁLVAREZ FILIP
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, PUERTO MORELOS

ASESOR EXTERNO

DR. MIGUEL ÁNGEL RUIZ ZÁRATE
EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR, CHETUMAL

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR

DRA. ANASTAZIA T. BANASZAK
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
DR. RODOLFO RIOJA NIETO
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
DR. JOAQUÍN RODRIGO GARZA PÉREZ
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

PUERTO MORELOS, QUINTANA ROO, ENERO DE 2017.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología



Universidad Nacional Autónoma de México

EFFECTO DE LA CALIDAD DEL HÁBITAT EN EL ÉXITO
DE RECLUTAMIENTO, SUPERVIVENCIA DE RECLUTAS Y
JUVENILES DE CORAL EN PARCHES ARRECIFALES
CONSTITUIDOS POR *Acropora palmata*

T E S I S

que para obtener el grado académico de

Maestro en Ciencias
(Biología Marina)

p r e s e n t a

BIOL. ARACELI ACEVEDO ROSAS

Director de Tesis: Dr. Lorenzo Álvarez Filip
Asesor externo: Dr. Miguel Ángel Ruiz Zárate

Comité tutor: Dra. Anastazia T. Banaszak
Dr. Rodolfo Rioja Nieto
Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet
Dr. Joaquín Rodrigo Garza Pérez

Puerto Morelos, Quintana Roo, enero de 2017.

DEDICATORIA

A mis padres.

A Olivia, por estar siempre y de forma incondicional a mi lado, incluso en la distancia. Gracias por confiar en mí y siempre motivarme a hacer lo mejor que puedo. Este trabajo es el fruto de lo que juntas hemos sembrado año con año, todos los años que hemos "ido por 10". Nuestro trabajo.

A Narciso, por alentarme a hacer mi mejor esfuerzo siempre y en todo. Gracias por tu apoyo y tus palabras que siempre me motivan. Gracias por la herencia de la necesidad (...) y por enseñarme a usarla a mi favor para alcanzar mis metas.

A mi hermano, Miguel Ángel, por todo su apoyo y por acompañarme desde lejos durante esta etapa. Gracias por tener la disposición para explicarme las cosas en cualquier momento. Gracias por alegrar mis días con tus ocurrencias y tu sonrisa.

*“If there is magic on this planet,
it is contained in water”*

Loren Eiseley

AGRADECIMIENTOS

A Lorenzo, por todas las experiencias académicas y personales que hemos tenido a lo largo de estos dos años y medio; de todas ellas he aprendido. Gracias por el tiempo que hemos dedicado a esto y por el trabajo que juntos hemos hecho.

A Miguel Ángel, por tu apoyo en los aspectos académico y personal. Gracias por tu asesoría, por tus comentarios y sugerencias a este trabajo. Gracias por tu tiempo.

A Ania, por compartir conmigo los datos que se emplearon para desarrollar el modelo y por todas las aportaciones que hiciste a este trabajo.

A Juan Pablo, Rodolfo y Rodrigo, gracias por sus comentarios y contribuciones a esta tesis.

A todo el equipo de BARCOLab. Gracias a Javier por su ayuda en el trabajo de campo y por sus consejos tanto académicos como personales. Los datos del muestreo son mitad tuyos, mitad míos y mitad de Lorenzo. Fue un gusto haber trabajado contigo! Gracias a Adam, Lalo, Noemi, Alba, Esme, Nuri y Caroline por su apoyo en el muestreo y por todas sus sugerencias al trabajo.

A la gente de la UASA. Gracias al capitán Amaury por su disponibilidad en las salidas de campo y por ayudarme a ubicar mis puntos de muestreo. Gracias a Edgar Escalante por su apoyo cuando quisimos desarrollar un modelo teórico más complejo y por su disponibilidad para trabajar con nosotros en ello.

A todos los compañeros de la UASA, los que siguen aquí y los que se han ido. Gracias a toda la gente que me tendió la mano desde que llegué a Puerto Morelos. Gracias por permitirme formar parte de esta gran familia y por mostrarme su apoyo tanto en el ámbito académico como en el personal. Gracias por siempre hacer amena la hora de la comida, la sobre mesa y la post-sobremesa.

A mis amigas. Ams, gracias por todas las experiencias que juntas vivimos en estas 5 temporadas y por ser una excelente roomie. Gracias por tu paciencia, tu comprensión y por no dejarme sola en los momentos difíciles. Hazel, gracias por tu amistad y por el apoyo que me has brindado desde que nos conocemos, en particular, por tu apoyo en esta etapa de locura y estrés. Al fin terminamos. Las quiero!

A una persona muy especial para mí, Rogelio. Gracias por acompañarme en esta aventura desde que la inicié y por ser parte de esta etapa de mi vida. Gracias por creer en mí y darme la confianza que he necesitado. Te quiero mucho.

CONTENIDO

	Página
RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN GENERAL	3
CAPÍTULO 1: INFLUENCIA DE LA TALLA Y LA DISTANCIA ENTRE COLONIAS EN EL POTENCIAL DE FERTILIZACIÓN DE <i>Acropora palmata</i>	5
1.1 Introducción	5
1.2 Objetivo	7
1.2.1 Objetivos particulares	7
1.3 Método	7
1.3.1 Análisis estadístico	11
1.3.2 Potencial de fertilización de poblaciones naturales	11
1.4 Resultados	12
1.4.1 Potencial de fertilización de poblaciones naturales	14
1.5 Discusión	16
CAPÍTULO 2: ¿LA ABUNDANCIA DE JUVENILES DE CORAL ESTÁ RELACIONADA CON LA CALIDAD DE HÁBITAT DE UN ARRECIFE?	22
2.1 Introducción	22
2.2 Hipótesis	25
2.3 Objetivo	25
2.3.1 Objetivos particulares	25
2.4 Área de estudio	26
2.5 Material y método	27
2.5.1 Selección de parches	27
2.5.2 Premuestreo	30
2.5.3 Identificación de juveniles	31
2.5.4 Calidad del hábitat	31
2.5.5 Comunidad de corales adultos	32
2.5.6 Relación espacial entre juveniles y corales adultos	32
2.5.7 Análisis estadístico	33
2.5.7.1 Calidad del hábitat	33
2.5.7.2 Relación entre la calidad del hábitat y abundancia de juveniles	33
2.5.7.3 Relación entre la comunidad de juveniles y corales adultos	34
2.6 Resultados	34
2.6.1 Identificación de juveniles	34
2.6.2 Calidad del hábitat	39
2.6.3 Comunidad de corales adultos	42
2.6.4 Relación entre la calidad del hábitat y abundancia de juveniles	45
2.6.5 Relación entre la comunidad de juveniles y corales adultos	48
2.7 Discusión	51
2.7.1 Influencia de la calidad del hábitat en el reclutamiento	52
2.7.2 Relación entre la comunidad de juveniles y de corales adultos	54
CONCLUSIONES	58
REFERENCIAS	60
ANEXO 1	69

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1	Parche hipotético de <i>Acropora palmata</i>	8
Figura 1.2	Probabilidad específica de producción de huevos en función de la talla de la colonia, para colonias de <i>A. palmata</i> en el Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos.....	10
Figura 1.3	Relación entre el potencial de fertilización y talla promedio, densidad, distancia promedio y proximidad.....	13
Figura 1.4	Tamaño del efecto de la densidad, talla promedio y proximidad, en el potencial de fertilización, dentro de un modelo de regresión lineal múltiple.....	13
Figura 1.5	Potencial de fertilización de cuatro arrecifes en el Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos y de los parches dentro de éstos	15
Figura 2.1	Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo.....	26
Figura 2.2	Parches arrecifales elegidos para el muestreo.....	27
Figura 2.3	Arrecifes seleccionados y ubicación de los parches muestreados dentro de ellos. Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos	29
Figura 2.4	Número de cuadrantes que presentaron la misma abundancia de juveniles.....	35
Figura 2.5	Talla y abundancia de juveniles identificados.....	35
Figura 2.6	Géneros de juveniles encontrados y su abundancia total	36
Figura 2.7	Densidad de juveniles por parche y tipo reproductivo al que éstos pertenecen (incubador o liberador).....	37
Figura 2.8	Abundancia de juveniles en relación al tipo de sustrato supuesto de ser sobre el cual se asentaron y géneros a los que pertenecen.....	38
Figura 2.9	Abundancia de juveniles por tipo reproductivo en relación al tipo de sustrato supuesto de ser sobre el cual se asentaron.....	38
Figura 2.10	Porcentaje promedio de cobertura de grupos béticos y rugosidad promedio en cada parche arrecifal de los cuatro arrecifes evaluados	40
Figura 2.11	Análisis de Componentes Principales con la ordenación de los once parches muestreados respecto a las seis categorías béticas evaluadas	41
Figura 2.12	Géneros de colonias adultas y su abundancia	42

Figura 2.13	Distribución de tallas y densidad (adultos/m ²) de <i>A. palmata</i> (A) y los géneros más abundantes de juveniles y adultos: <i>Porites</i> (B) y <i>Undaria</i> (C).....	43
Figura 2.14	Densidad de corales adultos por tipo reproductivo en cada parche arrecifal.....	44
Figura 2.15	Densidad de juveniles en función del porcentaje de cobertura de grupos béticos y rugosidad	46
Figura 2.16	Densidad de juveniles en función de las contribuciones del PC1.....	47
Figura 2.17	Densidad de juveniles en función de la densidad de adultos para cada parche...	49
Figura 2.18	Densidad de juveniles en función de la densidad de adultos de acuerdo al tipo reproductivo al que pertenecen.....	50
Figura 2.19	Distancias promedio entre juveniles y adultos de los dos géneros con mayor abundancia de juveniles: <i>Porites</i> y <i>Undaria</i>	51
Figura A1	Curva de acumulación de categorías en bentos para seis fotocuartantes.....	69

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.1	Producción de huevos en <i>Acropora palmata</i> de acuerdo a la talla de las colonias.....	9
Tabla 2.1	Modelos lineales generalizados obtenidos mediante la regresión paso a paso en retroceso y su Criterio de Información de Akaike (AIC).....	48

RESUMEN

El proceso de reclutamiento sexual coralino conduce al crecimiento poblacional a través de la adición de nuevos individuos y permite el mantenimiento de las poblaciones de coral, por lo cual tiene una gran importancia en el proceso de recuperación de arrecifes que presentan algún grado de perturbación. En los arrecifes del mar Caribe la cobertura y abundancia de corales constructores de arrecife como *Acropora palmata* ha disminuido desde 1970 y recientemente se ha observado una tendencia de aumento en la abundancia de especies oportunistas como *Porites* y *Undaria*. El éxito en el reclutamiento requiere de tres etapas secuenciales: producción larval, asentamiento y post-asentamiento. Todas ellas se llevan a cabo en función de la calidad del hábitat y del ambiente, y de las diferentes estrategias reproductivas de los corales. Dado que el reclutamiento de *A. palmata* es crítico para la estabilidad y recuperación de los ecosistemas coralinos, es fundamental evaluar la influencia que tienen la calidad del hábitat y las estrategias reproductivas de los corales en su reclutamiento. En ese contexto, este trabajo evaluó en dos capítulos, el proceso de reclutamiento de *Acropora palmata* en dos etapas: producción larval y, etapa de asentamiento y post-asentamiento.

En el capítulo 1 se desarrolló un modelo teórico que permitió determinar el potencial de fertilización (número de huevos que tienen oportunidad de ser fertilizados y convertirse en larvas) de parches arrecifales de *Acropora palmata*. Se generaron 1,000 iteraciones del modelo, correspondientes a 1,000 parches hipotéticos de *A. palmata*, cada uno con diferente número (0-25), talla (1-100 cm) y distribución espacial de colonias, densidad (0-1 colonias/m²), distancia (1-5.7 m) y proximidad (0.03-1) entre ellas. Se evaluó la relación entre el potencial de fertilización y la talla promedio de las colonias, densidad, distancia y proximidad. Se encontró que el mejor predictor del potencial de fertilización de un parche de *A. palmata* es la talla promedio de las colonias que lo conforman ($y=5.8431x^{2.725}$, $R^2=0.4569$, $p<0.05$). Se encontró una relación positiva del potencial de fertilización con la densidad de colonias ($y=608658x^{1.3072}$, $R^2=0.156$, $p<0.05$) y proximidad entre ellas ($y=1,936,774.64x^{1.07}$, $R^2=0.1$, $p<0.05$). Solo la distancia promedio presentó una relación negativa con el potencial de fertilización ($936,774.64x^{-2.14}$, $R^2=0.1$, $p<0.05$). Se calculó el potencial de fertilización de 42 parches arrecifales, dentro del Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos (PNAPM), con base en la variable que mostró ser el mejor predictor del potencial de fertilización en el modelo teórico: la talla promedio de sus colonias. Se observó que el arrecife con mayor potencial reproductivo es Limones, el cual fue propuesto en 2014 como un sitio prioritario para la conservación de *A. palmata*, ya que es el arrecife con mayor densidad de colonias vivas y cobertura de *A. palmata* dentro del PNAPM.

En el Capítulo 2, a partir de observaciones hechas en campo en 11 parches arrecifales de *A. palmata* dentro del PNAPM, se evaluó la influencia de parámetros bénticos descriptores de la calidad del hábitat de un arrecife, en la abundancia de juveniles de coral. Además, se

evaluó la influencia de las estrategias reproductivas y la identidad taxonómica de la comunidad de corales adultos, en la abundancia y distribución de juveniles de coral. Con el análisis de los 11 parches, mismos que representaron un gradiente de condiciones de calidad del hábitat, se encontró que la abundancia de juveniles de coral está relacionada con la presencia de grupos béticos, en particular, la abundancia de CCA ($y = 0.2509x + 0.3703$, $R^2 = 0.57$, $p = 0.007$), y no con descriptores de la calidad del hábitat a escala arrecifal como la cobertura de coral, vegetación y la complejidad estructural. Se observó que la comunidad de juveniles está dominada en un 90% por *Porites* y *Undaria*, los cuales son corales oportunistas y de tipo reproductivo incubador. *Porites* y *Undaria* fueron también algunos de los géneros más abundantes en la comunidad de adultos y se encontró que la abundancia de juveniles de *Porites* y *Undaria* tiene una relación positiva con la abundancia de adultos congénéricos a escala de parche arrecifal. Se observó que los juveniles de *Porites* y *Undaria* tienden a asentarse cerca de los adultos congénéricos (~3 m de distancia), lo cual proporciona evidencia de la preferencia que éstos tienen por el asentamiento en el ambiente parental y de la influencia que tiene la estrategia reproductiva en el proceso de reclutamiento. Aun cuando el muestreo se llevó a cabo en parches de *A. palmata* y que *Acropora* fue uno de los géneros con mayor abundancia de adultos, solo fueron encontrados 3 juveniles de *Acropora*.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los arrecifes coralinos a nivel global son ecosistemas amenazados (Bellwood et al. 2004) y desafortunadamente se conoce mucho más de la frecuencia, intensidad y escala de degradación de éstos (Hughes 1994; Nyström et al. 2000; Mumby et al. 2007), que de los procesos que dirigen su recuperación. Desde finales de la década de los 70s, la cobertura de coral ha disminuido rápidamente en los arrecifes del Caribe casi en un 80% (Gardner et al. 2003). En particular las poblaciones de acropóridos, que son especies constructoras de arrecife, han experimentado una reducción en dominancia y cobertura a lo largo de las últimas cuatro décadas (Jackson et al. 2014). Lo anterior ha sido atribuido a la mortalidad masiva que éstos experimentaron desde mediados de 1970 como consecuencia de la enfermedad de banda blanca (Aronson & Precht 2001), al incremento en la cobertura de macroalgas (Jackson et al. 2014) y a la disminución de especies de herbívoros (Gardner et al. 2003). La pérdida de acropóridos y la subsecuente erosión de sus esqueletos remanentes representa una reducción considerable en la heterogeneidad espacial de los arrecifes del Caribe (Álvarez-Filip et al. 2009), así como una reducción en la integridad estructural y funcional de éstos (Álvarez-Filip et al. 2011). El rol que los acropóridos desempeñan es clave en el mantenimiento de los arrecifes (Precht 2002) y el actual remplazo de éstos por especies oportunistas como *Agaricia sp.* y *Porites sp.* (Darling et al. 2012) altera también la complejidad estructural (Álvarez-Filip et al. 2013) y a largo plazo compromete la estabilidad de la biodiversidad asociada al arrecife (Graham y Nash, 2013).

La recuperación de los ecosistemas arrecifales requiere del mantenimiento de las poblaciones de corales constructores de arrecife (Hughes, 1994, Bellwood et al. 2004), lo cual puede lograrse a través de su reclutamiento coralino y con la supervivencia de los corales juveniles y adultos producto de éste (Pandolfi et al. 2003; Nyström et al. 2000; Mumby & Steneck 2008; Doropoulos et al. 2012; Albright & Mason 2013). El reclutamiento se define como el proceso de incorporación de nuevos individuos a las poblaciones locales después del asentamiento, desde la fase larvaria pelágica hasta la fase juvenil bentónica o demersal temprana (Caley et al. 1996), y conlleva la supervivencia de estos individuos hasta alcanzar un tamaño específico, sin convertirse aun en adultos capaces de reproducirse (Booth & Brosnan, 1995). El reclutamiento coralino tiene origen en la reproducción, ya sea asexual o sexual. Las poblaciones coralinas se mantienen mediante la reproducción asexual a través de la producción de módulos genéticamente idénticos que prolongan la supervivencia de un genotipo, y mediante la reproducción sexual, a través de la producción de nuevos genotipos coralinos que contribuyen a un aumento de la supervivencia y adecuación de una especie (Harrison 2011).

El reclutamiento sexual coralino requiere de tres etapas secuenciales: la disponibilidad larval, el asentamiento y metamorfosis, y el crecimiento y supervivencia posteriores al asentamiento. El éxito en el reclutamiento está determinado por la supervivencia de los

corales a través de estas etapas (Ritson-Williams et al. 2009). A lo largo de las tres etapas, la calidad de hábitat y el ambiente tienen una fuerte influencia en este proceso (Arnold et al. 2010; Arnold & Steneck 2011) y con el tiempo, estos factores moldean la composición demográfica de las poblaciones y comunidades de corales adultos. (Fraschetti et al. 2003). Además, las diferentes estrategias de historia de vida en la reproducción de los corales juegan un papel importante en este proceso (Doropoulos et al. 2015), ya que muchos de los requerimientos del hábitat para que ocurra con éxito el reclutamiento, se encuentran en función de las diferentes historias de vida e incluso pueden ser especie-específicos (Ritson-Williams et al. 2010). Los corales se agrupan en dos categorías de acuerdo a su estrategia de reproducción sexual: incubadores y liberadores de gametos (Harrison 2011). En los primeros la fertilización y el desarrollo larval ocurren dentro de la colonia parental, y la larva es expulsada estando en óptimas condiciones para el asentamiento. En los segundos, las colonias parentales expulsan sus gametos y es en la columna de agua donde se lleva a cabo la fertilización y el desarrollo de la larva (Ritson-Williams et al. 2009). Ambas estrategias implican diferencias en la capacidad de dispersión que tienen, el tiempo de vida larval, tiempo de asentamiento y tasas de supervivencia, lo cual repercute con el tiempo en los patrones de distribución espacial y en la composición de las comunidades de adultos (Penin & Adjeroud 2013). En los arrecifes del Caribe actualmente existe alta abundancia de especies oportunistas con estrategia reproductiva incubadora y la abundancia de especies constructoras de arrecife como *Acropora palmata*, que es un liberador de gametos, ha disminuido (Harriott 1999). Por ello es fundamental identificar las diferencias entre ambos tipos reproductivos en el contexto del reclutamiento, los factores que lo favorecen y la influencia que tienen las estrategias reproductivas en este proceso.

Debido al papel que desempeña el reclutamiento en el mantenimiento de las poblaciones coralinas, el estudio de este proceso adquiere gran importancia como parte de la comprensión de la potencial recuperación de los arrecifes coralinos. Este trabajo evalúa en dos capítulos, dos etapas fundamentales para que el reclutamiento coralino se lleve a cabo con éxito. En el Capítulo 1 se determinó el potencial de fertilización de poblaciones naturales de *A. palmata* con base en un modelo teórico. Este modelo teórico permite determinar el número de huevos con potencial de ser fertilizados dentro de parches de *A. palmata*, con base en la talla promedio de las colonias reproductivas, su densidad, la distancia y proximidad entre ellas. En el Capítulo 2, a partir de observaciones en campo en parches arrecifales dentro del Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos, se evaluó la influencia de algunos de los parámetros que determinan la calidad de hábitat, como la complejidad estructural y la composición de la comunidad bentónica, en la abundancia total y por género, de juveniles coralinos. También se evaluó la influencia de las diferentes estrategias reproductivas en el proceso del reclutamiento coralino y para ello se buscaron relaciones de abundancia y distribución espacial entre juveniles y adultos, en función de sus estrategias reproductivas y el grupo taxonómico al que pertenecen.

CAPÍTULO 1

INFLUENCIA DE LA TALLA Y LA DISTANCIA ENTRE COLONIAS EN EL POTENCIAL DE FERTILIZACIÓN DE *Acropora palmata*.

1.1 INTRODUCCIÓN

El proceso de reclutamiento sexual coralino inicia con la producción larval, la cual se encuentra en función de la producción de gametos y el éxito de fertilización (Ritson-Williams et al. 2009). La producción de gametos solo ocurre cuando las colonias alcanzan una talla reproductiva y ésta es especie-específica (Richmond 1997), además la cantidad de gametos que se producen se relaciona con el número de ciclos reproductivos anuales, el estado de salud de la colonia parental y las condiciones bióticas y abióticas en que se encuentra la colonia (Szmant 1986; Richmond 1993; Harrison 2011; Cetz-Navarro et al. 2015). Por otra parte, el éxito de fertilización en corales puede estar ligado también al tipo reproductivo al que pertenece la colonia parental, incubadora o liberadora de gametos, y reflejar las diferencias que existen en la fertilización de ambos tipos reproductivos (Heyward & Babcock 1986; Oliver & Babcock 1992; Nozawa et al. 2015). En las especies incubadoras tanto la fertilización, como el desarrollo larval, ocurren dentro de la colonia parental y la larva es expulsada en un estado avanzado de desarrollo, lista para su asentamiento. En cambio, las especies liberadoras expulsan sus gametos a la columna de agua, por lo que presentan fertilización y desarrollo larval externos (Ritson-Williams et al. 2009; Gleason & Hofmann 2011).

Las especies liberadoras de gametos, expulsan paquetes que pueden incluir tanto huevos como esperma y éstos se agregan en capas flotantes en la superficie. Es ahí donde ocurren la fertilización y el desarrollo larval, a medida que dichas capas son desplazadas por las corrientes y poco a poco disgregadas dentro del mismo arrecife o hacia arrecifes distantes, en donde posteriormente se asentarán las larvas (Oliver & Babcock 1992; Oliver et al. 1992). El éxito de fertilización en organismos liberadores de gametos varía de acuerdo a las condiciones físico-químicas del agua (Richmond 1993), las interacciones bióticas con otros organismos que influyen en la producción de gametos (Cetz-Navarro et al. 2015), la abundancia y concentración de gametos (Levitan 1998), el número y densidad de colonias reproductivas (Ritson-Williams et al. 2009), la distancia entre ellas (Levitan 2004), y comportamientos grupales como la liberación sincronizada de gametos (Levitan 1998).

Acropora palmata es uno de los principales constructores en los arrecifes someros del Mar Caribe debido a la complejidad estructural que aporta a estos hábitats (Szmant 1986; Jackson 1992; Álvarez-Filip et al. 2013). Al igual que otras de las especies constructoras de arrecife en el Caribe (e.g. *Orbicella* spp.), *A. palmata* libera sus gametos en la columna de agua (Richmond & Hunter 1990). *A. palmata* se reproduce tanto sexual como asexualmente y existe variabilidad en sus tasas de reproducción sexual y asexual (Baums et al. 2006;

Baums et al. 2013). Debido a que esta especie habita en la cresta arrecifal y zonas aledañas, se encuentra expuesta a gran intensidad del oleaje, lo que propicia la fragmentación de sus colonias y con ello, el crecimiento de sus poblaciones de forma asexual (Bak & Engel 1979; Bak & Luckhurst 1980; Highsmith 1982; Precht et al. 2002). La reproducción sexual de *A. palmata* ha sido poco documentada y estudios previos reportan un número bajo de reclutas y juveniles de esta especie (Bak & Engel 1979; Kojis & Quinn 2001; Quinn & Kojis 2005). Se ha propuesto que las tasas de reclutamiento observadas en el Caribe son bajas debido a que pocas colonias adultas producen gametos y a que la tasa de fertilización disminuye cuando la distancia entre colonias reproductivas es grande (Kojis & Quinn 2001; Quinn & Kojis 2005), aunado a una disminución de su fecundidad ocasionada por la incidencia de enfermedades (Aronson & Precht 2001) y por el daño que sufren las colonias debido a la fragmentación (Lirman 2000). Si bien es cierto que la reproducción asexual produce módulos genéticamente idénticos que pueden lograr la supervivencia del genotipo y la expansión de poblaciones locales (Highsmith 1982; Lirman 2000), la reproducción sexual permite la recombinación genética y conduce a la producción de nuevos genotipos que a su vez favorecen la fertilización y reclutamiento, lo cual a largo plazo puede aumentar la adecuación de una especie (Harrison 2011). Lo anterior resalta la importancia del reclutamiento sexual en el proceso de recuperación de poblaciones de especies constructoras de arrecife que se encuentran amenazadas, como *A. palmata*.

Gracias a experimentos de laboratorio y observaciones hechas directamente en campo se tiene una noción más clara de la biología reproductiva de *A. palmata*, las condiciones y características en que las colonias producen sus gametos, así como los factores que favorecen o impiden la fertilización de éstos (Szmant 1986; Soong 1991; Padilla 1996; Wellington & Fitt 2003; Baums et al. 2005; Van Woesik et al. 2006; Randall & Szmant 2009; Baums et al. 2013; Banaszak & Álvarez-Filip 2014; Miller et al. 2016). Aun cuando quedan por conocer muchos aspectos de su reproducción sexual, a partir de la información existente sobre la producción, liberación y fertilización de gametos de *A. palmata* es posible hacer estimaciones sobre el proceso de reclutamiento en la primera de sus etapas: la producción larval; dichas estimaciones pueden lograrse para poblaciones naturales, de las cuales se conoce su distribución de tallas, el estado de salud de sus colonias, su fecundidad, densidad, distancia entre colonias, composición genética y conectividad. En ese contexto, el análisis de los parámetros que influyen en la producción de larvas permite conocer de forma indirecta la capacidad de reclutamiento sexual de una población natural, lo cual resulta relevante en el diseño de estrategias de conservación y recuperación de poblaciones poco abundantes como las de *A. palmata* en el Caribe.

En este capítulo se presenta un modelo teórico que incorpora datos de la reproducción sexual en *A. palmata* y parámetros que influyen en ella para estimar el potencial de fertilización de un parche arrecifal. El modelo propuesto permite determinar el número de huevos con oportunidad de ser fertilizados dentro de parches de *A. palmata* de 25 m² con

base en la fecundidad de las colonias asociada a su talla, la densidad del parche, distancia promedio y proximidad entre colonias reproductivas. Con base en estos parámetros es posible calcular también el potencial de fertilización de poblaciones en arrecifes naturales, inferir su producción larval y predecir la capacidad de reclutamiento en arrecifes del Caribe en distintos escenarios.

1.2 OBJETIVO

Determinar el efecto de la densidad, talla promedio de las colonias, distancia y proximidad entre colonias reproductivas, en el potencial de fertilización de parches de *Acropora palmata*.

1.2.1 OBJETIVOS PARTICULARES

- Recopilar información sobre la biología reproductiva de *A. palmata* (fecundidad, producción de huevos y mecanismos que favorecen o impiden la fertilización).
- Desarrollar un modelo teórico que permita calcular el potencial de fertilización en diferentes parches hipotéticos de *A. palmata*.
- Identificar los mejores predictores del potencial de fertilización de *A. palmata*.
- Aplicar los resultados del modelo a poblaciones naturales para estimar su producción larval a partir de su potencial de fertilización.

1.3 MÉTODO

Para este trabajo el potencial de fertilización de un parche de *Acropora palmata* es definido como el número de huevos que se producen dentro del parche y que tienen oportunidad de ser fertilizados por el esperma proveniente de colonias dentro del mismo. Para calcular el potencial de fertilización en parches de *A. palmata* se desarrolló un modelo teórico y las variables que lo determinan fueron establecidas con base en datos de la literatura sobre la biología reproductiva y fecundidad de esta especie: el número de huevos y probabilidad de producción de éstos en relación a la talla de las colonias, densidad y proximidad entre colonias (Highsmith 1982; Szmant 1986; Richmond & Hunter 1990; Soong 1991; Padilla 1996; Baums et al. 2005, 2013; Banaszak & Álvarez-Filip 2014). Se buscó la mayor cantidad de información específica para *A. palmata*. Sin embargo, debido a la falta de información para esta especie en particular y, con el objetivo de comprender mejor y representar adecuadamente su biología reproductiva en este modelo, se buscó información de especies del mismo género (Wallace 1985; Kojis 1986; Szmant 1986;). El mecanismo de liberación de gametos y fertilización fueron deducidos con base en datos existentes para otras especies que también liberan gametos (Oliver & Babcock 1992).

Con base en los datos obtenidos de la literatura, las variables establecidas y las limitaciones para hacer los cálculos del potencial de fertilización con el programa empleado (Excel versión 16 para Windows), se establecieron los siguientes supuestos del modelo:

- El área que ocupa cada parche es un cuadrado de 5x5 m (25 m²).
- El parche se encuentra delimitado y no tiene interacción con otros parches. Se hizo la analogía de éste con una población cerrada.
- El número de colonias, su talla (1- 100 cm) y ubicación dentro del parche son asignados de forma completamente aleatoria, y solo puede existir una colonia por m². De esta manera, el número máximo de colonias dentro de un parche es de 25 y la distancia entre cada par de colonias se encuentra entre 1 y 5.7 m.
- Todas las colonias que conforman un parche son producto de la reproducción sexual y son genets distintos capaces de reproducirse entre sí.
- Las colonias liberan sus paquetes de gametos simultánea y homogéneamente.
- El potencial de fertilización depende solamente del número de gametos femeninos.
- No existe la autofertilización, todos los huevos son fertilizados por esperma proveniente de otra colonia.
- Dentro del parche existe un flujo de agua que no sigue un patrón, sin embargo, el movimiento es suficiente para permitir el rompimiento de los paquetes de gametos y el encuentro de huevos y esperma.

En la Figura 1.1 se encuentran representados de forma gráfica los supuestos del modelo en un parche de *A. palmata*.

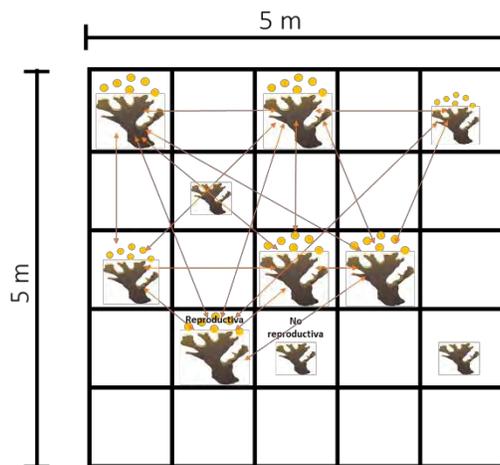


Figura 1.1 Parche hipotético de *A. palmata*. Todas las colonias se distribuyen de forma aleatoria dentro del área de 25 m², solo una colonia por m². Las colonias pueden ser reproductivas o no reproductivas de acuerdo a su talla. Con flechas se representan todas las distancias entre colonias reproductivas y la oportunidad de encuentro de sus gametos.

Los parches de *A. palmata* se construyeron de la siguiente manera: aleatoriamente se asignó el número de colonias que conforman el parche y su ubicación dentro del área de 25 m² conforme a la representación de la Figura 1.1 y siguiendo los supuestos ya mencionados. También de forma aleatoria, se asignó a cada colonia una talla entre 1-100 cm. Con base en la información existente sobre la fecundidad de *A. palmata*, la producción máxima de huevos y probabilidad de producción de éstos (Padilla 1996; Banaszak & Álvarez-Filip 2014), se agrupó a las colonias en 4 clases de talla, para cada una de las cuales se conoce su fecundidad (Tabla 1). Los datos de Padilla (1996) fueron obtenidos a partir de observaciones de fragmentos de tejido provenientes de colonias en cada clase de talla, mientras que los datos que reportan Banaszak & Álvarez-Filip (2014) fueron obtenidos a partir de observaciones hechas directamente en campo.

Tabla 1.1 Producción de huevos en *Acropora palmata* de acuerdo a la talla de las colonias.

PRODUCCIÓN DE HUEVOS		
TALLA (cm)	NÚMERO MÁXIMO DE HUEVOS (Padilla, 1996)	PROBABILIDAD (Banaszak & Álvarez Filip, 2014)
0-25	0	0
26-50	4,212	0.08
51-75	205,647	0.38
76-100	1,055,472	0.54

Considerando que no todas las colonias que pertenecen a la misma clase tienen la misma probabilidad de producción de huevos se hizo un ajuste basado en los datos de Banaszak & Álvarez-Filip (2014) y se determinó la probabilidad específica en función de la talla de la colonia con base en una regresión lineal y la ecuación resultante de ésta ($y=0.0076x - 0.1345$) (Figura 1.2). Se calculó el número de huevos que cada colonia produce con la siguiente ecuación:

$$\text{número de huevos} = \text{número máximo de huevos} * \text{probabilidad específica}$$

La producción total de huevos dentro de un parche se obtuvo sumando el número de huevos que producen todas las colonias que conforman un parche en particular.

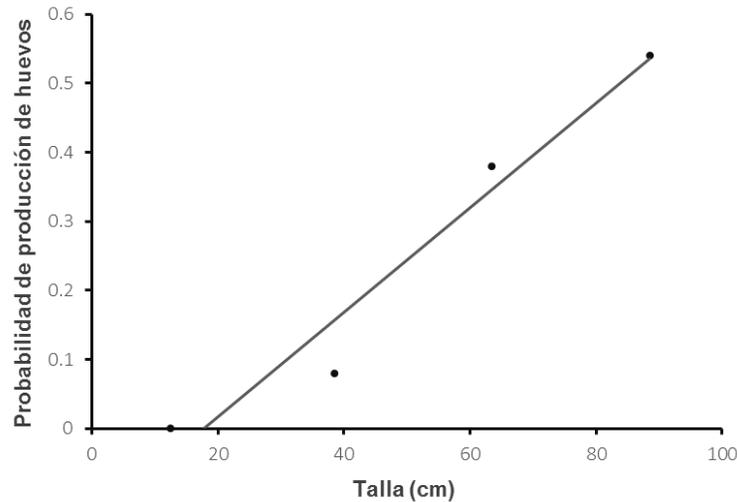


Figura 1.2 Probabilidad específica de producción de huevos en función de la talla de la colonia, para colonias de *A. palmata* en el Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos. Datos de Banaszak & Álvarez-Filip (2014) ($y=0.0076x - 0.1345$, $R^2=0.9549$; $p=0.02$).

Para conocer la distancia entre colonias reproductivas se elaboró una matriz de distancias, construida a partir de la representación en un esquema del número máximo de colonias que puede existir en un parche (25) y midiendo la distancia entre cada par de colonias (300 distancias). Dentro de cada parche hipotético de *A. palmata*, con base en la ubicación de cada colonia, se determinó la distancia entre cada par de colonias a partir de la matriz previamente elaborada y se obtuvo un promedio de todas las distancias entre todos los posibles pares de colonias de un mismo parche. Para cada parche, con base en el promedio de distancias obtenido, se calculó la proximidad entre las colonias reproductivas que lo conforman. Este valor de proximidad representa la relación inversamente proporcional entre la distancia promedio de todos los pares de colonias del parche y la oportunidad de encuentro de sus gametos. Los valores de proximidad pudieron encontrarse entre 0.03 y 1 (representando la distancia promedio máxima y mínima entre colonias, respectivamente) y se calcularon de la siguiente manera: $Proximidad = \frac{1}{distancia\ promedio^2}$

El potencial de fertilización de cada parche fue calculado como:

$$Potencial\ de\ fertilización = producción\ total\ de\ huevos * proximidad$$

Todos los cálculos del modelo, así como la matriz de distancias y la representación esquemática de cada parche de *A. palmata* se hicieron en Excel versión 16 para Windows. Con base en estos cálculos se hicieron 1,000 iteraciones del modelo, correspondientes a 1,000 parches hipotéticos. Para cada uno se obtuvo el número total de colonias, número de colonias reproductivas, ubicación de las colonias dentro del parche, densidad, talla promedio de las colonias, producción total de huevos, distancia promedio entre colonias, proximidad y el número de huevos con potencial de fertilización.

1.3.1 Análisis estadístico

Se evaluó la relación entre el potencial de fertilización y la densidad, talla promedio, distancia y proximidad de los 1,000 parches obtenidos. Dado que el potencial de fertilización fue calculado con base en información correspondiente a estas cuatro variables, se asume que existe una autocorrelación con cada una de ellas. Sin embargo, las 1,000 iteraciones realizadas en este modelo representan una diversidad de combinaciones aleatorias de talla promedio, densidad, distancia y proximidad. Por ello, se evaluó cuál de las cuatro variables, al estar integrada con las otras tres variables, tiene mayor relación con el potencial de fertilización y puede ser considerada un buen predictor de éste. Se generaron modelos de regresión lineal, potencial, exponencial y logarítmicos para cada una de las cuatro variables y se buscó el modelo con el mejor ajuste (R^2). También se generó un modelo de regresión lineal múltiple en el cual solo se incorporaron tres variables: talla promedio, densidad y proximidad; la distancia promedio fue omitida en este modelo múltiple debido a la alta correlación que ésta presenta en las 1,000 iteraciones con la proximidad. Se determinó el tamaño del efecto de cada variable en el modelo lineal múltiple y los resultados se compararon con el modelo que presentó mejor ajuste individualmente para cada variable. Los análisis estadísticos fueron hechos con Excel versión 16 para Windows y con el programa R versión 3.2.2 (2015).

1.3.2 Potencial de fertilización de poblaciones naturales

Para estimar la producción larval de una población natural a partir de su potencial de fertilización se emplearon los resultados obtenidos con el análisis estadístico ya mencionado. Se identificó la variable que mayor relación tiene con el potencial de fertilización dentro del modelo de regresión lineal múltiple y usando la ecuación de regresión lineal individual para esta variable, se calculó el potencial de fertilización de poblaciones que conforman parches arrecifales ubicados dentro del Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos (PNAPM).

La selección de parches y arrecifes para hacer el cálculo del potencial de fertilización se hizo con base en el estudio de Banaszak & Álvarez-Filip (2014), en el cual se reporta la ubicación y tamaño de todos los parches arrecifales de *Acropora palmata* dentro del PNAPM, la densidad de colonias en cada parche y, la talla y estado de salud de las colonias que los componen. Se eligieron 42 parches situados dentro de 4 arrecifes: Limones, Tanchacté, Picudas y Bonanza. Los tres primeros fueron considerados por Banaszak & Álvarez-Filip (2014) como sitios críticos para la conservación de *A. palmata* debido a que albergan parches con poblaciones abundantes y saludables, y en particular, el arrecife Limones fue propuesto por Rodríguez-Martínez et al. (2014) como un sitio prioritario para la conservación de esta especie debido a que es el arrecife con mayor densidad de colonias vivas de *A. palmata* y mayor cobertura de coral dentro del PNAPM. El arrecife Bonanza fue

elegido por ser un sitio de alta fragilidad debido a la escasez de colonias de *A. palmata*, baja cobertura de coral y alta cobertura de macroalgas (Banaszak & Álvarez-Filip 2014).

Para cada parche se estimó el potencial de fertilización con base en la variable que mayor efecto tuvo en el modelo de regresión lineal múltiple, empleando la ecuación del modelo de regresión lineal del potencial de fertilización en función de esta variable. Se ajustó el valor del potencial de fertilización al área que ocupa el parche, multiplicando el valor obtenido de la sustitución de datos en la ecuación, por el área específica del parche (m²). Con la suma del potencial de fertilización de todos los parches se determinó el potencial de fertilización de todo el arrecife. Esta información fue empleada para la elaboración de mapas de los cuatro arrecifes y sus respectivos parches; en los mapas se indica la talla promedio de las colonias que conforman los parches y el potencial de fertilización de cada parche y arrecife.

1.4 RESULTADOS

De las 1,000 iteraciones del modelo, la densidad varió entre 0.2 y 0.8 colonias/m², la talla promedio de sus colonias entre 29.5 y 77.7 cm, la distancia entre 1.8 y 3.6 m, y la proximidad entre 0.07 y 0.29 m. Tres de estas cuatro variables presentaron una relación positiva con el potencial de fertilización y el modelo de regresión con mejor ajuste para éstas fue aquél con la función potencial: talla promedio ($y=5.8431x^{2.725}$, $R^2=0.4569$, $p<0.05$), densidad ($y=608658x^{1.3072}$, $R^2=0.156$, $p<0.05$) y proximidad ($y=1,936,774.64x^{1.07}$, $R^2=0.1$, $p<0.05$). Solo la distancia promedio presentó una relación negativa con el potencial de fertilización y el mejor ajuste de este modelo fue obtenido con la función potencial ($936,774.64x^{-2.14}$, $R^2=0.1$, $p<0.05$) (Figura 1.3). De las cuatro variables, la talla promedio fue la que presentó el mayor coeficiente de determinación. Cabe destacar que con los modelos de regresión lineal que se probaron para evaluar la relación entre el potencial de fertilización y la talla promedio, densidad, distancia promedio y proximidad, se obtuvieron coeficientes de determinación poco más bajos que aquellos obtenidos con el modelo potencial. Por ello, se empleó el modelo de regresión lineal múltiple para identificar la variable que mayor efecto tiene sobre el potencial de fertilización. Se identificó a la talla promedio como la variable que mayor efecto tiene sobre el potencial de fertilización (58.28%), seguido por la densidad (33,66%) y la proximidad (32.84%) (Figura 1.4).

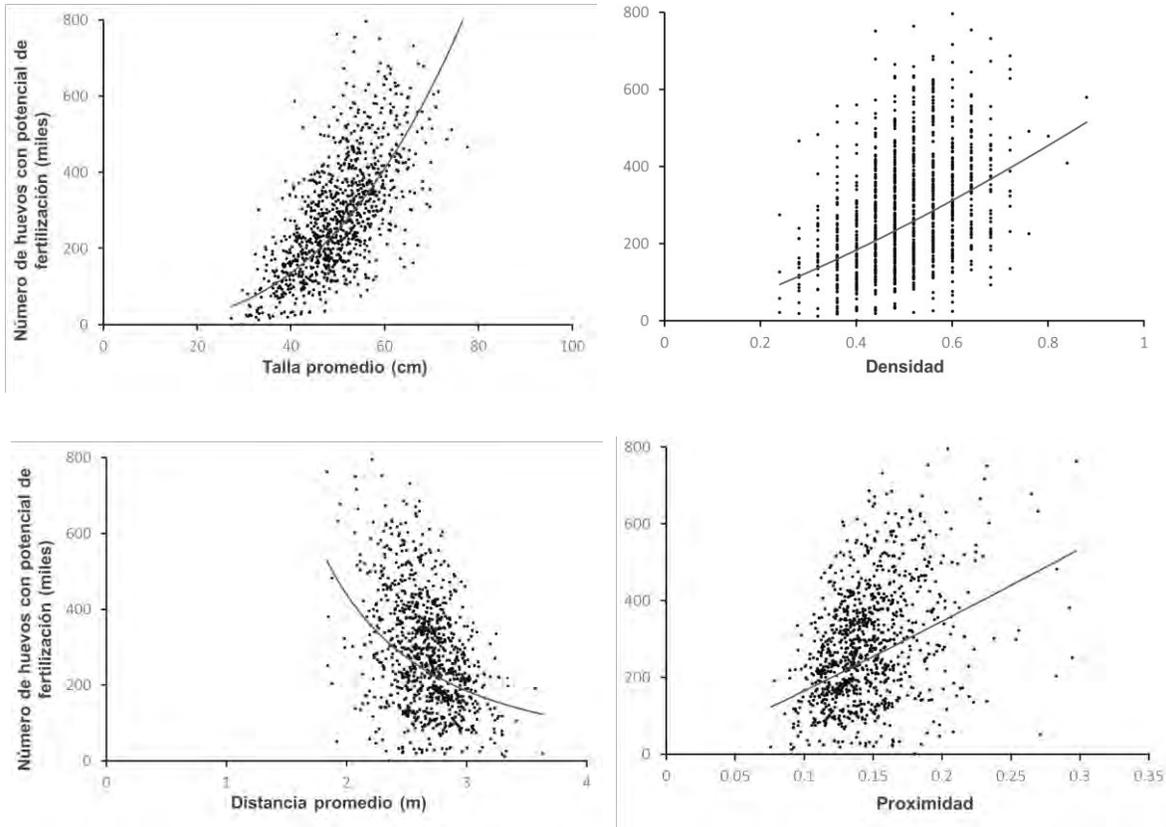


Figura 1.3 Relación entre el potencial de fertilización y talla promedio, densidad, distancia promedio y proximidad. Los datos en las gráficas representan las 1,000 iteraciones generadas con el modelo. Se presenta el mejor modelo para cada variable, que fue el potencial.

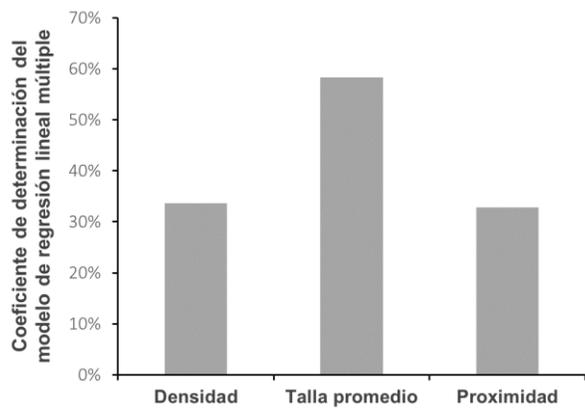


Figura 1.4 Tamaño del efecto de la densidad, talla promedio y proximidad, en el potencial de fertilización, dentro de un modelo de regresión lineal múltiple. Las barras indican el coeficiente de determinación de cada una de las variables en el modelo.

1.4.1 Potencial de fertilización de poblaciones naturales

Se obtuvo la producción máxima de huevos y así el potencial de fertilización de 42 parches arrecifales de *Acropora palmata* dentro del PNAPM (Figura 1.5), con base en la variable que mostró mayor efecto en el potencial de fertilización: la talla promedio de las colonias que conforman cada parche (potencial de fertilización= $5.843x^{2.725}$; donde x=talla promedio). De acuerdo a los resultados obtenidos del modelo y su aplicación en los arrecifes seleccionados, el mayor potencial de fertilización de *A. palmata* se da en Limones. Éste es el arrecife con mayor número de parches de *A. palmata* y la mayoría de ellos están compuestos por colonias reproductivas de tallas entre 76 y 100 cm, altamente fecundas y que contribuyen a un elevado potencial de fertilización. El arrecife con el menor potencial de fertilización fue Bonanza ya que éste alberga solo 4 parches; 1 de ellos posee colonias no reproductivas mientras que los otros 3 están conformados por colonias de tallas reproductivas menores a 78 cm. El arrecife Tanchacté presentó un potencial de fertilización menor que el de Limones, sin embargo, la mayoría de sus parches se encuentran compuestos por colonias reproductivas con talla mayor a los 50 cm y solo 2 de los 17 parches tienen colonias no reproductivas. Picudas, es un arrecife pequeño que está formado por parches con colonias menores a los 75 cm y solo 1 de sus 7 parches se considera no reproductivo, debido a que las colonias que lo forman son menores a los 25 cm. Aún con ello, su potencial de fertilización es dos veces mayor que el de Bonanza y es casi la mitad del potencial de fertilización que posee Tanchacté. De los cuatro arrecifes evaluados, solo dos de ellos presentan parches con colonias de talla promedio mayor a los 100 cm: Limones y Tanchacté, y estos parches se caracterizan por ocupar un área menor a los 1000 m². Bonanza, Tanchacté y Picudas presentan al menos un parche de colonias con talla no reproductiva, mientras que Limones es el único arrecife en el que no existe un parche con colonias de talla no reproductiva (< 25cm).

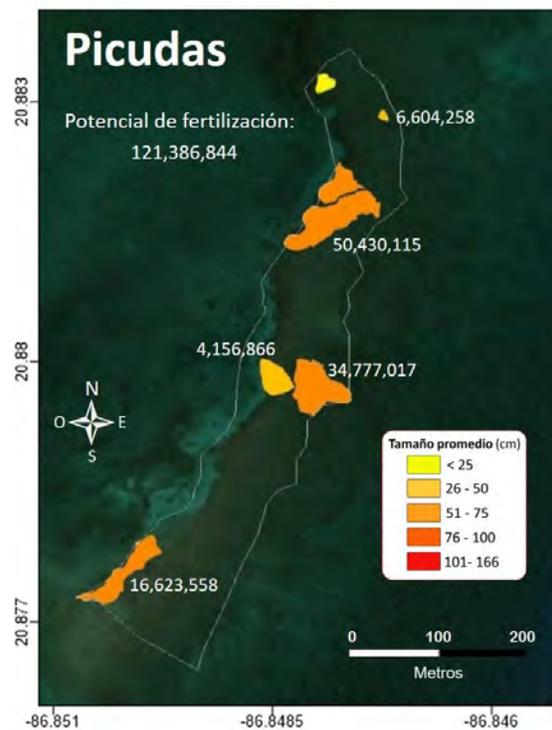
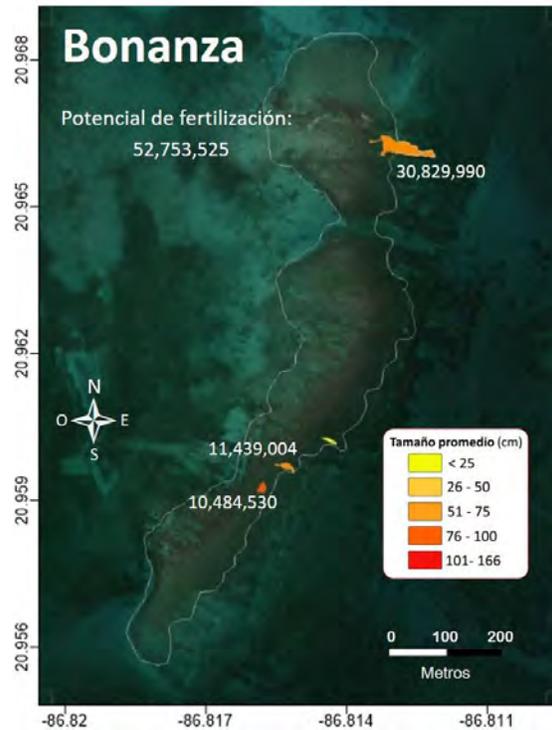
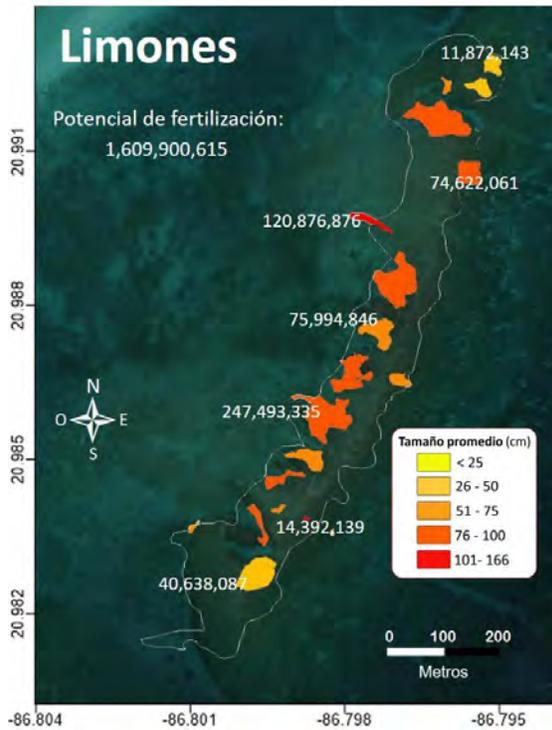


Figura 1.5 Potencial de fertilización de cuatro arrecifes en el Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos y de los parches dentro de éstos, calculado con base en la talla promedio de las colonias que los conforman: $y=5.8431x^{2.725}$, donde y =potencial de fertilización y x =talla promedio de las colonias.

1.5 DISCUSIÓN

Determinar el potencial de fertilización de *Acropora palmata* con base en los factores que favorecen la producción, encuentro y fertilización de gametos, permite hacer inferencias sobre el proceso producción larval. De acuerdo con los resultados del modelo teórico, el mejor predictor del potencial de fertilización de un parche de *A. palmata* es la talla promedio de las colonias que lo conforman. Sin embargo, la densidad de colonias y proximidad también se relacionan de forma positiva con el potencial de fertilización, mientras que la distancia promedio entre colonias reproductivas se relaciona con éste de forma negativa. Determinar el potencial de fertilización de una población natural con base en la talla promedio de sus colonias es relativamente sencillo ya que requiere de información que se puede tomar en campo y no implica la extracción ni la manipulación de muestras de tejido. Esta información puede ser obtenida de los programas de monitoreo que existen para algunas áreas naturales protegidas del mar Caribe, como el Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos (Almazán 2013; Banaszak & Álvarez-Filip 2014), y con base en los datos que se tienen sobre las tallas de las colonias de *A. palmata*, es factible estimar la producción máxima de huevos y el potencial de fertilización de sus poblaciones.

El modelo teórico desarrollado mostró que la talla promedio de las colonias es un buen predictor del potencial de fertilización de un parche de *A. palmata*. La producción y liberación de gametos en especies liberadoras de gametos ocurre solamente en colonias de talla grande (Babcock 1991), y se ha encontrado una relación lineal positiva entre la fecundidad y la talla de sus pólipos y colonias (Hall & Hughes 1996; Sakai 1998; Nozawa & Lin 2014), sin vincularla forzosamente a la edad del tejido. En *A. palmata* y *A. cervicornis* la fecundidad está ligada exclusivamente a la talla de la colonia y no a la madurez del tejido que la conforma ya que se ha encontrado que colonias de talla pequeña, producto de la fragmentación de una colonia sexualmente madura, son incapaces de producir gametos (Szmant 1986; Babcock 1991; Lirman 2000). En especies del Indo-Pacífico como *A. hyacinthus*, *A. japonica* y *A. solitaryensis* se ha observado también un aumento de la fecundidad a nivel de pólipo en relación a la talla de las colonias (Nozawa & Lin 2014). Existe la hipótesis de que la relación entre fecundidad y talla se debe a que las colonias pequeñas, expuestas a mayor riesgo de mortalidad, tienen una mayor inversión energética en el crecimiento y solo hasta que alcanzan la ‘talla segura’ en la que se reduce el riesgo de mortalidad (Szmant 1986; Hall & Hughes 1996; Vermeij & Sandin 2008), comienza su inversión energética en la reproducción y ésta aumenta a medida que crece la colonia. Es por ello que la capacidad reproductiva de una colonia puede desaparecer si ésta sufre de mortalidad o fragmentación que la alejan de la talla segura, la cual es especie-específica (Richmond 1997; Kojis & Quinn 1985). No obstante, se ha reportado también que colonias de *A. palmata* de talla grande y fecundas en ocasiones no liberan los gametos que producen, o bien, que aun cuando la talla de una colonia sugiera fecundidad, ésta puede no producir gametos (Banaszak & Álvarez-Filip 2014). Lo anterior sugiere que existen otros factores,

inherentes a la colonia o externos, además de la talla, que determinan la producción y liberación de gametos, afectando así, el potencial de fertilización.

La producción de gametos es fundamental en el proceso de reproducción sexual coralina, sin embargo, el potencial de fertilización no solo depende de la producción de gametos sino de la oportunidad de encuentro que éstos tengan (Szmant 1986). En este modelo se evaluaron tres variables que en conjunto representan la oportunidad de encuentro de gametos: densidad, distancia promedio y proximidad entre colonias reproductivas, sin embargo, de estas tres, la densidad fue la variable que mayor relación presentó con el potencial de fertilización. Este resultado concuerda con estudios previos. Claerebout (1999) desarrolló un modelo de simulación generalizado para invertebrados liberadores de gametos y observó que la fertilización aumenta de forma lineal con la densidad poblacional, y de forma no lineal con la agregación espacial de los individuos de la población; además, sugiere que existe un punto óptimo de talla y densidad que en conjunto conducen a la máxima tasa de fertilización. Algunos experimentos con otros grupos de invertebrados que liberan gametos, como el abulón y ciertas especies de erizos, también sugieren que el éxito de fertilización se encuentra en función de la densidad poblacional y proximidad entre individuos reproductivos (Levitan 1991, 2004, 2005; Zhang 2008; Lundquist & Botsford 2004, 2011; Coates & Hovel 2014). En poblaciones con densidad baja, que tienen una baja producción y/o baja concentración de gametos, el éxito reproductivo está limitado debido a un efecto Allee (Stephens & Sutherland 1999), sin embargo, la elevada producción de gametos, una alta densidad poblacional y la agregación espacial de los individuos reproductivos, también pueden tener un efecto negativo en la reproducción (Levitan 1991; Zhang 2008). En corales la proximidad entre colonias favorece tanto el encuentro de gametos como la cohesión entre ellos, sin embargo, puede implicar ciertas desventajas cuando se trata de especies como *A. palmata* cuya principal forma de reproducción es asexual por fragmentación (Lirman 2003; Baums 2008). Para esta especie es altamente probable que las colonias cercanas entre sí y que conforman una población sean producto de la fragmentación y pertenezcan al mismo genotipo, lo cual implica una baja diversidad genotípica que conduce a la reducción del potencial de fertilización (Baums et al. 2006).

El éxito reproductivo de especies liberadoras de gametos en ambientes naturales depende de la distribución, abundancia y estado de salud de sus adultos, la producción de gametos en torno a ello, así como los patrones de flujo de agua que transportan, mezclan y diluyen los gametos (Levitan 2005). El modelo desarrollado permitió calcular el potencial de fertilización en parches de *A. palmata* con base en datos sobre la fecundidad asociada a la talla y proximidad entre colonias reproductivas. Sin embargo, una estimación más precisa del potencial de fertilización requiere la incorporación de parámetros que en este modelo no fueron incluidos debido a limitantes del programa en que fue desarrollado. Entre los parámetros que consideramos conveniente añadir al presente modelo se encuentran el

estado de salud de las colonias: grado de mortalidad y enfermedad; composición genotípica de las colonias que conforman los parches y patrones del movimiento del agua.

La fecundidad en *A. palmata* está ligada a la talla, sin embargo, ésta varía de acuerdo al estado de salud en que se encuentran las colonias reproductivas (Kojis & Quinn 1985). Se ha observado que aquellas colonias que presentan algún tipo de daño como mortalidad parcial, enfermedad e incluso fragmentación, son incapaces de producir gametos independientemente de su talla (Lirman 2000). Esto sugiere que las colonias dañadas enfocan preferencialmente su energía a la estabilización, reparación de lesiones y al crecimiento; y solo hasta que la colonia ha mejorado su salud, se reanuda la inversión energética en la reproducción (Hall & Hughes 1996; Lirman 2000). Las enfermedades son consideradas la causa más frecuente de mortalidad y pérdida de tejido en colonias de *A. palmata*, lo cual no solo conduce a la supresión reproductiva, sino que también altera la dinámica poblacional al limitar el reclutamiento coralino (Ward et al. 2006). Lo anterior resalta el papel que juega el estado de salud de los corales en su fecundidad y la relevancia de anexar esta información al modelo.

En especies como *A. palmata*, que requieren de entrecruzamiento, la baja diversidad genotípica conduce a una disminución en su potencial reproductivo. En ambientes naturales es muy probable que las poblaciones de *A. palmata* estén compuestas por un número bajo de genotipos debido a su alta tasa de reproducción asexual (Baums et al. 2006, 2013) lo cual conduce a la incompatibilidad en la fertilización de sus gametos y disminuye el éxito de fertilización (Baums et al. 2005; Fogarty et al. 2012). En este modelo se asumió que todas las colonias que conforman un parche arrecifal son genets distintos, lo cual conduce a hacer una sobreestimación del número de huevos con potencial de fertilización para cada parche, ya que de forma natural las poblaciones presentan cierta clonalidad. Además, el grado de clonalidad varía de acuerdo al tipo de ambiente en que habitan las poblaciones: en ambientes con baja intensidad del oleaje se ha encontrado una mayor clonalidad, mientras que en ambientes con mayor intensidad del oleaje se ha reportado una mayor diversidad clonal (Gómez Campo 2015). Por ello, una mejor aproximación del potencial de fertilización podría lograrse mediante la incorporación al modelo de datos sobre la diversidad genotípica de los parches arrecifales. En el mismo contexto, uno de los supuestos que tiene este modelo teórico es que los parches representan poblaciones cerradas, sin embargo, se ha reportado que en el Caribe las poblaciones naturales de *A. palmata* son abiertas y existe conectividad genética entre ellas (Baums et al. 2005; Gómez Campo 2015), lo que realza la importancia de incluir estos datos en versiones posteriores del modelo.

El movimiento de las masas de agua es un determinante del potencial de fertilización en especies que liberan gametos (Denny & Shibata 1989; Crimaldi & Browning 2004). Después de ser expulsados, los gametos de los corales liberadores llegan a la superficie en donde se agrupan y son altamente dependientes del flujo de agua para mantenerse unidos,

mezclarse y desplazarse (Heyward & Babcock 1986; Denny & Shibata 1989). El transporte de gametos en medio acuoso puede considerarse aleatorio y resulta ventajoso ya que conduce al encuentro de huevos y espermatozoides de organismos sésiles, que bien pueden pertenecer a una sola población, o a poblaciones distantes, por lo que favorece también la conectividad genética entre ellas (Zhang 2008; Moláček et al. 2012). Sin embargo, la turbulencia y la velocidad del flujo de agua modifican también la concentración de huevos y espermatozoides, y en presencia de alta turbulencia el potencial de fertilización puede verse afectado debido a la dilución y dispersión de los gametos (Denny & Shibata 1989; Levitan 1991; Lundquist & Botsford 2004). Además, el movimiento de agua también determina el tiempo de mezcla de huevos y espermatozoides provenientes de colonias distintas, lo cual influye en las barreras de auto-fertilización y entrecruzamiento que presenta cada especie coralina (Richmond 1997; Heyward & Babcock 1986). El modelo teórico que se desarrolló no incluye patrones del flujo de agua, no obstante, en ambientes naturales las poblaciones de *A. palmata* dependen de éste para su reproducción sexual, por lo que incorporar esta información al modelo sería útil para un pronóstico más adecuado del encuentro de gametos provenientes de uno o varios parches arrecifales, el tiempo de cohesión, desplazamiento y concentración de ellos en superficie. Se ha demostrado que en especies liberadoras el éxito de fertilización se relaciona estrechamente con la concentración de gametos y modelos previos sugieren que existen puntos óptimos de concentración en los que éste ocurre. Las concentraciones bajas de espermatozoides, que son consecuencia de una alta turbulencia y de un efecto Allee, limitan la fertilización, al igual que las concentraciones muy altas, que exponen a los huevos a una saturación de espermatozoides y que conducen a conflictos de selección sexual. Solo en concentraciones intermedias de estos dos puntos, la fertilización puede llevarse a cabo con éxito (Levitan 2004; Lundquist & Botsford 2004; Levitan 1998).

Con base en el cálculo del número de huevos que tienen oportunidad de ser fertilizados dentro de una población se puede inferir su producción larval y de reclutas sexuales. De esta forma, al aplicar los resultados de este modelo teórico a algunas poblaciones de *A. palmata* dentro del Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos se puede estimar el potencial de reproducción sexual que tiene cada uno de sus parches y arrecifes. De los cuatro arrecifes analizados, Limones mostró el mayor potencial reproductivo. Éste alberga un número elevado de parches y la mayoría de ellos tienen un alto potencial de fertilización, a diferencia de Bonanza, que fue identificado como el arrecife con menor potencial reproductivo debido a que alberga pocos parches arrecifales y éstos se encuentran compuestos por colonias de talla mediana. Consideramos indispensable hacer el cálculo del número de huevos que tienen oportunidad de ser fertilizados dentro de un parche, no solo con base en características propias de las colonias, sino considerando también el área que ocupa el parche. En Limones, por ejemplo, se encontró un alto potencial de fertilización para parches con colonias de talla mayor a los 100 cm, sin embargo, existen parches que aun cuando se encuentran conformados por colonias reproductivas de talla menor a 100

cm, tienen una mayor aportación al potencial reproductivo que los primeros, debido a que el área que ocupan es mayor. Además, la cantidad de parches arrecifales, su ubicación y la cercanía entre ellos son aspectos importantes que permiten calcular y representar mejor el potencial reproductivo total de un arrecife. Para Tanchacté se calculó un potencial de fertilización dos veces mayor que para Picudas, sin embargo, los parches arrecifales que componen a Tanchacté se encuentran más lejanos unos de otros, a diferencia de los parches en Picudas, que se encuentran más próximos entre sí. De acuerdo a modelos previos (Claereboudt 1999; Levitan 2004) la proximidad permite el encuentro de gametos y en condiciones naturales, la fertilización es favorecida por la conectividad entre individuos reproductivos, así como entre poblaciones (Fogarty et al. 2012). Para *A. palmata*, que es una especie que requiere de entrecruzamiento en el proceso de reproducción sexual, la conectividad entre parches y arrecifes es sumamente importante.

La ausencia en este modelo de algunos de los parámetros que determinan la fertilización, tales como el estado de salud de las colonias (mortalidad y/o enfermedad), la composición genotípica de las colonias que conforman los parches y patrones del movimiento de las masas de agua, puede conducir a una sobreestimación del número de huevos con potencial de ser fertilizados, y, por ende, del número de reclutas sexuales que se producen. Conocer los patrones de flujo de agua, además de favorecer un cálculo más preciso del potencial de fertilización, podría permitir una mejor comprensión del desplazamiento de las larvas, así como la identificación de los sitios en que éstas pueden asentarse, ya que en especies que liberan gametos es común que las larvas no sean retenidas dentro del mismo arrecife donde se produjeron debido a los patrones de dispersión que siguen con el movimiento del agua, aunado a otros factores que determinan su asentamiento (Hughes et al. 2000; Ritson-Williams et al. 2014). De acuerdo a los cálculos del modelo, es posible que dentro del arrecife Limones la alta densidad de colonias de *A. palmata* y talla grande de las mismas conduzca a la producción de un número elevado de larvas, sin embargo, éstas pueden no estar asentándose dentro del mismo arrecife. Esta idea permitiría explicar porque en el arrecife Bonanza, aun cuando sus colonias parecen ser fecundas y los resultados dan el indicio de una producción larval, sus parches arrecifales se mantienen con baja densidad y baja cobertura de *A. palmata* (Banaszak & Álvarez-Filip 2014).

Los parámetros que contribuyen y favorecen el reclutamiento sexual de *A. palmata*, comenzando desde la producción larval, deben ser estudiados más a detalle cuando se trata de estrategias de conservación. Evaluar en campo todos los factores que de forma natural conducen al potencial de fertilización de *A. palmata* es un gran reto, por lo que una buena aproximación de éste se logra mediante el desarrollo de modelos teóricos y de simulación, los cuales deben ser suficientemente robustos para representar adecuadamente esta etapa del reclutamiento sexual. Una de las estrategias que podría conducir al crecimiento y recuperación de las poblaciones de *A. palmata* a través del reclutamiento sexual es la identificación de sitios con un elevado potencial de fertilización, que pueden considerarse

prioritarios para su conservación y ser incorporados dentro de Áreas Marinas Protegidas. Esto sin dejar de lado la importancia de considerar en el diseño de Áreas Protegidas, aspectos sobre la conectividad entre las poblaciones de *A. palmata*, ya que esto permite la preservación de su diversidad genotípica y es un importante promotor de la recuperación de esta especie (Baums 2008; Zhang 2008). Además, la conectividad y patrones de dispersión no solo influyen en la fertilización y la producción larval; también son factores importantes en las etapas de asentamiento larval y post-asentamiento (Sammarco & Andrews 1988; Carlon & Olson 1993; Baums et al. 2005; Jones et al. 2009).

CAPÍTULO 2

¿LA ABUNDANCIA DE JUVENILES DE CORAL ESTÁ RELACIONADA CON LA CALIDAD DE HÁBITAT DE UN ARRECIFE?

2.1 INTRODUCCIÓN

El reclutamiento sexual coralino, como un proceso que conduce al crecimiento poblacional a través de la adición de nuevos individuos, favorece la recuperación de las poblaciones de coral y de los arrecifes que han experimentado perturbaciones (Hughes & Tanner 2000; Doropoulos et al. 2012). Desde la etapa de asentamiento, que abarca el comportamiento larval y los eventos de mortalidad a los que son más susceptibles los reclutas que los adultos (Vermeij 2006; Arnold et al. 2010), el reclutamiento moldea la composición de las poblaciones y comunidades coralinas, su abundancia y su distribución espacial (Sammarco 1991; Vermeij 2005; Traçon et al. 2013). El reclutamiento coralino, en sus etapas de asentamiento y post-asentamiento, está regulado por factores del ambiente, entre los que se encuentran las características bióticas y abióticas del hábitat. Todos estos factores determinan el éxito en el reclutamiento, influyen en la abundancia y distribución de reclutas y juveniles, e incluso, pueden ser limitantes de este proceso (Ritson-Williams et al. 2009; Miller et al. 2000).

La calidad de hábitat se basa en la condición en que se encuentran los elementos que lo componen y la interacción entre sí (Tillin et al. 2008). La calidad de hábitat se determina desde el nivel poblacional, hasta el nivel de ecosistema y cuando ésta es buena favorece la salud del ecosistema (Wells 2003). La buena calidad del hábitat permite a un ecosistema mantener su estabilidad y sostenibilidad, es decir, le permite mantener su estructura y función a través del tiempo y con los disturbios que éste experimenta (Costanza & Mageau 1999; Tett et al. 2013). En un ecosistema arrecifal, la calidad del hábitat está determinada por componentes estructurales como la abundancia y proporción de componentes bénticos, principalmente de corales y macroalgas (Hughes & Tanner 2000; Gardner et al. 2003; Mumby et al. 2007; Álvarez-Filip et al. 2013; Côté et al. 2013; Perry et al. 2014; Roff et al. 2015), la complejidad estructural (Álvarez-Filip et al. 2009; Graham & Nash 2013), abundancia y biomasa de peces y herbívoros (Edmunds & Carpenter 2001; Kramer et al. 2015), la condición fisiológica de los corales (i.e. enfermedades y blanqueamiento) (Aronson & Precht 2001; Vega et al. 2014), la calidad del agua (De'ath & Fabricius 2010), entre otros.

De todos los componentes estructurales que determinan la calidad de hábitat en un arrecife, la composición de la comunidad béntica y del sustrato tienen una fuerte influencia en el asentamiento y supervivencia de juveniles coralinos (Ritson-Williams et al. 2009). La presencia en el bentos de algas coralinas incrustantes (CCA) favorece el reclutamiento ya que mediante señalización química, éstas atraen a las larvas de coral (Dixson et al. 2014), promueven su asentamiento y metamorfosis (Morse et al. 1988; Vermeij & Sandin 2008;

Tebben et al. 2015), y tienen un efecto sobre el crecimiento y supervivencia de los reclutas (Harrington et al. 2004; Price 2010; Ritson-Williams et al. 2010). Igualmente, la abundancia de colonias de coral tiene un efecto positivo en el asentamiento larval (Vermeij & Sandin 2008) y se ha sugerido que las larvas también son atraídas por la señalización química proveniente de ellas, en particular de corales adultos congénéricos y conespecíficos (Dixson et al. 2014). Por otra parte, se ha reportado que el asentamiento se ve afectado de forma negativa por componentes bénticos como los tapetes algales (Vermeij & Sandin 2008; Birrell et al. 2005) y las macroalgas, las cuales compiten con los reclutas por espacio en el bentos (Rogers et al. 1984; Hernández-Delgado et al. 2014), liberan compuestos que repelen a las larvas (Birrell et al. 2008; Gleason et al. 2009; Dixson et al. 2014) y limitan el crecimiento coralino (Lirman 2001). Las características del sustrato también influyen en el reclutamiento ya que el asentamiento se ve favorecido cuando existe espacio disponible en el bentos y en microhábitats complejos estructuralmente (Doropoulos 2016); la presencia de huecos y cavidades en el sustrato proporcionan microhábitats a los reclutas (Nozawa 2008) que los protegen de la depredación (Vermeij 2005; Arnold et al. 2010).

El éxito en el reclutamiento no solo se encuentra en función de la composición y características del bentos, sino también está determinado por las diferentes estrategias de historia de vida en la reproducción de los corales (Doropoulos et al. 2015). Los corales escleractíneos se clasifican en dos de acuerdo a su estrategia de reproducción sexual: en incubadores, aquellos que liberan esperma en la columna de agua y permiten que éste sea captado por la misma o por otra colonia conespecífica para la fertilización y desarrollo larval internos; y liberadores de gametos, que son aquellos que liberan simultáneamente huevos y esperma en la columna de agua, de forma que su fertilización y desarrollo larval ocurren externamente (Richmond & Hunter 1990; Harrison 2011). Las características específicas de ambas estrategias reproductivas marcan diferencias en el proceso de reclutamiento de ambos grupos: mientras que las especies incubadoras comienzan a reproducirse poco tiempo después de su asentamiento y desde tallas pequeñas, las especies que liberan gametos no producen gametos hasta mucho después del asentamiento, cuando han alcanzado tallas generalmente mayores que las de las incubadoras (Szmant 1986; Babcock 1991). Además, las especies incubadoras presentan varios ciclos reproductivos al año, mientras que aquellas que liberan gametos solo presentan uno (Szmant 1986). La dispersión y colonización del hábitat de ambos grupos también es distinta ya que las especies incubadoras tienden a asentarse en el ambiente parental debido a su corto tiempo de competencia larval (Sammarco & Andrews 1988), mientras que las liberadoras de gametos tienen mayor probabilidad de asentarse lejos de las colonias parentales debido a su amplia capacidad de dispersión (Babcock & Heyward 1986; Sammarco & Andrews 1988; Harriott & Banks 1995). Sin embargo, ambos tipos reproductivos pueden ser igualmente sensibles a las perturbaciones del hábitat y a los factores en éste que influyen en la composición de los ensamblajes coralinos (Doropoulos et al. 2015).

En las últimas tres décadas los arrecifes del Caribe han experimentado cambios en la estructura de sus comunidades y han pasado de una dominancia de corales escleractíneos a una dominancia de macroalgas (Hughes 1994; Edmunds & Carpenter 2001). Además, la cobertura viva de una de las principales especies constructoras de arrecife, *Acropora palmata*, ha disminuido en más del 80% (Gardner et al. 2003; Jackson et al. 2014). La recuperación de esta especie, que conduce a un aumento en la complejidad estructural y biodiversidad en los arrecifes (Álvarez-Filip et al. 2009), depende de su reclutamiento (Lirman 2000; Bruckner 2002; Williams et al. 2008). El reclutamiento asexual de *A. palmata*, por fragmentación, favorece la expansión de poblaciones locales mediante la producción de módulos genéticamente idénticos que pueden lograr la supervivencia del genotipo (Highsmith 1982; Lirman 2000). Sin embargo, la reproducción sexual permite la recombinación genética y conduce a la producción de nuevos genotipos, lo cual favorece la fertilización y a largo plazo puede aumentar la adecuación de la especie (Harrison 2011). No obstante, el reclutamiento sexual de *A. palmata* ha sido poco documentado (Kojis & Quinn 2001; Quinn & Kojis 2005; Williams et al. 2008). En las últimas tres décadas los estudios de reclutamiento han reportado una dominancia de reclutas de Agarícidos y Porítidos, aunado a una baja o nula abundancia de reclutas de constructores de arrecife como *Acropora* y *Montastrea* (Bak & Engel 1979; Rogers et al. 1984; Tomascik 1991; Harriott & Banks 1995; Kojis & Quinn 2001; Ruiz-Zárate & Arias-González 2004; Rodríguez-Zaragoza et al. 2012; Perera-Valderrama et al. 2016). Se ha sugerido que estas tasas de reclutamiento reflejan las diferencias entre tipos reproductivos y que debido a las ventajas que presentan los incubadores sobre los liberadores de gametos en el proceso de reclutamiento, las tasas de asentamiento de incubadores en el Caribe son mayores que la del otro tipo reproductivo (Bak & Engel 1979; Szmant 1986). Cabe mencionar que el rol ecológico que desempeñan los corales constructores de arrecife no puede ser sustituido por corales oportunistas como *Porites* y *Undaria*, además de que la integridad y funcionamiento del ecosistema arrecifal difícilmente puede mantenerse por medio del reclutamiento de éstos (Álvarez-Filip et al. 2013).

Dado que el reclutamiento de corales constructores de arrecife es crítico para la estabilidad y recuperación de los ecosistemas coralinos (Mumby & Steneck 2008; Ritson-Williams et al. 2009), y que existe una tendencia al aumento en el reclutamiento de corales oportunistas con estrategia reproductiva incubadora como *Porites* y *Undaria*, es fundamental identificar si la calidad del hábitat influye en esta tendencia. Además, resulta relevante determinar el efecto que tienen las diferentes historias de vida y estrategias reproductivas en el proceso de reclutamiento, y si éstas conducen patrones de reclutamiento. En este contexto, este trabajo evaluó la influencia de parámetros ambientales indicadores de la calidad del hábitat de un arrecife en el reclutamiento coralino a escala de parche arrecifal, así como la influencia de las estrategias reproductivas en el éxito del reclutamiento. Además, se buscó la relación entre abundancia, composición taxonómica, tipo reproductivo y distribución

espacial en las comunidades de juveniles y adultos dentro de parches arrecifales de *Acropora palmata*.

2.2 HIPÓTESIS

Dado que existe evidencia de que las larvas coralinas son atraídas por la señalización química proveniente de sitios con buena calidad de hábitat (i.e. alta cobertura de coral, baja cobertura de vegetación, presencia de CCA y alta complejidad estructural) (Gleason et al. 2009; Dixson et al. 2014), se esperó una mayor abundancia de juveniles de coral en sitios con buena calidad de hábitat como un reflejo de la preferencia larval por éstos. Además, debido a que se ha sugerido que las larvas de coral tienen preferencia de asentamiento en sitios con abundancia de corales adultos conespecíficos (Vermeij & Sandin 2008; Dixson et al. 2014), se esperó que la comunidad de juveniles y la comunidad de adultos presentaran composición taxonómica semejante, así como estrategia reproductiva similar (incubadora o liberadora de gametos), reflejándose también estas características en la distribución espacial de juveniles y de adultos.

2.3 OBJETIVO

Evaluar el efecto de la calidad de hábitat en la abundancia y distribución espacial de juveniles de coral, dentro de parches arrecifales de *Acropora palmata* ubicados en el Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos.

2.3.1 OBJETIVOS PARTICULARES

- Determinar la calidad de hábitat de distintos parches arrecifales de *Acropora palmata*, mediante la evaluación de la comunidad béntica y su complejidad estructural.
- Evaluar la comunidad de juveniles de coral dentro de cada parche, determinando identidad taxonómica, talla, probable sustrato sobre el que se encuentran asentados y distribución espacial.
- Determinar la composición de la comunidad de corales adultos en cada parche, determinando identidad taxonómica, talla y distribución espacial de las colonias.
- Evaluar la relación de la densidad de juveniles de coral con la cobertura de grupos bénticos y complejidad estructural para cada parche arrecifal.
- Evaluar la relación entre comunidades de juveniles de coral y corales adultos de acuerdo a su composición y tipo reproductivo (incubadores y liberadores de gametos).
- Determinar si la distribución espacial de juveniles presenta una relación con la distribución espacial de adultos con base en el grupo taxonómico al que pertenecen.

2.4 ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos (PNAPM) forma parte del Sistema Arrecifal Mesoamericano. Se extiende 21 km a lo largo de la costa del noreste de la península de Yucatán, en el estado de Quintana Roo, México y cubre un área de 9,066 hectáreas. Comprende un sistema arrecifal de barrera que se encuentra a 0.1-2.5 km de la costa (Rodríguez-Martínez 2008) y está conformado por 12 arrecifes (Instituto Nacional de Ecología, 2000). Dentro del PNAPM se ubica el arrecife Limones, que es considerado uno de los pocos sitios a nivel mundial con alta cobertura de *A. palmata* y que alberga poblaciones saludables de esta especie, razones por las cuales fue propuesto recientemente como un sitio prioritario para la conservación de *A. palmata* (Banaszak & Álvarez-Filip 2014; Rodríguez-Martínez et al. 2014) (Figura 2.1).

El Área Natural Protegida Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos fue declarada en 1988, como respuesta al incremento del desarrollo turístico que amenaza la sustentabilidad del arrecife con la expansión urbana (Rodríguez-Martínez 2008). Desde entonces, ha sido objeto de investigación y monitoreo por parte de instituciones académicas y de gobierno (Instituto Nacional de Ecología, 2000).

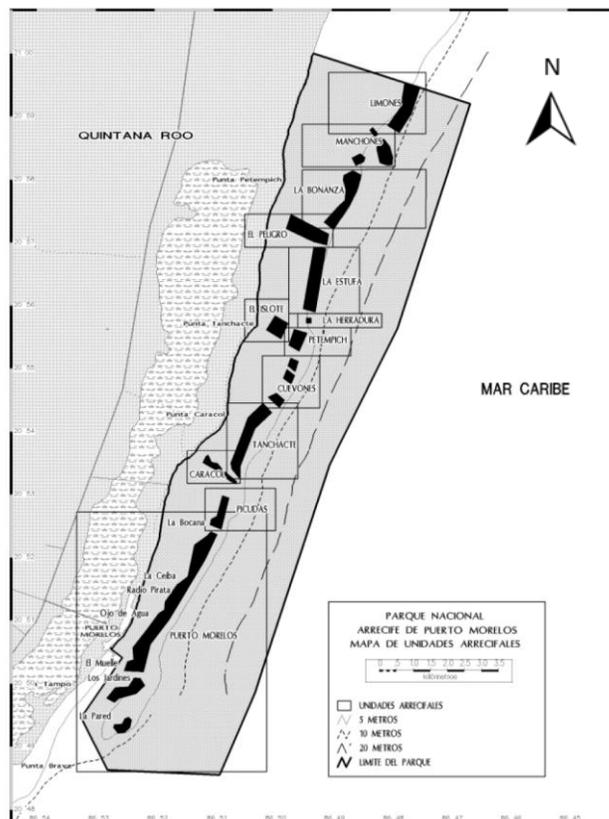


Figura 2.1 Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo. En el mapa se indican los polígonos de cada arrecife y su ubicación dentro del Parque (Instituto Nacional de Ecología, 2000).

2.5 MATERIAL Y MÉTODO

Se estableció un diseño de muestreo que permitió evaluar el efecto de la cobertura de grupos bénticos, la complejidad estructural y la composición de la comunidad de corales adultos (identidad taxonómica, tipo reproductivo y distribución espacial), en la abundancia y distribución espacial de juveniles de coral (<40 mm) en parches arrecifales de *Acropora palmata*.

2.5.1 Selección de parches

Para este estudio un parche de *A. palmata* representa una agrupación de colonias de coral adultas (> 4 cm) cercanas a una distancia máxima de 3m, formando un polígono de área similar (300- 580 m²) que se encuentra cercano a la cresta arrecifal, en la zona de mayor energía del oleaje y en profundidades de 1-4 m (Banaszak & Álvarez-Filip 2014). Se hizo una preselección de 20 parches con base en un estudio previo sobre el diagnóstico y estado de conservación de las poblaciones de *A. palmata* dentro del PNAPM (Banaszak & Álvarez-Filip 2014), el cual reporta la ubicación de todos los parches de *A. palmata* dentro del PNAPM, el área (m²) que abarcan, la cobertura de coral vivo (%) en cada uno, el estado de salud de las colonias que los conforman y la profundidad a la que se encuentran. Con observaciones en campo de los 20 parches preseleccionados, se eligieron solo 11 de éstos (Figura 2.2), los cuales representan un gradiente de condiciones de calidad del hábitat: desde parches con una alta complejidad estructural, compuestos por una alta cobertura de *A. palmata* y baja cobertura de macroalgas; hasta parches con baja complejidad estructural, baja cobertura de coral y una alta cobertura de macroalgas. La selección de parches se llevó a cabo del 1 de julio al 26 de agosto de 2015.

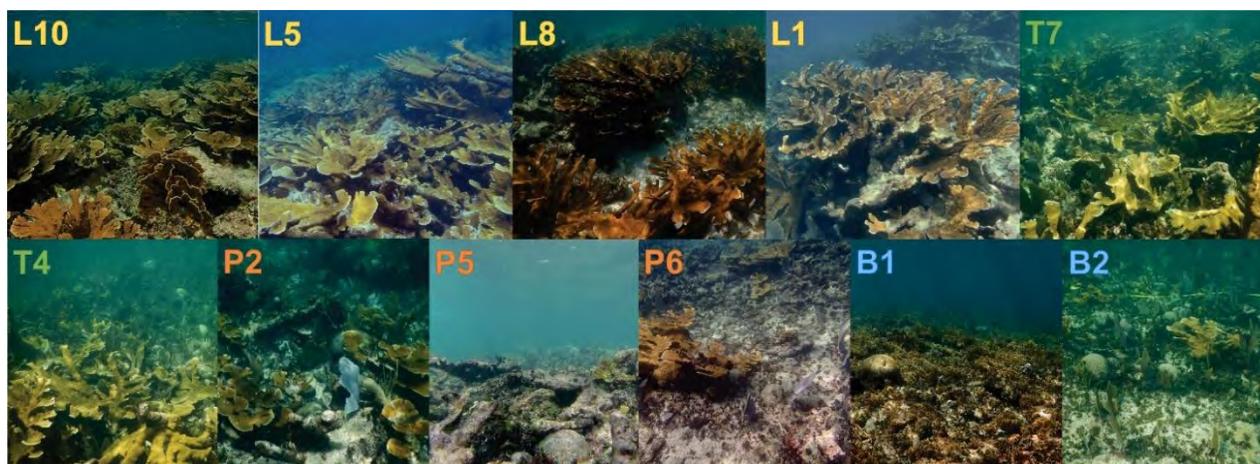


Figura 2.2 Parches arrecifales elegidos para el muestreo. Se muestra el gradiente de condiciones de calidad del hábitat de izquierda a derecha; la imagen en la esquina superior izquierda representa el parche con mayor cobertura de coral y la imagen de la esquina inferior derecha representa el parche arrecifal con menor cobertura de coral.

Etiquetas: L=Limonos, B=Bonanza, P=Picudas, T=Tanchacté.

Los parches fueron localizados dentro de 4 arrecifes, tres de los cuales fueron considerados por Banaszak y Álvarez-Filip (2014) como 'sitios críticos para la conservación de *A. palmata*' ya que albergan parches con poblaciones abundantes y saludables de *A. palmata*. Estos arrecifes son: Limones, la parte central del Arrecife Tanchacté y el arrecife Picudas. De éstos, Limones es el arrecife con parches de mayor densidad de colonias vivas de *A. palmata* dentro del PNAPM y mayor cobertura de coral, razón por la cual fue propuesto recientemente como un sitio prioritario para la conservación de esta especie (Rodríguez-Martínez et al. 2014). El cuarto arrecife dentro del que se hizo la selección de los parches es Bonanza, un sitio de alta fragilidad debido a su baja cobertura de coral, escasez de colonias de *A. palmata* y alta cobertura de macroalgas. La ubicación de los arrecifes dentro del PNAPM, de Norte a Sur, es: Limones – Bonanza – Tanchacté – Picudas. Se eligieron 2-3 parches por arrecife: 4 en Limones (L5, L8, L10 y L1), 2 en Bonanza (B1 y B2), 2 en Tanchacté (T7 y T4) y 3 en Picudas (P2, P5 y P6) (Figura 2.3).

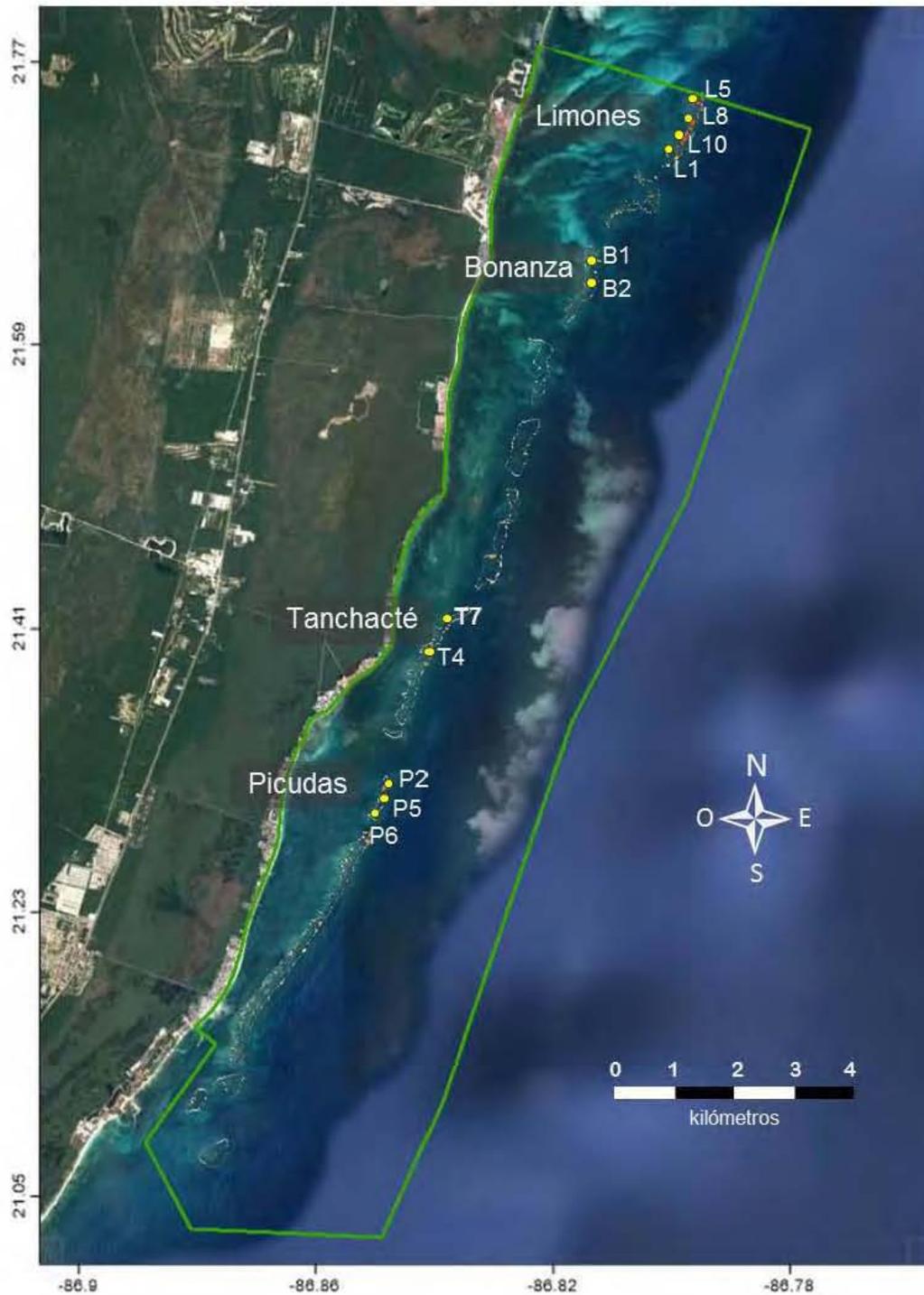


Figura 2.3 Arrecifes seleccionados y ubicación de los parches muestreados dentro de ellos. Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos. Google Earth, 2014.

2.5.2 Premuestreo

En este estudio, un juvenil se definió como una colonia con diámetro <4cm, con forma simétrica, asentada directamente sobre el sustrato y sin características aparentes de ser un fragmento producto del reclutamiento asexual, o de ser la porción de una colonia más grande con un elevado porcentaje de mortalidad (AGRRA 2010). Para el muestreo de juveniles se emplearon cuadrantes de PVC; se tomó como referencia la metodología AGRRA (2010) y se modificó el tamaño y número de los cuadrantes de acuerdo con los objetivos de este trabajo. Con un premuestreo, realizado del 1 de julio al 26 de agosto de 2015 en el arrecife Picudas (Figura 3), se determinó el tamaño y número de cuadrantes que se emplearían, así como el área que con éstos se muestrearía. Para ello se trazaron 7 polígonos de 4x4 m (16m²) y de 5x5 m (25m²), dentro de los cuales se colocaron 64, 32 y 16 cuadrantes de distintos tamaños (0.0625m², 0.25m² y 1m²), distribuidos de forma aleatoria. Se llevó a cabo la búsqueda de juveniles dentro de cada cuadrante y se calculó la densidad de juveniles/m² observados en cada una de las réplicas. Con un análisis de área-densidad, se determinó que el muestreo del 25% de un área mayor a 16m² permite la identificación de una densidad de juveniles muy cercana a la densidad de juveniles dentro del área total. Además, si para ello se emplean cuadrantes de 1m², el muestreo no solo adquiere practicidad, sino que permite evaluar la relación entre la abundancia de juveniles y la cobertura de grupos bentónicos en una escala más amplia que con los cuadrantes pequeños (Bak & Engel 1979; Rogers et al. 1984; Roff et al. 2015). El uso de cuadrantes de 1m² también permite estimar con mayor precisión la rugosidad total de un sitio (Willis et al. 2005) que cuando se emplean cuadrantes más pequeños, e incluso, permite evaluar mejor la relación entre la distribución espacial de juveniles y colonias adultas.

La determinación de la cobertura de grupos béticos se realizó a partir de fotografías de los mismos cuadrantes de 1m² seleccionados para la búsqueda de juveniles. Las categorías evaluadas fueron: coral, algas coralinas incrustantes (CCA), tapete algal (TA), tapete algal con sedimento (TAS), macroalgas pardas carnosas, macroalgas verdes calcáreas, macroalgas pardas calcáreas, macroalgas rojas calcáreas, tapete de cianobacterias, octocoral (Subclase Octocorallia, Orden Alcyonacea, excepto *Gorgonia* spp.), gorgonáceo (*Gorgonia* spp.), pasto e invertebrados que suelen sobrecrecer a los corales y competir por espacio con ellos (esponjas como *Cliona* spp. y *Chondrilla* spp., *Palythoa* spp., *Erythropodium briareum* y *Trididemnum solidum*). En cada fotografía se colocó un número determinado de puntos, distribuidos aleatoriamente y se registró la categoría bética sobre la cual se encontró cada uno de los puntos. Al final se sumó el número de puntos encontrados por cada categoría y se calculó el porcentaje de cobertura de cada una. Este método se considera adecuado, objetivo y preciso para la estimación de la cobertura del bentos (Bohnsack 1979). El número de puntos empleados por imagen fue determinado con base en un análisis previo de número de puntos-cobertura por categoría, en el que se emplearon 40, 80, 100, 120, 140, 180 y 200 puntos. Se analizaron seis fotografías, correspondientes a los fotocuantros de seis parches arrecifales con el mayor número de

categorías del bentos presentes (L8, P5, T7, L10 y B1), y con curvas de acumulación se determinó que a partir de 180 puntos se encuentra bien representado el porcentaje de cobertura para los 11 parches (Anexo 1).

2.5.3 Identificación de juveniles

Se muestrearon 11 parches de *A. palmata* del 4 de septiembre al 28 de octubre de 2015 (Figura 2). En cada parche se trazaron 5-9 transectos de 10m. de largo, de forma perpendicular a la costa, paralelos y distantes entre sí al menos por 4 metros. A lo largo de cada transecto se colocaron 5 cuadrantes de 1m², con una ubicación determinada previamente de forma aleatoria en un sistema de coordenadas (1-10, A-B). Dentro de cada cuadrante se hizo la búsqueda de juveniles, enfatizando la búsqueda en todas las cavidades o huecos del sustrato. Cada colonia juvenil se identificó a nivel de género (y especie, de ser posible) y se registró su diámetro máximo (cm), así como el cuadrante dentro del que fue encontrada. Con base en la literatura, se asignó el tipo reproductivo a cada colonia identificada. Se agrupó a *Porites* spp., *Undaria* spp., *Favia*, *Manicina* spp. y *Siderastrea radians* como taxa incubadoras; y a *Acropora* spp., *Pseudodiploria* spp., *Millepora* spp. y *Siderastrea siderea* como taxa liberadoras de gametos (Lozano-Cortés & Zapata 2015; Fadlallah 1983; Richmond & Hunter 1990; Smith 1992). Se registró el sustrato adyacente a los juveniles, asumiendo que éste sería el sustrato sobre el que realmente se encontraba asentado y para una mejor identificación del sustrato con el cual tenía contacto directo la base de la colonia, se removió ligeramente la cubierta algal, sedimento o tapete algal que rodeaba al juvenil. Las categorías de sustrato empleadas fueron: algas coralinas incrustantes (CCA), cascajo, coral muerto y laja.

2.5.4 Calidad del hábitat

Para estimar el porcentaje de cobertura en bentos se tomaron fotografías de los mismos cuadrantes de 1m² en los que se llevó a cabo la búsqueda de juveniles. Los fotocadrantes fueron analizados con el software Coral Point Count with Excel extensions V4.1 (CPCe) (Kohler y Gill, 2006), distribuyendo de forma completamente aleatoria 180 puntos dentro de cada imagen y asignando a cada punto una de las siguientes categorías: coral, algas coralinas incrustantes (CCA), tapete algal (TA), tapete algal con sedimento (TAS), macroalgas pardas carnosas, macroalgas verdes calcáreas, macroalgas pardas calcáreas, macroalgas rojas calcáreas, tapete de cianobacterias, octocoral (Subclase Octocorallia, Orden Alcyonacea, excepto *Gorgonia* spp.), gorgonáceo (*Gorgonia* spp.), pasto, invertebrados que suelen sobrecrecer a los corales y competir por espacio con ellos (esponjas como *Cliona* spp. y *Chondrilla* spp., *Palythoa* spp., *Erythropodium briareum* y *Trididemnum solidum*) y sustrato inerte. Se obtuvo un promedio del porcentaje de cobertura de cada categoría para cada parche arrecifal haciendo énfasis en el análisis de las categorías bentónicas que mayor interacción ecológica tienen con un juvenil: coral, macroalgas (macroalgas carnosas y calcáreas en conjunto, excepto, macroalgas rojas calcáreas), CCA, TA, TAS. En sitios donde las características de profundidad y de oleaje no

permitieron la captura de fotografías, se tomaron los datos de cobertura de grupos bentónicos de forma visual.

Dentro de cada cuadrante, se estimó también la rugosidad (R) con una cadena plomada. Se colocó un extremo de la cadena en una de las aristas del cuadrante y se trazó una línea recta hasta la arista opuesta, de forma perpendicular a ambas aristas y pasando por la zona del sustrato con mayor altura / elevación (Willis et al. 2005), haciendo énfasis en delinear con precisión el contorno del sustrato. El valor de la rugosidad fue calculado de la siguiente manera: $R = \frac{\text{longitud de la cadena (cm)}}{100 \text{ cm}}$

2.5.5 Comunidad de corales adultos

Para determinar la composición taxonómica, condición y distribución espacial de la comunidad de corales adultos dentro de cada parche, se muestrearon los mismos transectos de 10m ya mencionados. El área de muestreo para cada transecto fueron 20m² (10m de largo y 1m de ancho a cada lado del transecto). Se identificaron a nivel de especie todas las colonias adultas de coral (> 4cm) dentro de esta área. Se registró la talla de la colonia, que fue su diámetro máximo, en categorías con intervalos de 10cm, excepto la primera categoría (4-10, 10-20, 20-30, 30-40 y así sucesivamente). También se tomaron notas sobre la presencia de algún síndrome (e.g. White Band, White Pox o blanqueamiento) y porcentaje de mortalidad (reciente o antigua). Se determinó la ubicación espacial de cada colonia dentro del área muestreada para cada transecto, en los 20 cuadrantes de 1m², en un sistema de coordenadas 1-10 (a lo largo del transecto) y A-B (ubicación a cada lado del transecto). El criterio para considerar una colonia dentro de un cuadrante fue si más del 50% de la colonia se encontraba dentro de éste. En casos donde las colonias se encontraron sobre el límite de dos o más cuadrantes, se registró el cuadrante principal dentro del cual estaba la mayor parte de la colonia, además de los cuadrantes aledaños sobre los que se encontraba el resto de la colonia. Se anotó si la colonia pertenecía a un 'clump' (agregado de colonias que crecen mezclándose entre sí) o estaba 'aislada' (colonia con alto porcentaje de mortalidad, mostrando parches de tejido vivo aislados). Con base en la literatura (Fadlallah 1983; Szmant 1986; Richmond & Hunter 1990; Soong 1991) se asignó el tipo reproductivo a cada colonia identificada.

2.5.6 Relación espacial entre juveniles y corales adultos

Para conocer si la distribución espacial de juveniles tenía alguna relación con la distribución espacial de corales adultos, se diseñó una metodología que permitió calcular la distancia promedio (m) que existía entre colonias juveniles y colonias adultas del mismo género dentro de cada transecto. Se empleó la información sobre la ubicación de cada colonia juvenil y adulta, reportada en el sistema de coordenadas 1-10 (a lo largo del transecto), A-B (a cada lado del transecto).

2.5.7 Análisis estadístico

Todos los análisis estadísticos fueron hechos con el programa R versión 3.2.2 (2015).

2.5.7.1 Calidad del hábitat

Para una exploración visual de la composición béntica de los parches muestreados y de su calidad de hábitat, se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (PCA). Las categorías empleadas en el análisis fueron la cobertura de coral, macroalgas, CCA, TA, TAS y rugosidad. Se graficaron los dos primeros Componentes Principales del análisis y se identificó la ubicación de los parches respecto a la posición de cada una de las variables a lo largo de los componentes. Se determinaron todas las correlaciones entre las variables de acuerdo a su ubicación y dirección en el gráfico, y se identificaron las variables que mayor efecto tuvieron sobre cada uno de los componentes obtenidos. Posteriormente, se extrajeron las contribuciones (scores) del Componente Principal 1, el cual explica el mayor porcentaje de la variación de acuerdo a un ordenamiento en el que existe una variable con mayor efecto sobre el componente. Con un modelo de regresión lineal, se evaluó la relación entre la densidad de juveniles y estas contribuciones (Crawley 2007).

2.5.7.2 Relación entre la calidad del hábitat y abundancia de juveniles

La abundancia de juveniles fue analizada en términos de densidad (juveniles / m²) para cada parche. De todos los datos de cobertura obtenidos, solo se emplearon para el análisis aquellas categorías que se ha reportado en estudios previos, que presentan una fuerte interacción ecológica con los juveniles coralinos: coral, macroalgas (macroalgas carnosas y calcáreas en conjunto, excepto, macroalgas rojas calcáreas), CCA, TA, TAS (van Moorsel 1985; Jompa & McCook 2003; Kuffner & Paul 2004; Birrell et al. 2005; Kuffner et al. 2006; Vermeij & Sandin 2008; Ritson-Williams et al. 2010; van Woesik et al. 2014). La cobertura de grupos bénticos fue reportada en términos de porcentaje y la normalidad de estos datos fue verificada con el test de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk 1965). Aquellos datos con una distribución distinta a la normal, fueron transformados con arcoseno-raíz cuadrada (Zar 2010).

La evaluación de la relación entre la densidad de juveniles y el porcentaje promedio de coberturas y rugosidad promedio, se llevó a cabo con dos enfoques. Primero, se hizo de forma univariada para la relación de cada una de las categorías de cobertura del bentos y rugosidad con la densidad de juveniles. Después, con la finalidad de conocer el efecto aditivo que todas las variables pueden tener sobre la densidad de juveniles, se generaron una serie de Modelos Lineales Generalizados (GLM) usando una regresión paso a paso en retroceso. Este procedimiento busca, al ir descartando variables, el modelo que mejor se ajusta de acuerdo a la comparación del Criterio de Información de Akaike (AIC, el mejor modelo es el valor menor de AIC, Crawley, 2007). También se usaron regresiones múltiples para obtener el coeficiente de determinación y el valor de *p* de cada uno de los modelos generados, con la finalidad de hacer comparaciones entre modelos.

2.5.7.3 Relación entre la comunidad de juveniles y corales adultos

Se buscó una relación entre la densidad de juveniles y la densidad total de adultos a nivel de género con un análisis de regresión lineal. Se tomaron solo los géneros más abundantes de juveniles y de adultos. Se excluyó a aquellos géneros para los que hubo presencia de juveniles y no de adultos, o viceversa y/o que la ausencia de datos a nivel de parche impidió el análisis. Se buscó también la relación entre densidad de juveniles y adultos por tipo reproductivo (incubadores y liberadores de gametos) con una regresión lineal.

Se evaluó la relación espacial entre juveniles y corales adultos. Para ello se generó una matriz de distancias en la que se especificó la distancia de cada uno de los cuadrantes al resto de los cuadrantes de un transecto (400 distancias), incluyendo también la distancia de cada cuadrante a sí mismo (0.05m) y asumiendo que dentro de un mismo cuadrante puede existir un juvenil y también una colonia adulta. En Excel se hizo una representación de cada transecto, con la ubicación y número de colonias juveniles y adultas del mismo género dentro de cada uno de los 20 cuadrantes del transecto. Esto se realizó para *A. palmata* y para los géneros más abundantes de juveniles, y solo para los transectos en los que hubo presencia tanto de juveniles como de adultos, por lo cual se omitieron los transectos en los que se registró la presencia de juveniles, pero no de adultos, y viceversa. Con base en la matriz de distancias se obtuvo la distancia de cada juvenil a cada una de las colonias adultas dentro del mismo transecto y se calculó el promedio de distancias por cada juvenil. Se generó un histograma con todas las distancias promedio por juvenil y se calculó la distancia promedio total de juveniles-adultos para cada género.

2.6 RESULTADOS

2.6.1 Identificación de juveniles

Se muestrearon 4 arrecifes, 11 parches, 69 transectos y 345 cuadrantes. En total fueron identificados 271 juveniles de coral (colonias <4cm), distribuidos en el 42% de los cuadrantes muestreados. La densidad total de juveniles observados fue de 0.78 juveniles/m². Del total de cuadrantes con presencia de juveniles, el 79% solo tuvieron entre 1 y 2 juveniles y el 21% restante tuvo más de 3 juveniles (Figura 2.4). El número mayor de juveniles encontrados dentro de un cuadrante fue de 7 y esto fue observado solo dentro de dos cuadrantes.

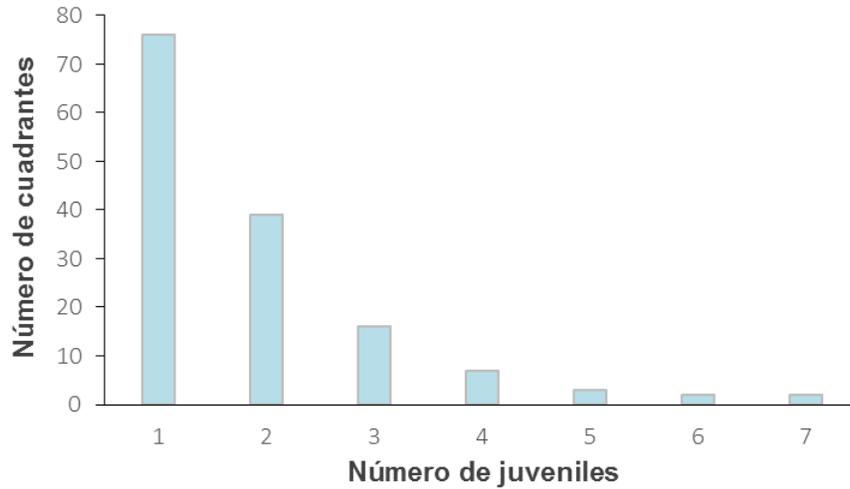


Figura 2.4 Número de cuadrantes que presentaron la misma abundancia de juveniles.

Se encontraron juveniles con tallas de 3 a 40 mm y éstos fueron clasificados en ocho categorías de acuerdo a su talla (0-5, 6-10, 11-15, 16-20, 21-25, 26-30, 31-35 y 36-40 mm). Se observaron pocos juveniles de talla pequeña, solo el 1% presentó talla menor a 5mm y un 6% presentó talla de 6-10 mm. Las categorías con mayor número de juveniles fueron 21-25 mm, con un 28% y 11-15 mm, con un 18% (Figura 2.5).

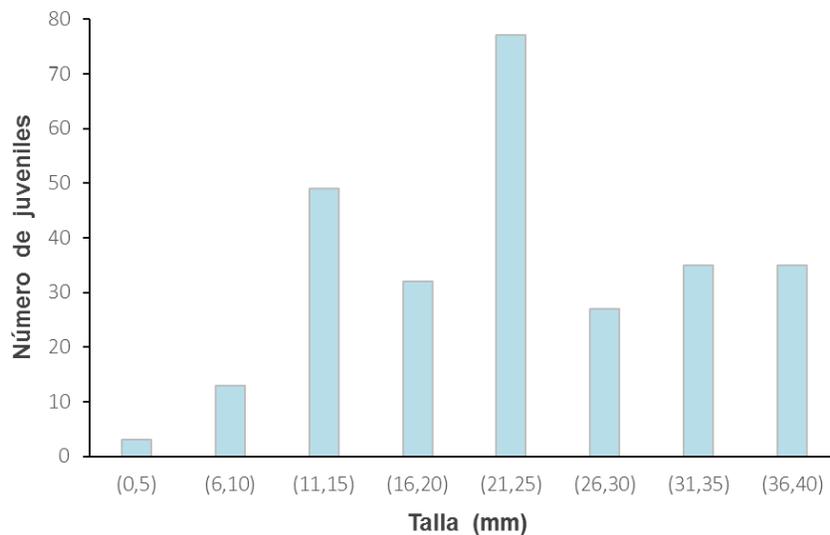


Figura 2.5 Talla y abundancia de juveniles identificados

Se identificaron 8 géneros de juveniles de coral y 13 especies. El 54% de los juveniles encontrados pertenecen al género *Porites*, agrupando a las especies *P. astreoides*, *P. furcata*, *P. divaricata* y *P. porites*. El género con mayor abundancia después de *Porites* fue *Undaria* con 29% y estuvo representado por las especies *U. agaricites* y *U. humilis*. El tercer género en orden de abundancia fue *Siderastrea*, con un 13% y estuvo representado por las especies *S. radians* y *S. siderea*. Se observaron solo 3 juveniles del género *Acropora* (1% del total de juveniles observados). Otros géneros de juveniles encontrados fueron *Manicina* (1%), *Pseudodiploria* (1%), *Millepora* (0.7%) y *Favia* (0.4%) (Figura 2.6). La comunidad de juveniles estuvo dominada por dos especies: *Porites astreoides* y *Undaria agaricites*, que representan el 50% y 29% del total de juveniles encontrados, respectivamente (Figura 2.6).

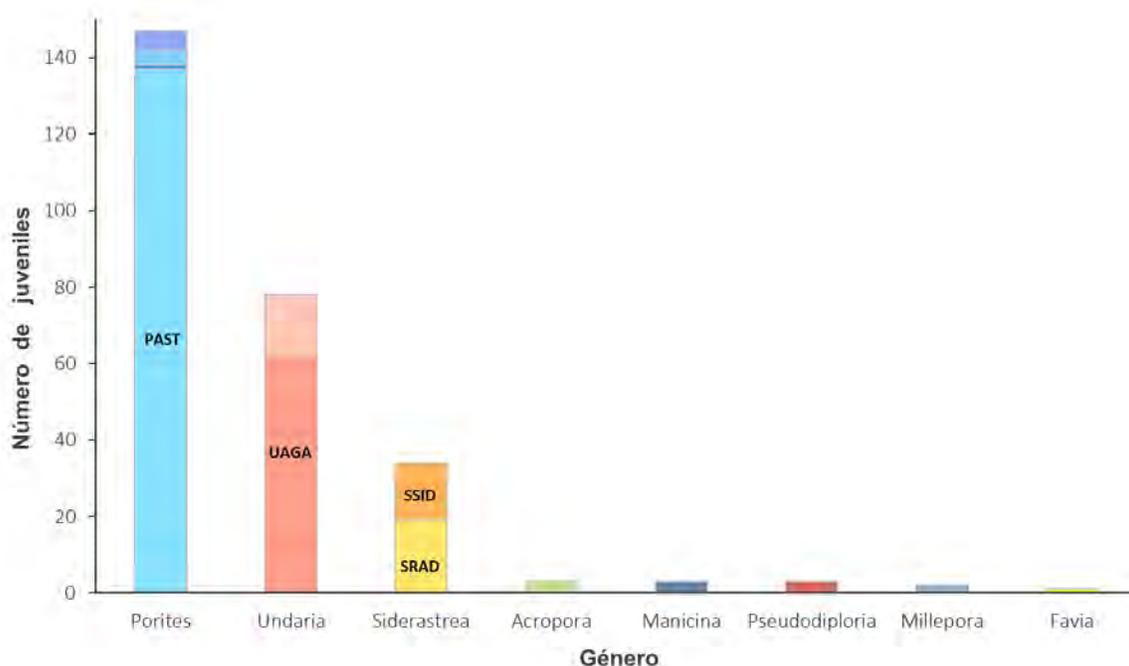


Figura 2.6 Géneros de juveniles encontrados y su abundancia total. Cada color representa un género distinto y las diferentes tonalidades dentro de cada barra de color, representan especies distintas. Se indican solo las especies dominantes de los géneros con mayor abundancia. PAST: *P. astreoides*, UAGA: *U. agaricites*, SSID: *S. siderea*, SRAD: *S. radians*.

La densidad de juveniles por parche fue de 0.28 a 1.3 juveniles/m². El parche L5 tuvo la mayor densidad (1.3 juveniles/m²), seguido por P6 (1.2 juveniles/m²) (Figura 2.7). La menor densidad de juveniles fue observada en B1 (0.4 juveniles/m²) y L1 (0.3 juveniles/m²).

El 91% de todos los juveniles encontrados pertenecen al tipo reproductivo incubador y solo un 9% de juveniles son liberadores de gametos. A nivel de parche, la abundancia de especies incubadoras excede por más del 60% la abundancia de especies liberadoras de gametos,

independientemente de la densidad total registrada en el parche, es decir, incluso en parches con muy baja densidad (e.j. L1 y B1. Fig. 2.7).



Figura 2.7 Densidad de juveniles por parche y tipo reproductivo al que éstos pertenecen (incubador o liberador). Los parches se encuentran ordenados de Norte a Sur (izquierda-derecha) y los parches correspondientes al mismo arrecife están representados con el mismo color (amarillo: Limones, azul: Bonanza, verde: Tanchacté y anaranjado: Picudas). Dentro de cada barra, la porción clara indica la abundancia de juveniles de tipo incubador y la porción más oscura indica la abundancia de juveniles de tipo liberador de gametos.

El sustrato sobre el cual se asumió que se asentó el mayor número de juveniles (54%) fue alga coralina incrustante (CCA). El resto de los juveniles fueron encontrados sobre coral muerto (36.5%), cascajo (9%) y laja (< 1%) (Figura 2.8). Del total de colonias encontradas sobre CCA, la mitad pertenece al género *Porites* y una tercera parte, al género *Undaria*. De las colonias encontradas sobre coral muerto, más de la mitad fueron identificadas como *Porites* y una cuarta parte, como *Undaria*. De los juveniles encontrados sobre cascajo, la mitad de ellas son del género *Porites* y un tercio, del género *Siderastrea* (*S. siderea* en su mayoría). La única colonia encontrada sobre laja fue identificada como *Siderastrea radians*.

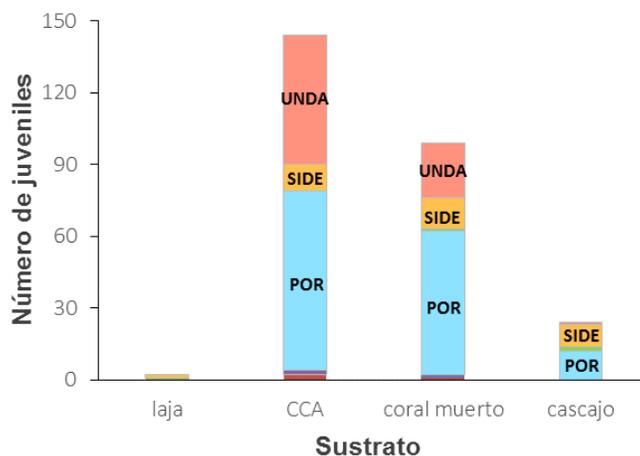


Figura 2.8 Abundancia de juveniles en relación al tipo de sustrato supuesto de ser aquél sobre el cual se asentaron y géneros a los que pertenecen. CCA: algas coralinas incrustantes. POR: *Porites*, UNDA: *Undaria* y SIDE: *Siderastrea*.

Se observó que más del 90% de los juveniles asentados sobre CCA y coral muerto son incubadores (*Porites*, *Undaria*, *Manicina* y *Siderastrea radians*) y que el 60% de los juveniles asentados en cascajo también son incubadores (*Porites*, *Undaria* y *Siderastrea radians*) (Figura 2.9). Los juveniles del tipo reproductivo liberador de gametos encontrados sobre CCA pertenecieron a los géneros *Acropora* y *Millepora*, y a la especie *Siderastrea siderea*; los juveniles liberadores asentados sobre coral muerto pertenecieron a los géneros *Acropora*, *Pseudodiploria* y a la especie *Siderastrea siderea*; mientras que los que se encontraron asentados sobre cascajo pertenecieron al género *Pseudodiploria* y a la especie *Siderastrea siderea* (Figura 2.9).

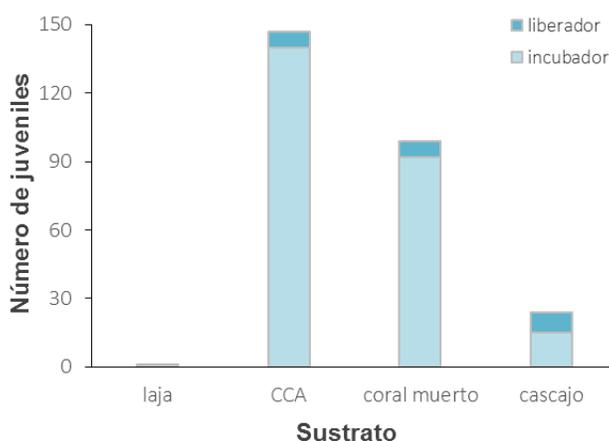


Figura 2.9 Abundancia de juveniles por tipo reproductivo en relación al tipo de sustrato supuesto de ser sobre el cual se asentaron. Dentro de cada barra, la porción clara indica la abundancia de juveniles de tipo incubador y la porción más oscura indica la abundancia de juveniles de tipo liberador de gametos.

2.6.2 Calidad del hábitat

El porcentaje de cobertura promedio de coral, macroalgas, CCA, TA y TAS, así como la rugosidad para cada uno de los parches se muestran en la Figura 2.10. La cobertura de coral en los parches fue baja: en diez de ellos fue menor al 20% e incluso, en 5 de éstos, fue menor al 10%. Solo uno de los parches presentó una cobertura alta respecto a los demás: L10, con un 28%. En 9 de los 11 arrecifes la cobertura de macroalgas fue mayor que la cobertura de coral. Los porcentajes más bajos de cobertura de macroalgas fueron cercanos al 15% (L10 y L8) y los demás parches presentaron coberturas mayores al 20%. La cobertura más alta de macroalgas fue observada en L1 (42%). En lo referente a la cobertura de CCA, fue baja en los 11 parches (menor al 5%) y esta fue la categoría béntica que mayor variación presentó entre parches. Se observaron parches con muy baja cobertura como B1, con un 0.1% y parches con cobertura más alta, como L5 con un 3.4%. Además, CCA fue también la categoría con mayor variación dentro de cada parche y esto se puede apreciar en el tamaño del error estándar, especialmente en el parche B2 ($2.27 \pm 1.6\%$). La cobertura de TA en los once parches fue aún más baja que la de CCA, menor al 2% y esta categoría béntica solo fue identificada en los 4 parches dentro del arrecife Limones, en T4 y en P5. La categoría con mayor cobertura del bentos fue TAS, con porcentajes mayores al 35% en todos los parches. El parche con mayor cobertura de TAS fue P5 (48%) y el que menor cobertura de TAS tuvo fue L1 (36%). La rugosidad promedio de los parches se encontró entre 1.3 y 1.8; el parche con mayor rugosidad fue T7 y el de menor rugosidad fue B2.

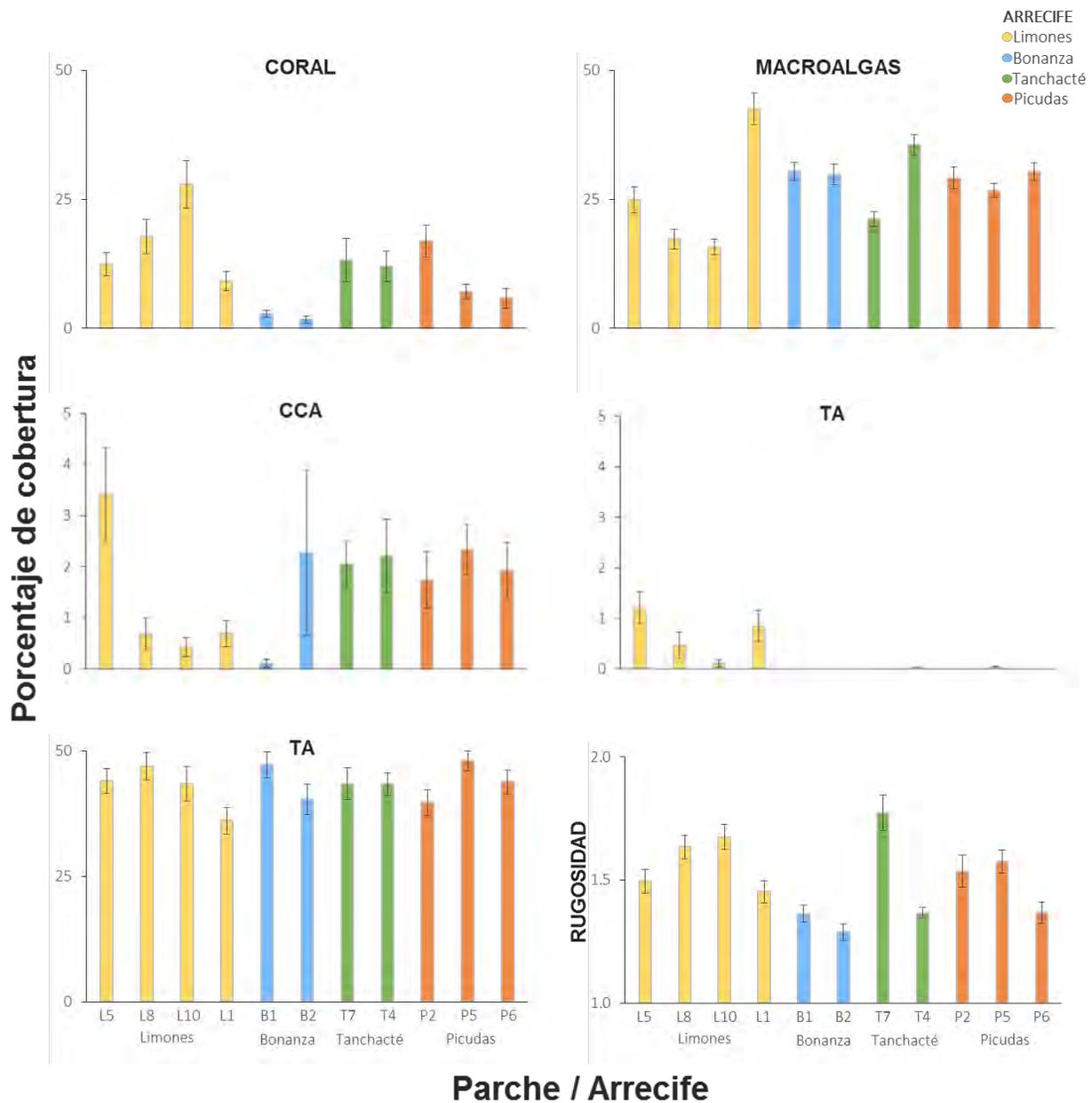


Figura 2.10 Porcentaje promedio de cobertura de grupos bénticos y rugosidad promedio en cada parche arrecifal de los 4 arrecifes evaluados (CCA: alga coralina incrustante, TA: tapete algal y TAS: tapete algal con sedimento). Las barras de error representan el error estándar. Los parches se encuentran ordenados de Norte a Sur (izquierda- derecha).

La exploración de la composición béntica de los 11 parches con un Análisis de Componentes Principales (PCA) se muestra en la Figura 2.11. Se obtuvieron 6 Componentes Principales y en conjunto los dos primeros Componentes describen el 64.3% de la variación en los datos. El Componente Principal 1 representa el 42.07% de la variación y la mayor carga/efecto sobre éste lo tiene la cobertura de macroalgas (eigenvector 0.57), que se encuentra positivamente correlacionada con la cobertura de CCA (eigenvector 0.15) y negativamente

correlacionado con la cobertura de coral y rugosidad (eigenvectores -0.50 y -0.55, respectivamente).

De forma ortogonal a éstos, y ubicados a lo largo del Componente Principal 2, que representa el 22.21% de la variación, se encuentran ubicados la cobertura de TA y TAS (eigenvectores 0.67 y -0.59), correlacionados negativamente entre sí. Se observó una gran heterogeneidad de los parches y que 5 de ellos (B2,T4,P6,P5 y B1) se encuentran dominados por abundancia de macroalgas y TAS, poca rugosidad, baja cobertura de coral y de TA. Dos de los parches (L5 y P2) se caracterizaron principalmente por la abundancia de TA y baja cobertura de TAS, mientras que los tres parches restantes (L10, T7 y L8) se caracterizaron por su elevada rugosidad, alta cobertura de coral, baja cobertura de macroalgas y CCA, y baja cobertura de TA y TAS.

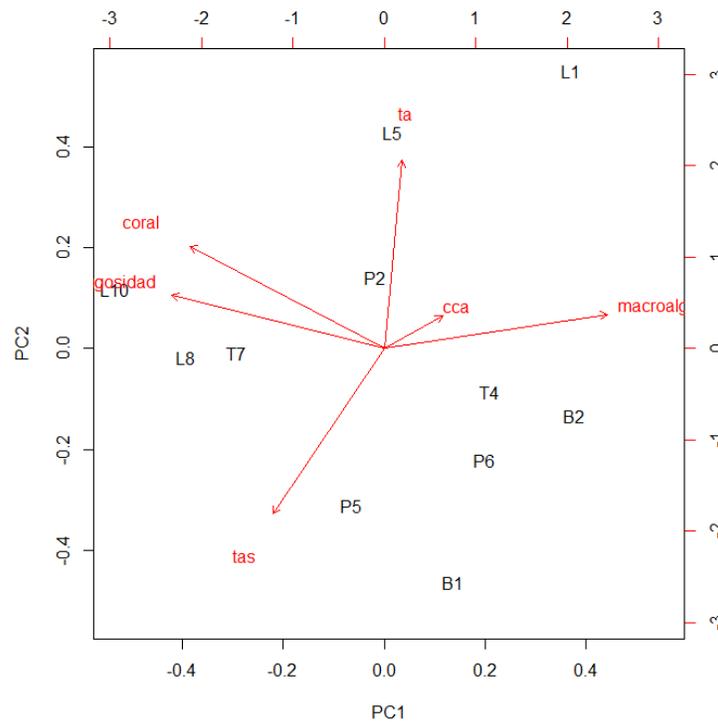


Figura 2.11 Análisis de Componentes Principales con la ordenación de los once parches muestreados respecto a las 6 categorías bénticas evaluadas (coral, macroalgas, CCA, TA, TA) y la rugosidad. Se graficaron los dos primeros componentes principales (PC1=42.07% de la variación y PC2= 22.21% de la variación).

L: Limones, B: Bonanza, T: Tanchacté y P: Picudas.

2.6.3 Comunidad de corales adultos

Se registraron 3,558 colonias adultas en un área total de 1,380m², con una densidad de 2.57 colonias/m². Se identificaron 26 especies de corales adultos, agrupadas en 13 géneros (Figura 2.12). Aun cuando el muestreo se llevó a cabo dentro de parches de *A. palmata*, la mayoría de las colonias adultas observadas pertenecen al género *Porites* (36%), incluyendo a las especies *P. astreoides* (especie más abundante), *P. divaricata*, *P. furcata* y *P. porites*. El segundo género con mayor abundancia fue *Acropora* (20%), con las especies *A. palmata* (la más abundante del género), *A. cervicornis* y *A. prolifera*. En orden de abundancia le siguen *Millepora* (17%) y *Undaria* (11%). También fueron identificadas colonias de los géneros *Pseudodiploria*, *Siderastrea*, y con poca abundancia, *Orbicella*, *Manicina*, *Montastrea*, *Isophyllia*, *Colpophyllia*, *Dichocoenia* y *Leptoseris*.

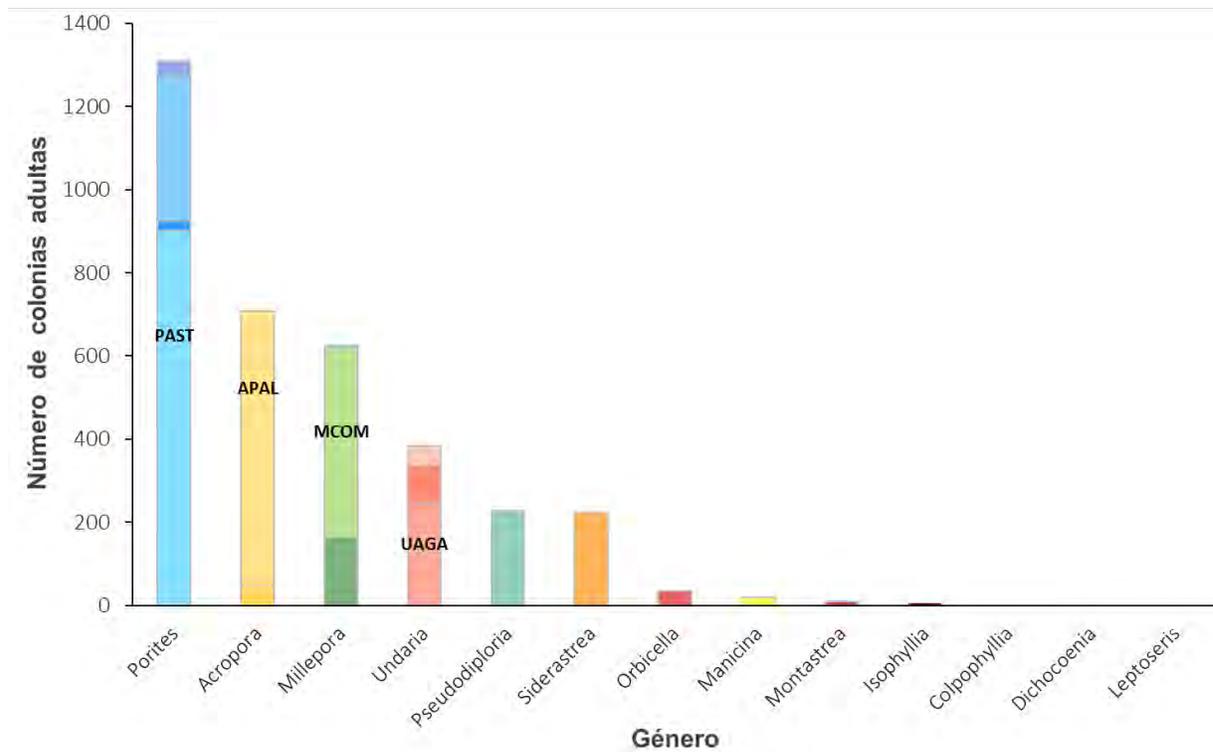


Figura 2.12 Géneros de colonias adultas y su abundancia. Cada color representa un género distinto y las diferentes tonalidades de ese color representan especies distintas. Se indican solo las especies dominantes dentro de los géneros más abundantes. PAST: *P. astreoides*, APAL: *A. palmata*, MCOM: *M. complanata*, UAGA: *U. agaricites*.

El 50% de todas las colonias adultas de coral identificadas presentaron tallas de 5-10 cm y el 20%, tallas de 11-20 cm; el 30% restante presentó tallas mayores a 21 cm. En la Figura 2.13 se muestra la distribución de tallas de las colonias adultas de *A. palmata* y de los géneros con mayor abundancia de juveniles: *Porites* y *Undaria*; además de la densidad total

(adultos/m²) para cada clase de talla. La mayor densidad de colonias de *A. palmata* se observó en las clases de talla de 10 y 20 cm y todas las tallas mayores a 100cm tuvieron baja densidad de colonias. La clase de talla dominante tanto para las colonias de *Porites* como las de *Undaria*, es la de 10cm y a medida que aumenta la clase de talla, la densidad de colonias disminuye.

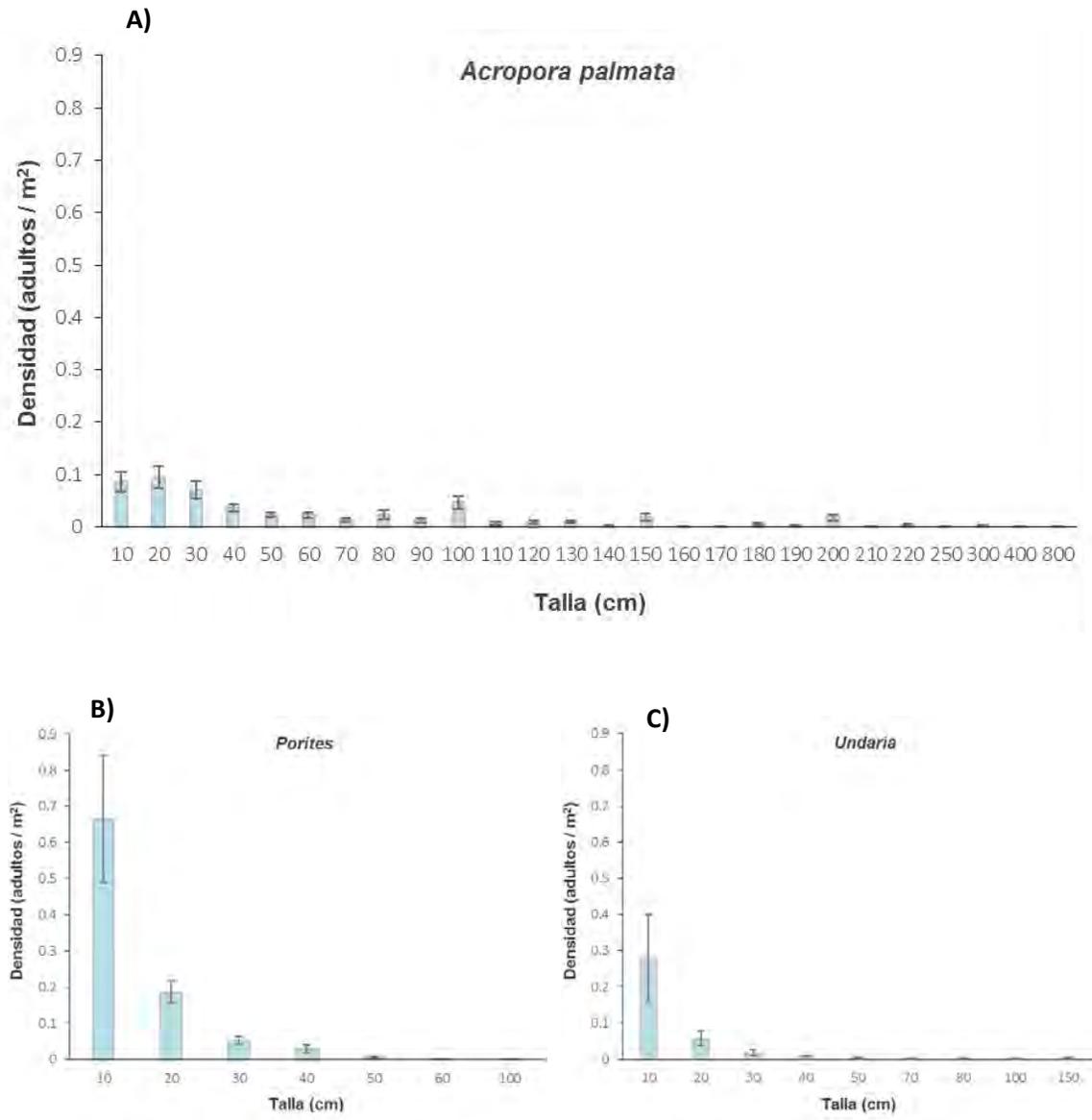


Figura 2.13 Distribución de tallas y densidad (adultos/m²) de *A. palmata* (A) y los géneros más abundantes de juveniles y adultos: *Porites* (B) y *Undaria* (C). Las categorías de talla se muestran en intervalos de 10cm. La primera categoría abarca colonias de 4-10 cm. Las barras de error indican el error estándar.

La abundancia total de corales adultos incubadores y liberadores de gametos fue muy similar (49% y 51%, respectivamente), sin embargo, a nivel de parche la abundancia de incubadores y liberadores de gametos fue diferente. En la Figura 2.14 se muestra la densidad total de colonias adultas por tipo reproductivo en cada parche. La mayor densidad de adultos se observó en los parches de Tanchacté (4.5 y 2.9 adultos/m²) y la menor densidad fue observada en los parches de Bonanza (1.5 y 1.9 adultos/m²) y P6 (1.9 adultos/m²). Los demás parches presentaron de 2 a 3 adultos/m². En los parches de los arrecifes Bonanza y Tanchacté, así como en los parches L5 y L8 se observó mayor abundancia de especies de tipo reproductivo incubador; mientras que en los tres parches de Picudas, en L10 y L1, se observó mayor abundancia de especies liberadoras de gametos (Figura 2.14).

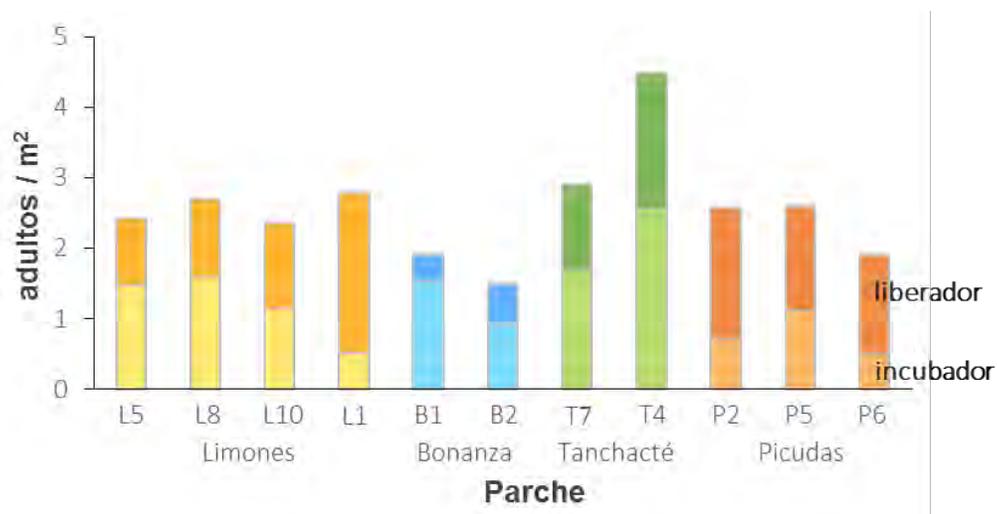


Figura 2.14 Densidad de corales adultos por tipo reproductivo en cada parche arrecifal. Los parches se encuentran ordenados de Norte a Sur (izquierda-derecha) y los parches correspondientes al mismo arrecife están representados con el mismo color (amarillo: Limones, azul: Bonanza, verde: Tanchacté y anaranjado: Picudas). Dentro de cada barra, la porción clara indica la abundancia de colonias adultas de tipo incubador y la porción más oscura indica la abundancia de colonias adultas de tipo liberador de gametos.

Del total de colonias adultas identificadas, el 97% no mostró ningún signo de enfermedad y solo el 3% mostró algún síndrome (blanqueamiento total o parcial, Banda Blanca o Viruela Blanca). Además, el 78% de las colonias fueron colonias con tejido vivo en su totalidad y solo el 22% presentó algún porcentaje de mortalidad (5-90% de mortalidad). La gran mayoría de las colonias fueron identificadas como colonias independientes y solo el 0.5% fueron 'clumps' o 'aislados'.

2.6.4 Relación entre la calidad del hábitat y abundancia de juveniles

En la Figura 2.15 se muestran los análisis de regresión lineal que se realizaron para evaluar la densidad de juveniles por parche en función de la cobertura de coral (A), macroalgas (B), CCA (C), TA (D), TAS (E) y rugosidad (F). De todas las categorías analizadas, solo CCA presentó una relación lineal positiva con la densidad de juveniles por parche ($y=0.2509x +0.3703$, $R^2=0.57$, $p=0.007$) (Figura 2.15 C). Se observó una mayor densidad de juveniles en parches con cobertura de coral menor al 20% y con cobertura de macroalgas cercana a 30% (P6 y L5). La ausencia de TA en 6 de los 11 parches no facilitó el análisis para esta categoría, sin embargo, se observó que el parche con mayor densidad de juveniles fue aquél con el mayor porcentaje de cobertura de TA (L5, con 1.2%). Además, se encontró que la abundancia de juveniles no tuvo influencia negativa de la cobertura de TAS, ya que la mayor abundancia de juveniles fue observada en parches con cobertura cercana al 45%. El análisis de la densidad de juveniles en función de la rugosidad mostró que ésta no está asociada a valores altos de rugosidad, sino que es mayor en parches con rugosidad cercana a 1.5 e incluso se observaron densidades mayores a 1 juvenil/ m² en parches tanto de rugosidad baja (1.3), como alta (1.7).

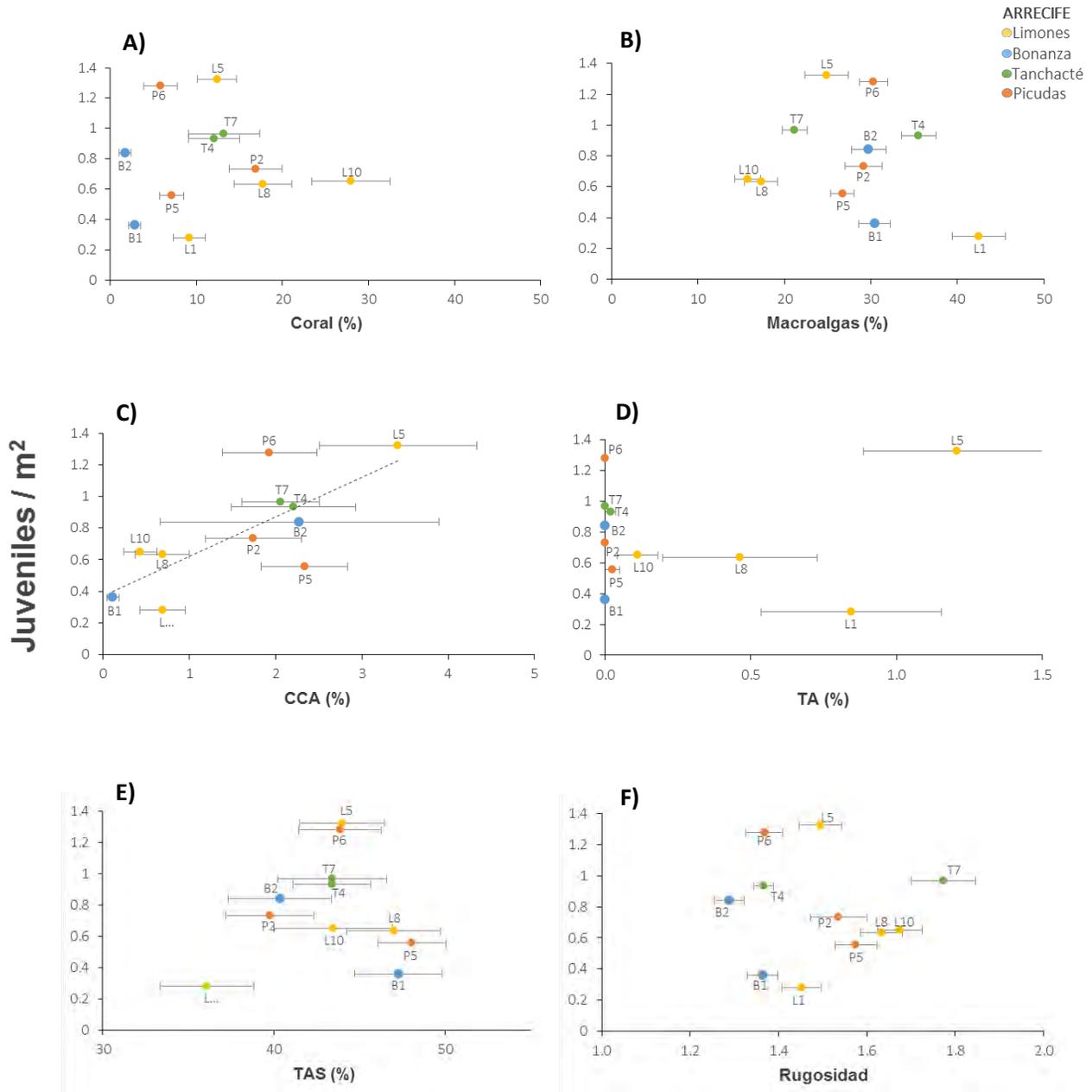


Figura 2.15 Densidad de juveniles en función del porcentaje de cobertura de grupos bénticos y rugosidad. A) coral, B) macroalgas, C) CCA, D) TA, E) TAS, y F) rugosidad. La escala para cada categoría (eje x) se encuentra en función de los valores mínimo y máximo observados. Se muestra la línea de tendencia de la única relación lineal significativa encontrada, que fue con CCA ($y=0.2509x + 0.3703$, $R^2=0.57$, $p=0.007$). L: Limones, B: Bonanza, T: Tanchacté y P: Picudas.

Se analizó la densidad de juveniles en función de las contribuciones del Componente Principal 1 obtenido del PCA (Figura 2.16), sobre el cual la categoría que tiene mayor efecto es la cobertura de macroalgas. Con un análisis de regresión lineal se observó que no existe relación entre ellos, lo que indica que la densidad de juveniles no tiene relación con la abundancia de macroalgas.

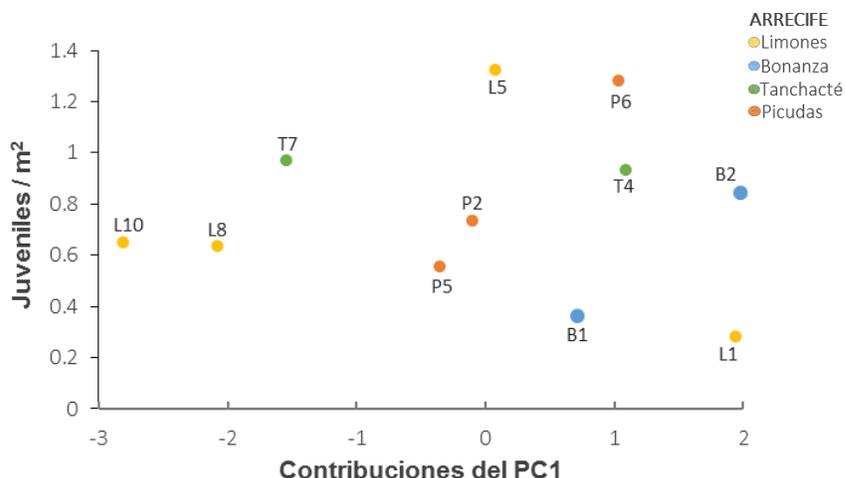


Figura 2.16 Densidad de juveniles en función de las contribuciones del PC1. El PC1 representa el 42.07% de la variación; la variable que mayor efecto tuvo sobre éste componente fue el porcentaje de cobertura de macroalgas. L:Limones, B:Bonanza, T:Tanchacte y P:Picudas.

Los modelos GLM que se generaron para el análisis de la relación entre la densidad de juveniles y el conjunto aditivo de cobertura de grupos bénticos y rugosidad se muestran en la Tabla 1. Al comparar los valores de AIC para cada modelo de la regresión paso a paso en retroceso, se observó que el modelo que parece explicar mejor la densidad de juveniles es aquel que solo implica la presencia de CCA (AIC=2.8, $R^2=0.57$, $p=0.007$).

Tabla 2.1. Modelos lineales generalizados obtenidos mediante la regresión paso a paso en retroceso y su Criterio de Información de Akaike (AIC). El valor más bajo de AIC corresponde al modelo más parsimonioso. Se indican el coeficiente de determinación (R^2) y valor de p de cada modelo, obtenidos a partir de un análisis de regresión lineal.

MODELO	AIC	R^2	p
coral + macroalgas + cca + asin(sqrt(ta)) + tas + rugosidad	8.32	0.7155	0.32
coral + macroalgas + cca + tas + rugosidad	6.34	0.7151	0.16
coral + macroalgas + cca + rugosidad	4.57	0.7091	0.07
macroalgas + cca + rugosidad	3.42	0.6857	0.03
macroalgas + cca	3	0.6369	0.01
cca	2.8	0.5725	0.007

2.6.5 Relación entre la comunidad de juveniles y corales adultos

El análisis de regresión lineal empleado para evaluar la relación entre la densidad total de adultos y juveniles encontrados mostró que no existe una relación entre ambos (Figura 2.17A) y que la abundancia de adultos en un parche no está necesariamente relacionada con la abundancia de juveniles. Los parches que presentaron mayor abundancia de juveniles de coral fueron aquellos con una densidad de colonias cercana a 2. El análisis de la relación entre colonias adultas y juveniles del género *Acropora* no se llevó a cabo debido a la escasez de juveniles, ya que solo fueron encontrados 3 juveniles, ubicados en los parches L10, P5 y T7. Se excluyó del análisis a los géneros *Millepora* y *Pseudodiploria* debido a que en muy pocos parches se observó la presencia de juveniles y/o adultos. Sin embargo, se realizó el análisis para los géneros más abundantes tanto de juveniles como de adultos: *Porites*, *Agaricia* y *Siderastrea*. Se encontró que existe una relación lineal positiva entre la abundancia de juveniles y adultos del género *Undaria* ($y=0.4835x + 0.0727$, $R^2=0.64$, $p=0.003$) (Figura 2.17C). Para *Porites* también consideramos que existe una relación de la abundancia de juveniles con respecto a la abundancia de adultos y aun cuando el análisis no mostró una relación significativa ($y=0.1386x+0.2996$, $R^2= 0.08$, $p=0.392$), se observa esta tendencia en general para todos los parches excepto P6 (Figura 2.17B). Cabe mencionar que si bien P6 cumplió con las condiciones de selección de parches para el muestreo (ver metodología), éste se distingue de los demás parches por tener un sustrato dominado por laja, lo cual indica que éste representa un ambiente arrecifal distinto (Figura 2.2) y por ello sugerimos esta interpretación de resultados.

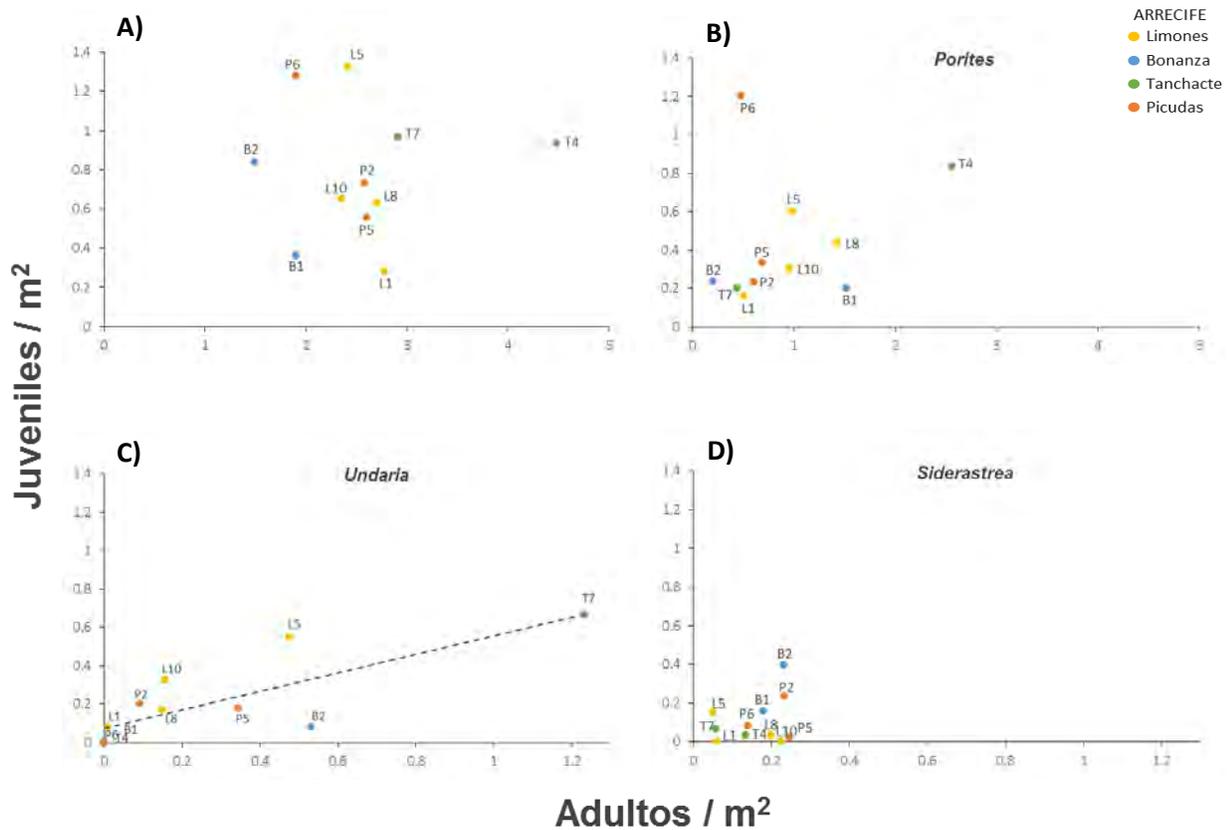


Figura 2.17 Densidad de juveniles en función de la densidad de adultos para cada parche. A) Densidad total de colonias, B) Colonias de *Porites*, C) Colonias de *Undaria* (se indica la relación lineal $y=0.4835x + 0.0727$, $R^2=0.64$, $p=0.003$), D) Colonias de *Siderastrea*. La escala del eje x en las gráficas se encuentra en función de la densidad máxima de adultos para cada género. L:Limones, B:Bonanza, T:Tanchacte y P:Picudas.

Se encontró que la densidad de juveniles no presenta ninguna relación con la densidad de colonias adultas que pertenecen al mismo tipo reproductivo (incubadoras y liberadoras de gametos). Para especies incubadoras, la mayor densidad de juveniles se presentó en parches con densidad de adultos tanto de 0.5 como 1.5 adultos/m². Para especies liberadoras de gametos, la mayor abundancia de juveniles fue observada en parches con densidad menor a 1 adulto/m² (Figura 2.18).

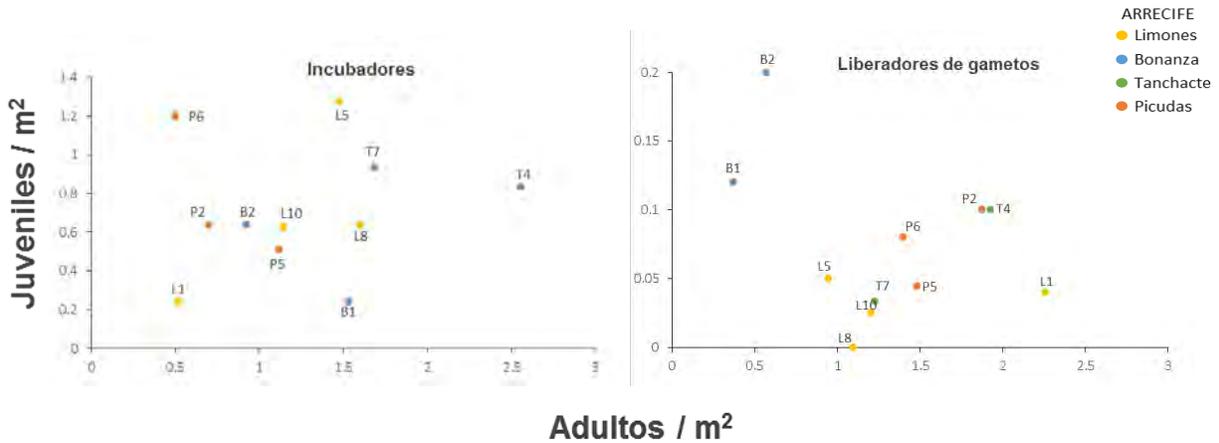


Figura 2.18 Densidad de juveniles en función de la densidad de adultos de acuerdo al tipo reproductivo al que pertenecen. La escala del eje y se encuentra en función de las densidades máxima y mínima de juveniles de cada tipo reproductivo. L:Limones, B:Bonanza, T:Tanchacte y P:Picudas.

Se obtuvo la distancia promedio de cada juvenil con respecto a todas las colonias adultas del mismo género para *A. palmata*, y los géneros con mayor abundancia de juveniles: *Porites* y *Undaria*. Para *A. palmata* solo se obtuvieron tres distancias, correspondientes al número de juveniles encontrados: 6.3, 2.5 y 8.7 m. Para *Porites* se encontró que los juveniles tienen en promedio una distancia de 3.5m con respecto a las colonias adultas, sin embargo, la mayoría de los juveniles de *Porites* se encuentran a una distancia promedio de 2-3 m de los adultos (Figura 2.19). Para *Undaria* se observó que en general los juveniles se encuentran a una distancia promedio de 3.07m de los adultos y que la mayoría de las colonias juveniles están distantes a 3-3.5 m de las colonias adultas (Figura 2.19).

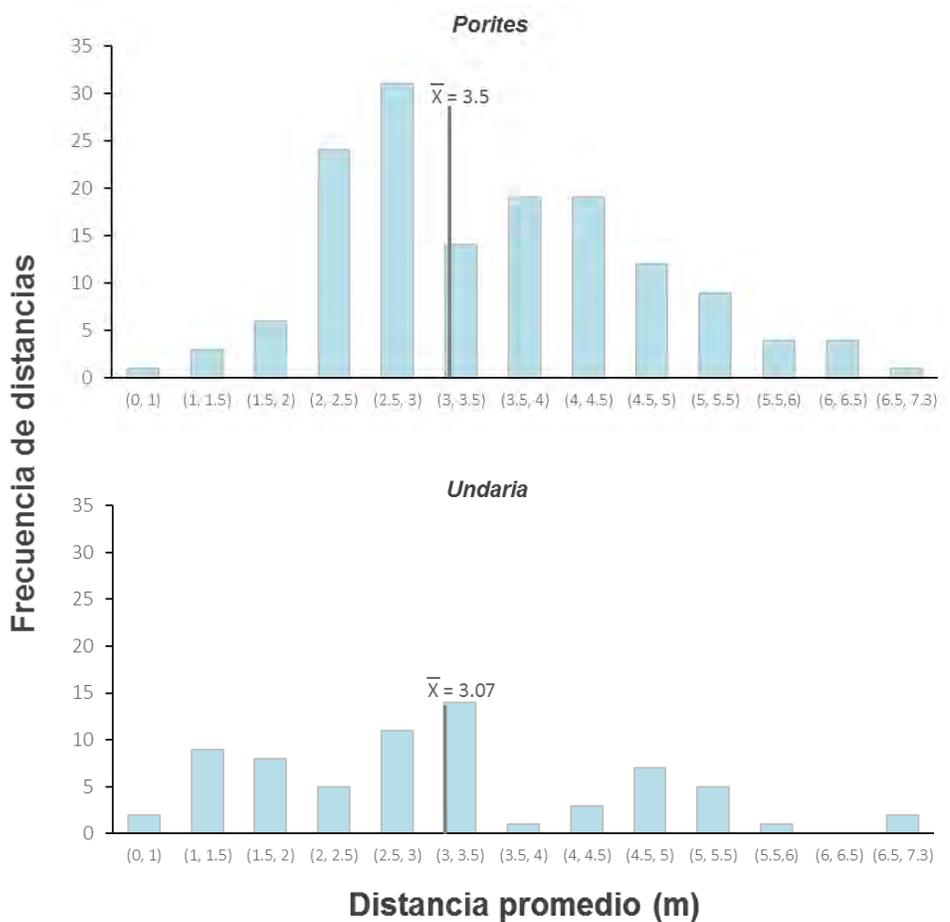


Figura 2.19 Distancias promedio entre juveniles y adultos de los dos géneros con mayor abundancia de juveniles: *Porites* y *Undaria*. Se indica para cada género la distancia promedio total y la distribución de frecuencias de distancias promedio por juvenil.

2.7 DISCUSIÓN

El éxito en el reclutamiento coralino está determinado por procesos y factores que influyen en las etapas de asentamiento y post-asentamiento, los cuales también controlan la abundancia y distribución de juveniles, así como su supervivencia. Con el análisis de parches arrecifales heterogéneos que representan un gradiente de condiciones de calidad del hábitat, se encontró que la abundancia de juveniles de coral está relacionada con componentes específicos del sustrato como la presencia de grupos bénticos (e.g. abundancia de CCA), y no con descriptores de la calidad de hábitat a escala arrecifal (e.g. cobertura de coral, de vegetación y complejidad estructural). Es importante destacar que los resultados obtenidos mostraron que la comunidad de juveniles está dominada en un 90% por *Porites* y *Undaria*, los cuales son corales oportunistas y de tipo reproductivo incubador, cuyo asentamiento larval generalmente ocurre dentro del ambiente parental. *Porites* y *Undaria* fueron también géneros dominantes en la comunidad de adultos y los

resultados del presente estudio sugieren una relación positiva entre la abundancia de juveniles y adultos de estos dos géneros a escala de parche arrecifal. Además, los resultados proporcionan evidencia de que los juveniles de *Porites* y *Undaria* tienden a asentarse cerca de los adultos (~ 3m de distancia). Aun cuando el muestreo se hizo en parches constituidos por *A. palmata* con el objetivo de evaluar la abundancia y distribución espacial de juveniles también de esta especie, la escasez de los juveniles encontrados no permitió hacer esta evaluación ni la identificación de patrones de reclutamiento para *A. palmata*.

2.7.1 Influencia de la calidad del hábitat en el reclutamiento

Las etapas de asentamiento y post-asentamiento del reclutamiento coralino determinan el éxito de este proceso y se encuentran fuertemente influenciadas por factores ambientales que son empleados como indicadores de la calidad de hábitat en un arrecife: la composición de la comunidad bentónica (McField & Kramer 2007) y la complejidad estructural (Álvarez-Filip et al. 2009). Se considera que un arrecife tiene buena calidad de hábitat cuando presenta alta cobertura de coral (>20%) y baja cobertura de vegetación, en particular de macroalgas (<5%) (Kramer et al. 2015), así como una rugosidad mayor a 1.5 (Álvarez-Filip et al. 2009). En este estudio, la composición béntica de los parches muestreados fue muy heterogénea, no obstante, todos presentaron cobertura de coral <30% y de macroalgas >15%, y aun cuando seis de ellos presentaron rugosidad mayor a 1.5, ninguno de los arrecifes puede considerarse buena calidad de hábitat de acuerdo con estos parámetros.

La abundancia de juveniles no presentó relación con ninguno de los dos principales componentes bénticos empleados como descriptores de la calidad de hábitat en un arrecife: coral y macroalgas. La máxima abundancia de juveniles fue observada en parches con cobertura de coral baja cercana a 10% y con cobertura de macroalgas alta cercana a 30%, sin embargo, en parches con similar cobertura de coral y macroalgas también se encontró baja abundancia de juveniles, lo que se ha considerado como sinónimo de la ausencia de un patrón de reclutamiento con respecto a estas dos categorías bénticas. Se ha observado que la alta densidad de corales adultos favorece el asentamiento larval (Vermeij & Sandin 2008) y que la señalización química proveniente de colonias adultas atrae a las larvas coralinas, particularmente de especies de *Acropora* liberadoras de gametos (Dixon et al. 2014), lo cual sugiere que la abundancia de juveniles es mayor en sitios con alta cobertura de coral. Sin embargo, la tasa de asentamiento puede presentar un punto de 'saturación' especie-específico en porcentajes altos de cobertura de coral, ya que el asentamiento disminuye debido a la limitación de espacio (Vermeij 2005; Vermeij & Sandin 2008; Mumby et al. 2013) y la competencia por espacio con otros corales afecta la supervivencia posterior al asentamiento (Vermeij & Sandin 2008). La complejidad de las interacciones adultos-juveniles y la ignorancia de los puntos de saturación particulares de cada especie dificultan la identificación de un efecto de la abundancia de coral en la abundancia de juveniles. Por otra parte, las tasas de reclutamiento se asocian de forma negativa con la biomasa algal (Rogers et al. 1984), y se ha observado que macroalgas como

Lobophora y *Dictyota* inhiben el asentamiento larval y aumentan la mortalidad de los reclutas, incluso solo con encontrarse cerca de las larvas y sin tener contacto directo con ellas (Kuffner & Paul 2004; Kuffner et al. 2006). Los resultados obtenidos indican ausencia de relación entre la abundancia de macroalgas y la abundancia de juveniles a nivel de parche arrecifal, sin embargo, esto no significa la ausencia de interacciones químicas entre macroalgas y corales (Lirman 2001) en algún momento del proceso de reclutamiento. Aun cuando estudios previos sugieren un efecto tanto de la abundancia de coral, como de la abundancia de macroalgas en la abundancia de juveniles, éste no se vio reflejado en los resultados obtenidos.

La categoría béntica con mayor abundancia en los parches arrecifales muestreados, TAS, tampoco mostró relación con la abundancia de juveniles. Se ha observado que el asentamiento coralino presenta una relación negativa con la cobertura de tapetes algales (Vermeij & Sandin 2008), particularmente con TAS (Birrell et al. 2005; Arnold et al. 2010), ya sea por limitación del espacio o por la cantidad de sedimento que retienen; además algunas especies de algas filamentosas conformando estos tapetes sobrecrecen a los corales e incluso pueden causar muerte del tejido coralino (van Moorsel 1985; Jompa & McCook 2003). No obstante, los resultados obtenidos no indican baja abundancia de juveniles en parches con alta cobertura de TAS, aun cuando esta fue alta (>35%); además, se encontró que en parches con similar cobertura de TAS, la abundancia de juveniles fue muy variable y esto da indicios de la ausencia de un patrón de reclutamiento con respecto a esta categoría béntica.

El único de los componentes bénticos que parece ser un buen indicador de la abundancia de juveniles a escala de parche arrecifal es CCA. En este estudio se encontró una relación positiva entre la cobertura de CCA y la abundancia de juveniles (Figura 2.15). Además, CCA fue el sustrato supuesto sobre el que se asentaron las larvas coralinas, en el que se encontró la mitad de los juveniles identificados (Figura 2.8). Un estudio previo sugiere la relación positiva de las tasas de asentamiento con el porcentaje de cobertura de CCA (Vermeij & Sandin 2008) y los resultados de estudios previos han reportado que muchos de los reclutas se han encontrado asentados sobre CCA (Vermeij 2005; Arnold et al. 2010). Se ha atribuido la preferencia de asentamiento larval de algunos géneros como *Porites* y *Undaria* sobre CCA como una respuesta selectiva por sustratos de color rojo o anaranjado, mismos que coinciden con el color que presentan las CCA (Mason et al. 2011). También se ha reportado que en ocasiones las larvas prefieren asentarse cerca de sitios con alta cobertura de CCA que directamente en ellos (van Woosik et al. 2014); esto puede deberse a la señalización química proveniente de CCA que atrae a las larvas (Harrington et al. 2004; Dixon et al. 2014) incluso a grandes distancias, que promueve su metamorfosis (Morse et al. 1988) y su supervivencia posterior al asentamiento (Ritson-Williams et al. 2010). En este estudio, la abundancia de CCA mantiene cierta proporción con la abundancia de juveniles dentro de los parches y con los modelos GLM se corroboró que de todas las categorías bénticas

evaluadas y el efecto aditivo de éstas, CCA es la que mejor explica la abundancia de juveniles (AIC= 2.8). Tomando en cuenta los resultados obtenidos y que la abundancia de CCA favorece el reclutamiento coralino en escalas diversas, la evaluación de este parámetro en estudios de reclutamiento adquiere mayor importancia. Aun cuando este parámetro no es considerado en la literatura como un indicador de la calidad de hábitat a escala arrecifal (Mcfield & Kramer 2007), los resultados indican que es un indicador positivo del reclutamiento y que tiene un fuerte impacto en la escala en la que se desarrollan las dos etapas finales de este proceso.

Existe evidencia de la preferencia que tienen las larvas de coral por ciertas características físicas del sustrato y de que esta preferencia genera patrones de distribución espacial (Rogers et al. 1984; Edmunds et al. 2004). En sitios someros los reclutas y juveniles son encontrados mayormente en superficies verticales o en huecos (Edmunds et al. 2004), y estos microhábitats, relacionados con una elevada complejidad estructural (Doropoulos et al. 2012), les confieren ventajas al proveerles de refugio y protección (Carleton & Sammarco 1987; Vermeij 2005; Nozawa 2008; Arnold et al. 2010). Con estos argumentos surge la hipótesis de que los sitios con mayor complejidad estructural albergan mayor número de juveniles, sin embargo, una elevada complejidad estructural no refleja disponibilidad de sustrato para el asentamiento cuando ésta representa una alta cobertura de coral vivo. Los resultados obtenidos muestran que no existe relación entre la rugosidad y la abundancia de juveniles dentro de un parche arrecifal. Cabe mencionar que en este estudio se encontró una correlación entre la rugosidad y la cobertura de coral, por lo que un valor de rugosidad alto no representa disponibilidad de sustratos, sino cobertura de coral vivo, principalmente de *A. palmata*. Por ello, la evaluación del efecto que tiene este descriptor de la calidad del hábitat en el reclutamiento debe llevarse a cabo con precaución y debe enfocarse en representar el papel que desempeña la complejidad estructural en este proceso, para lo cual el método y la forma en que se evalúa debe hacerse con más precisión, en el contexto específico del reclutamiento y en la misma escala en que operan las etapas del reclutamiento que se desea evaluar.

2.7.2 Relación entre la comunidad de juveniles y de corales adultos

Se evaluó la relación entre la abundancia de corales juveniles y adultos en función de su identidad taxonómica y tipo reproductivo. La abundancia y composición de la comunidad de juveniles está ligada a la abundancia y composición de la comunidad de adultos (Vermeij 2005; Vermeij & Sandin 2008), y se encuentra en función de las diversas estrategias reproductivas, sin embargo, este nexo entre juveniles y adultos no siempre está reflejado en patrones de reclutamiento (Bak & Engel 1979; Penin et al. 2010) debido a los procesos y factores ambientales que afectan la supervivencia y crecimiento de los juveniles (Hughes & Connell 1999; Hughes et al. 2002). Se encontró que los géneros más abundantes de colonias adultas en los parches muestreados fueron *Porites*, *Acropora*, *Millepora*, *Undaria*, *Pseudodiploria* y *Siderastrea* (Figura 2.12), mientras que los géneros más abundantes de

juveniles fueron *Porites*, *Undaria* y *Siderastrea* (Figura 2.6). Bajo este panorama general no se observa un vínculo entre la abundancia de juveniles y adultos, ya que se esperaría que los géneros más abundantes de adultos fueran exactamente los mismos con mayor abundancia de juveniles. Sin embargo, al hacer un análisis individual para los géneros *Porites*, *Undaria* y *Siderastrea*, se identificó solo una relación entre la abundancia de juveniles y de adultos de *Porites* y *Undaria*, pero no de *Siderastrea* (Figura 2.17). Los resultados obtenidos en este trabajo concuerdan con estudios previos de reclutamiento, que reportan a *Porites* y *Agaricia* como los géneros de juveniles con mayor abundancia de juveniles en el Caribe (Bak & Engel 1979; Rogers et al. 1984; Harriott & Banks 1995; Edmunds & Carpenter 2001; Ruiz-Zárata & Arias-González 2004; Perera-Valderrama et al. 2016), e incluso Green et al (2008) reportan a *Porites astreoides*, la especie con mayor abundancia de juveniles y adultos en este estudio, como el componente dominante de las comunidades coralinas en varios sitios del Caribe, soportando las observaciones del aumento en su abundancia relativa y dominancia desde 1970. Aunado a esto, la distribución de tallas de adultos de *Porites* y *Undaria* muestra una mayor abundancia de colonias pequeñas menores a 20 cm, lo cual puede estar reflejando una serie de eventos de reclutamiento y en el caso de *Undaria*, la abundancia de colonias pequeñas también sugiere una alta fecundidad (Van Moorsel 1983) que puede estar conduciendo a esta misma abundancia de juveniles.

Acropora fue el segundo género con mayor abundancia de adultos, sin embargo, solo se identificaron tres de sus juveniles aun cuando un número elevado de colonias adultas presentó tallas reproductivas (>25 cm) y el buen estado de salud en que éstas se encontraron sugieren fecundidad (Szmant 1986; Richmond 1997; Lirman 2000; Quinn & Kojis 2005). Para los corales de este género, en particular de *Acropora palmata*, es difícil distinguir relaciones entre adultos y juveniles debido a que su principal forma de reproducción es asexual por fragmentación (Lirman 2003; Baums 2008; Penin et al. 2010) y como consecuencia de la fragmentación, es muy probable que las colonias cercanas entre sí capaces de reproducirse pertenezcan al mismo genotipo (Baums et al. 2006; Baums et al. 2013). Esto limita la fertilización debido a la incompatibilidad genética de gametos (Baums et al. 2005; Fogarty et al. 2012), lo que conduce a una disminución en el reclutamiento sexual (Williams et al. 2008). Kojis y Quinn (2001) reportaron resultados similares a los nuestros en lo referente a la escasez de juveniles de especies que liberan gametos y sugieren que el reclutamiento de corales constructores de arrecife como *A. palmata* es mínimo en el Caribe además, argumentan que éste ocurre principalmente para especies incubadoras. Sin embargo, existen argumentos que nos permiten sugerir que la reproducción sexual de *A. palmata* en los parches arrecifales muestreados es factible, aun cuando no se hayan encontrado juveniles de esta especie. De acuerdo con Gómez Campo (2015), existen diferencias en la composición genotípica de las poblaciones de *A. palmata* en relación al tipo de ambiente en que habitan: en ambientes someros sobre la cresta arrecifal, expuestos a una alta energía del oleaje, las poblaciones presentan mayor

diversidad genotípica, mientras que en ambientes más profundos con menor energía del oleaje, las poblaciones presentan mayor clonalidad. Como consecuencia de estas diferencias genotípicas y del grado de clonalidad, la tasa de reproducción sexual puede variar en función del tipo de ambiente. Dado que los parches arrecifales muestreados, ubicados muy cerca de la cresta arrecifal y en la zona de mayor exposición al oleaje, corresponden al tipo de ambiente en donde se ha reportado una menor clonalidad (Gómez Campo, 2015), se esperaría encontrar un mayor número de reclutas sexuales de *Acropora* que los que fueron identificados. Bajo este argumento sugerimos que la identificación en campo de pocos juveniles de *Acropora* puede estar reflejando características propias de su estrategia reproductiva, como la gran capacidad de dispersión, y no necesariamente un reclutamiento reducido.

Las diferencias entre especies incubadoras y liberadoras de gametos originan patrones de reclutamiento que pueden ser identificados en diferentes escalas. Se sabe que los patrones de reclutamiento para ambas estrategias reproductivas se encuentran en función de la fecundidad asociada a la edad, el número de ciclos reproductivos anuales (Szmant 1986), la conectividad de sus poblaciones (Booth & Brosnan 1995), el desarrollo larval (Richmond & Hunter 1990; Harrison 2011), la capacidad de dispersión de sus larvas (Carlson & Olson 1993; Hughes et al. 2000) y las preferencias en el asentamiento (Sammarco & Andrews 1988). No obstante, los patrones de reclutamiento se reflejan en escalas más amplias para los liberadores de gametos como *Acropora*, y en escalas pequeñas para los incubadores como *Porites* y *Undaria* (Chiappone & Sullivan 1996; Hughes et al. 2000; Doropoulos et al. 2015). Dichos argumentos permiten explicar la abundancia de juveniles de *Porites* y *Undaria* sobre la de *Acropora* en la escala evaluada de parche arrecifal. Por otra parte, para especies incubadoras, cuyas larvas tienden a no dispersarse muy lejos y poseen un tiempo de competencia larval más corto que los liberadores (Harriott 1999; Fraschetti et al. 2003; Vermeij 2005; Olsen et al. 2016), comúnmente se asume una correlación entre la abundancia de adultos y de juveniles (Doropoulos et al. 2015). Los resultados de este estudio son consistentes con esta idea ya que para *Porites* y *Undaria*, dos géneros de incubadores, se encontró esta relación entre juveniles y adultos. Por lo contrario, se asume que para las especies liberadoras como *Acropora*, el origen de los juveniles rara vez es local (Hughes et al. 2000; van Woesik et al. 2014), lo cual conduce a no asumir que los juveniles de *Acropora* que fueron encontrados dentro de un parche arrecifal son producto de la reproducción de las colonias adultas que habitan dentro del mismo. En la búsqueda de patrones de reclutamiento es indispensable tener en cuenta las escalas en que éstos se presentan ya que al omitir esta información, se puede llegar a una interpretación errónea de los resultados.

La distribución espacial de juveniles con respecto a la distribución de colonias adultas refleja también la influencia de las diferentes estrategias reproductivas en el reclutamiento e incluso puede dar indicios de los requerimientos del hábitat para este proceso. El

comportamiento larval en la etapa de asentamiento puede conducir a una agregación de juveniles cuando las larvas se asientan preferentemente cerca de adultos conespecíficos y también cuando la dispersión es limitada, lo cual es particular de especies incubadoras que se asientan muy cerca de la colonia parental (Carlson & Olson 1993). Los resultados de este trabajo muestran que los juveniles de *Porites* y *Undaria* se encuentran asentados cerca de los adultos de su mismo género ya que la distancia promedio total de los juveniles con respecto a todos los adultos congénéricos dentro de cada parche arrecifal es corta (Figura 2.19); además los juveniles de *Porites* presentaron un patrón más claro de distribución espacial que los juveniles de *Undaria*. Se observó que *Porites* prefiere asentarse a una distancia de 2.5-3 m de los adultos y que la frecuencia de juveniles disminuye gradualmente con la distancia. Esto da indicios de la preferencia de asentamiento constante de *Porites* y sugiere que la disminución gradual en la frecuencia de juveniles asentados en distancias mayores a 3 m, solo es un efecto propio de la capacidad de dispersión larval. Por otra parte, la distribución de los juveniles de *Undaria* parece no seguir un patrón ya que, si bien la mayoría de éstos se encuentran asentados en distancias de 3-3.5 m, la frecuencia de juveniles no disminuye gradualmente con la distancia. Esto podría indicar que *Undaria* es más generalista que *Porites* en la selección de sitio para el asentamiento, con respecto a la ubicación de sus congénéricos. La distribución espacial observada de los juveniles de *Porites* y *Undaria* sugiere no solo la influencia de la estrategia reproductiva en su asentamiento, sino también puede dar indicios de la selección larval de un sustrato relacionado con el hábitat de las colonias parentales (Golbuu et al. 2007), e incluso puede resaltar las ventajas que poseen los corales oportunistas como su crecimiento rápido, forma de crecimiento masiva, tolerancia al estrés ambiental y capacidad de persistir en ambientes degradados (Loya et al. 2001; Darling et al. 2012; Doropoulos et al. 2015).

En este estudio se observó que el único de los componentes bentónicos evaluados que parece ser un buen indicador de la abundancia de juveniles a escala de parche arrecifal, es CCA. Se encontró también que en los parches arrecifales muestreados el reclutamiento ocurre principalmente para dos géneros de incubadores considerados como oportunistas: *Porites* y *Undaria* (Darling et al. 2012), y que precisamente éstos dos géneros tienen alta preferencia por el asentamiento larval sobre CCA (Morse et al. 1988; Ritson-Williams et al. 2010; Mason et al. 2011). En el contexto de la situación actual por la que atraviesan los arrecifes del mar Caribe, los resultados obtenidos tienen implicaciones poco favorables en el proceso de recuperación de los arrecifes. Dado que la recuperación y mantenimiento de los arrecifes puede lograrse mediante el reclutamiento sexual de especies constructoras como *Acropora palmata* y no de *Porites* y *Undaria*, es indispensable identificar también las características de hábitat que favorecen el reclutamiento de esta especie. En este estudio se observó escasez de juveniles de *Acropora* y por ello, destacamos la necesidad de hacer más estudios que permitan una mejor comprensión de las condiciones en que ocurre el reclutamiento de esta especie constructora y que permitan la identificación de sitios y condiciones del hábitat en los cuales se vea favorecida su reproducción sexual.

CONCLUSIONES

El proceso de reclutamiento sexual coralino está determinado por todos los factores ambientales e inherentes a la reproducción de los corales que influyen en cada una de sus etapas: producción larval, asentamiento y post-asentamiento. Como se mostró en el capítulo 1, es posible inferir de forma indirecta la capacidad de reclutamiento de una población natural con base en los parámetros que determinan su producción larval, la cual se encuentra en función de la fecundidad, las condiciones que favorecen o limitan el encuentro de gametos, el potencial de fertilización y el desarrollo larval. Sin embargo, aun cuando una adecuada producción larval da la pauta para un reclutamiento coralino exitoso (capítulo 1), éste se encuentra mayormente determinado por los procesos que afectan el asentamiento larval y la supervivencia post-asentamiento, los cuales pueden ser identificados a escalas distintas, e incluso más amplias, que aquellos que afectan la producción larval (capítulo 2). En el caso particular del reclutamiento de *Acropora palmata*, aun cuando los resultados del capítulo 1 sugieren fecundidad de las poblaciones estudiadas, la influencia de los procesos que afectan el asentamiento y supervivencia larval, además de la escala en la que éstos pueden ser identificados, parecen tener mayor influencia en el proceso de reclutamiento y esto puede corroborarse con los resultados del capítulo 2 en que se muestra una ausencia de juveniles de *A. palmata* a escala local de parche arrecifal.

El proceso de reclutamiento en general no puede ser comprendido sin tomar en cuenta las diferentes historias de vida y estrategias reproductivas de los corales, las cuales establecen la abundancia de juveniles, su identidad taxonómica y distribución espacial, así como las relaciones entre adultos y juveniles que pueden ser identificadas en campo (capítulo 2). De esta manera, los parámetros ambientales fungen como reguladores del reclutamiento a lo largo de sus dos últimas etapas, actuando siempre en función de las historias de vida de los corales. Es así que la identificación de los factores que conducen al reclutamiento exitoso, así como de las relaciones entre juveniles y adultos, resulta muy complejo debido a las interacciones y sinergias entre estos factores, además de que requiere análisis en diversas escalas, específicas para cada una de sus etapas.

Se debe tener precaución con la escala en que se llevan a cabo los estudios de reclutamiento que buscan reconocer los parámetros que favorecen y dirigen este proceso, ya que como se observó en el capítulo 2, la buena calidad de hábitat y los factores ambientales comúnmente empleados como descriptores de la salud a nivel arrecifal, no presentan relación con la abundancia de juveniles. Esto sugiere que un arrecife con buena calidad de hábitat de acuerdo con estos parámetros, no necesariamente proporciona los elementos adecuados para el reclutamiento, aun cuando experimentos en laboratorio desarrollados en escalas pequeñas, insinúan que puede ser así. Además, el rol que estos parámetros desempeñan en una escala arrecifal es distinto al rol que tienen en el contexto específico del reclutamiento y en las diferentes escalas en que se lleva a cabo.

Para los arrecifes del Caribe, la comprensión adecuada del proceso de reclutamiento coralino en general es una prioridad, dado que su situación actual indica un remplazo de especies constructoras de arrecife como *Acropora palmata*, por especies oportunistas como *Porites* y *Undaria*. La dominancia de la reproducción asexual en *Acropora palmata*, las desventajas que esto conlleva en la reproducción sexual y la escasez de reclutas sexuales compromete no solo la estabilidad de sus poblaciones sino también la complejidad estructural de los arrecifes y su biodiversidad asociada. Además, una mejor comprensión de las condiciones en que ocurre el reclutamiento de *A. palmata* permitirá identificar los parámetros que favorecen su reproducción a escala local y regional, con lo cual se pueden diseñar estrategias de conservación que incorporen estos parámetros y conduzcan a la protección de sitios en donde el reclutamiento es mayor con el objetivo de promover la recuperación de sus poblaciones y por ende, de los arrecifes en el Caribe.

REFERENCIAS

- AGRRRA, 2010. The AGRRRA Rapid Assessment Protocol. Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment methodology. Versión V5.4. 31 p.
- Albright, R. & Mason, B., 2013. Projected near-future levels of temperature and pCO₂ reduce coral fertilization success. *PLoS ONE*, 8(2).
- Álvarez-Filip, L. et al., 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 276(1669), pp.3019–25.
- Álvarez-Filip, L. et al., 2013. Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific reports*, 3, p.3486.
- Arnold, S.N., Steneck, R.S. & Mumby, P.J., 2010. Running the gauntlet: Inhibitory effects of algal turfs on the processes of coral recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, 414, pp.91–105.
- Arnold, S.N. & Steneck, R.S., 2011. Settling into an increasingly hostile world: The rapidly closing “recruitment window” for corals. *PLoS ONE*, 6(12).
- Aronson, R.B. & Precht, W.F., 2001. White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia*, 460, pp.25–38.
- Babcock, R.C. & Heyward, A.J., 1986. Larval development of certain gamete-spawning scleractinian corals. *Coral Reefs*, 5(3), pp.111–116.
- Babcock, R.C., 1991. Comparative demography of three species of Scleractinian corals using age- and size- dependent classifications. *Ecological Monographs*, 61(3), pp.225–244.
- Bak, R.P. & Engel, M.S., 1979. Distribution, abundance and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractina) and the importance of life history strategies in the parent coral community. *Marine Biology*, 54, pp.341–352.
- Bak, R.P. & Luckhurst, B.E., 1980. Constancy and change in coral reef habitats along depth gradients at Curaçao. *Oecologia*, 47, pp.145–155.
- Banaszak, A. & Álvarez-Filip, L., 2014. Diagnóstico y estado de conservación de las poblaciones de *Acropora* en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos. Informe final. Programa de conservación de especies en riesgo. PROCER-CONANP.
- Baums, I.B., Miller, M.W. & Hellberg, M.E., 2005. Regionally isolated populations of an imperiled Caribbean coral, *Acropora palmata*. *Molecular Ecology*, 14, pp.1377–1390.
- Baums, I.B., Miller, M.W. & Hellberg, M.E., 2006. Geographic variation in clonal structure in a reef-building Caribbean coral, *Acropora palmata*. *Ecological Monographs*, 76(4), pp.503–519.
- Baums, I.B., 2008. A restoration genetics guide for coral reef conservation. *Molecular Ecology*, 17(12), pp.2796–2811.
- Baums, I.B. et al., 2013. Genotypic variation influences reproductive success and thermal stress tolerance in the reef building coral, *Acropora palmata*. *Coral Reefs*, 32(3), pp.703–717.
- Bellwood, D.R. et al., 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429, pp.827–833.
- Birrell, C.L., McCook, L.J. & Willis, B.L., 2005. Effects of algal turfs and sediment on coral settlement. *Marine Pollution Bulletin*, 51(1–4), pp.408–414.

- Birrell, C.L. et al., 2008. Chemical effects of macroalgae on larval settlement of the broadcast spawning coral *Acropora millepora*. *Marine Ecology Progress Series*, 362, pp.129–137.
- Bohnsack, J.A., 1979. Photographic quantitative sampling of hard- bottom benthic communities. *Bulletin of Marine Science*, 29(2), pp.242–252.
- Booth, D.J. & Brosnan, D.M., 1995. The role of recruitment dynamics in rocky shore and coral reef fish communities. *Advances in Ecological Research*, 29(2), pp.309–385.
- Bruckner, A.W., 2002. Proceedings of the Caribbean *Acropora* workshop: potential application of the U.S. endangered species act as a conservation strategy.
- Caley, M.T. et al., 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, pp.477–500.
- Carleton, J.H. & Sammarco, P.W., 1987. Effects of substratum irregularity on success of coral settlement: quantification by comparative geomorphological techniques. *Bulletin of Marine Science*, 40(1), pp.85–98.
- Carlson, D.B. & Olson, R.R., 1993. Larval dispersal distance as an explanation for adult spatial pattern in two Caribbean reef corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 173(2), pp.247–263.
- Cetz-Navarro, N.P. et al., 2015. The effect of filamentous turf algal removal on the development of gametes of the coral *Orbicella annularis*. *PLoS ONE*, 10(2).
- Chiappone, M. & Sullivan, K.M., 1996. Distribution, abundance and species composition of juvenile scleractinian corals in the Florida reef tract. *Bulletin of Marine Science*, 58(2), pp.555–569.
- Claereboudt, M., 1999. Fertilization success in spatially distributed populations of benthic free-spawners: a simulation model. *Ecological Modelling*, 121(2–3), pp.221–233.
- Coates, J.H. & Hovel, K.A., 2014. Incorporating movement and reproductive asynchrony into a simulation model of fertilization success for a marine broadcast spawner. *Ecological Modelling*, 283, pp.8–18.
- Costanza, R. & Mageau, M., 1999. What is a healthy ecosystem? *Aquatic Ecology*, 33, pp.105–115.
- Côté, I.M. et al., 2013. Is Jamaica a good model for understanding Caribbean coral reef dynamics? *Marine Pollution Bulletin*, 76(1–2), pp.28–31.
- Crawley MJ. 2007. *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, England. 942 p.
- Crimaldi, J.P. & Browning, H.S., 2004. A proposed mechanism for turbulent enhancement of broadcast spawning efficiency. *Journal of Marine Systems*, 49, pp.3–18.
- Darling, E.S. et al., 2012. Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. *Ecology Letters*, 15(12), pp.1378–1386.
- De'ath, G. & Fabricius, K., 2010. Water quality as a regional driver of coral biodiversity and macroalgae on the Great Barrier Reef. *Ecological Applications*, 20(3), pp.840–850.
- Denny, M.W. & Shibata, M.F., 1989. Consequences of surf-zone turbulence for settlement and external fertilization. *The American Naturalist*, 134(6), pp.859–889.
- Dixon, D.L., Abrego, D. & Hay, M.E., 2014. Chemically mediated behavior of recruiting corals and fishes: a tipping point that may limit reef recovery. *Science*, 345, pp.892–897.
- Doropoulos, C. et al., 2012. Ocean acidification reduces coral recruitment by disrupting intimate larval-algal settlement interactions. *Ecology Letters*, 15, pp.338–346.

- Doropoulos, C. et al., 2015. Linking demographic processes of juvenile corals to benthic recovery trajectories in two common reef habitats. *PLoS ONE*, 10(5), pp.1–23.
- Doropoulos, C., 2016. Characterizing the ecological trade-offs throughout the early ontogeny of coral recruitment. *Ecological Monographs*, 86(1), pp.20–44.
- Edmunds, P.J. & Carpenter, R.C., 2001. Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. *Pnas*, 98(9), pp.5067–5071.
- Edmunds, P.J., Bruno, J.F. & Carlon, D.B., 2004. Effects of depth and microhabitat on growth and survivorship of juvenile corals in the Florida Keys. *Marine Ecology Progress Series*, 278, pp.115–124.
- Fadlallah, Y.H., 1983. Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals. A Review. *Coral Reefs*, 2, pp.129–150.
- Fogarty, N.D., Vollmer, S. V. & Levitan, D.R., 2012. Weak prezygotic isolating mechanisms in threatened Caribbean *Acropora* corals. *PLoS ONE*, 7(2), p.e30486.
- Fraschetti, S. et al., 2003. Pre- and post-settlement events in benthic community dynamics. *Oceanologica Acta*, 25, pp.285–295.
- Gardner, T.A. et al., 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science*, 301, pp.958–960.
- Gleason, D.F., Danilowicz, B.S. & Nolan, C.J., 2009. Reef waters stimulate substratum exploration in planulae from brooding Caribbean corals. *Coral Reefs*, 28(2), pp.549–554.
- Gleason, D.F. & Hofmann, D.K., 2011. Coral larvae: From gametes to recruits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 408, pp.42–57.
- Golbuu, Y. et al., 2007. Palau's coral reefs show differential habitat recovery following the 1998-bleaching event. *Coral Reefs*, 26(2), pp.319–332.
- Graham, N.A.J. & Nash, K.L., 2013. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 32, pp.315–326.
- Green, D.H., Edmunds, P.J. & Carpenter, R.C., 2008. Increasing relative abundance of *Porites astreoides* on Caribbean reefs mediated by an overall decline in coral cover. *Marine Ecology Progress Series*, 359, pp.1–10.
- Hall, V.R. & Hughes, T.P., 1996. Reproductive strategies of modular organisms: comparative studies of reef-building corals. *Ecology*, 77(3), pp.950–963.
- Harrington, L., Fabricius, K. & De'ath, G., 2004. Recognition and Selection of Settlement Substrata Determine Post-Settlement Survival in Corals. *Ecology*, 85(12), pp.3428–3437.
- Harriott, V.J. & Banks, S.A., 1995. Recruitment of scleractinian corals in the Solitary Islands Marine Reserve, a high latitude coral-dominated community in eastern Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 123(1–3), pp.155–161.
- Harriott, V.J., 1999. Coral recruitment at a high latitude Pacific site: A comparison with Atlantic reefs. *Bulletin of Marine Science*, 65(3), pp.881–891.
- Harrison, P.L., 2011. Sexual reproduction of scleractinian corals. In *Coral Reefs: an ecosystem in transition*. pp. 59–85.

- Hernández-Delgado, E.A., González-Ramos, C.M. & Alejandro-Camis, P.J., 2014. Large-scale coral recruitment patterns on Mona Island, Puerto Rico: evidence of a transitional community trajectory after massive coral bleaching and mortality. *Revista de Biología Tropical*, 62(Suppl. 3), pp.49–64.
- Heyward, A.J. & Babcock, R.C., 1986. Self- and cross-fertilization in scleractinian corals. *Marine Biology*, 90, pp.191–195.
- Highsmith, R.C., 1982. Reproduction by fragmentation in corals. *Marine Ecology Progress Series*, 7(4), pp.207–226.
- Hughes, T.P., 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265(5178), pp.1547–1551.
- Hughes, T.P. & Connell, J.H., 1999. Multiple stressors on coral reefs: a long-term perspective. *Limnology and Oceanography*, 44(3 (part 2)), pp.932–940.
- Hughes, T.P. et al., 2000. Supply-side ecology works both ways: The link between benthic adults, fecundity, and larval recruits. *Ecology*, 81(8), pp.2241–2249.
- Hughes, T.P. & Tanner, J.E., 2000. Recruitment failure, life histories, and long-term decline of Caribbean corals. *Ecology*, 81(8), pp.2250–2263.
- Hughes, T.P. et al., 2002. Detecting regional variation using meta-analysis and large-scale sampling: latitudinal patterns in recruitment. *Ecology*, 83(2), pp.436–451.
- INE, 2000. Programa de Manejo del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos. México. p.224.
- Jackson, J.B.C., 1992. Pleistocene perspectives on coral reef community structure. *American Zoologist*, 32(6), pp.719–731.
- Jackson, J.B.C. et al., 2014. Status and trends of Caribbean coral reefs: 1970-2012, Jompa, J. & McCook, L.J., 2003. Coral-algal competition: Macroalgae with different properties have different effects on corals. *Marine Ecology Progress Series*, 258, pp.87–95.
- Jones, G.P. et al., 2009. Larval retention and connectivity among populations of corals and reef fishes: History, advances and challenges. *Coral Reefs*, 28(2), pp.307–325.
- Kohler, K. E. y Gill, S. M. 2006. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers and Geosciences* 32 (9): 1259-1269.
- Kojis, B.L. & Quinn, N.J., 1985. Puberty in *Goniastrea favulus*, age or size limited? In *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress*. pp. 289–293.
- Kojis, B.L., 1986. Sexual reproduction in *Acropora (Isopora)* species (Coelenterata: Scleractinia) - I. *A. cuneata* and *A. palifera* on Heron Island reef, Great Barrier Reef. *Marine Biology*, 91, pp.291–309.
- Kojis, B.L. & Quinn, N.J., 2001. The importance of regional differences in hard coral recruitment rates for determining the need for coral restoration. *Bulletin of Marine Science*, 69(2), pp.967–974.
- Kramer, P. et al., 2015. Report Card for the Mesoamerican Reef Health.
- Kuffner, I.B. & Paul, V.J., 2004. Effects of the benthic cyanobacterium *Lyngbya majuscula* on larval recruitment of the reef corals *Acropora surculosa* and *Pocillopora damicornis*. *Coral Reefs*, 23(3), pp.455–458.

- Kuffner, I.B. et al., 2006. Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Marine Ecology Progress Series*, 323, pp.107–117.
- Levitan, D.R., 1991. Influence of body size and population density on fertilization success and reproductive output in a free-spawning invertebrate. *Biol. Bull.*, 181, pp.261–268.
- Levitan, D.R., 1998. 6. Sperm Limitation, gamete competition, and sexual selection in external fertilizers. In *Sperm Competition and Sexual Selection*. pp. 175–217.
- Levitan, D.R., 2004. Density-dependent sexual selection in external fertilizers: variances in male and female fertilization success along the continuum from sperm limitation to sexual conflict in the sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. *The American Naturalist*, 164(3), pp.298–309.
- Levitan, D.R., 2005. The distribution of male and female reproductive success in a broadcast spawning marine invertebrate. *Integrative and Comparative Biology*, 45, pp.848–855.
- Lirman, D., 2000. Fragmentation in the branching coral *Acropora palmata* (Lamarck): growth, survivorship, and reproduction of colonies and fragments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 251, pp.41–57.
- Lirman, D., 2001. Competition between macroalgae and corals: Effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs*, 19(4), pp.392–399.
- Lirman, D., 2003. A simulation model of the population dynamics of the branching coral *Acropora palmata*. Effects of storm intensity and frequency. *Ecological Modelling*, 161(3), pp.169–182.
- Loya, Y. et al., 2001. Coral bleaching: the winners and the losers. *Ecology Letters*, 4(2), pp.122–131.
- Lozano-Cortés, D.F. & Zapata, F.A., 2015. Abundance and composition of juvenile scleractinian corals on a fringing reef (Little Reef) off San Andres Island, Colombian Caribbean. *Marine Biology Research*, 11(3), pp.304–312.
- Lundquist, C.J. & Botsford, L.W., 2004. Model projections of the fishery implications of the Allee effect in broadcast spawners. *Ecological Applications*, 14(3), pp.929–941.
- Lundquist, C.J. & Botsford, L.W., 2011. Estimating larval production of a broadcast spawner: the influence of density, aggregation, and the fertilization Allee effect. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68, pp.30–42.
- Mason, B., Beard, M. & Miller, M.W., 2011. Coral larvae settle at a higher frequency on red surfaces. *Coral Reefs*, 30(3), pp.667–676.
- Mcfield, M. & Kramer, P., 2007. *Healthy Reefs for Healthy People: A Guide to Indicators of Reef Health and Social Well-being in the Mesoamerican Reef Region*.
- Miller, M.W., Weil, E. & Szmant, A.M., 2000. Coral recruitment and juvenile mortality as structuring factors for reef benthic communities in Biscayne National Park, USA. *Coral Reefs*, 19(2), pp.115–123.
- Miller, M.W., Williams, D.E. & Fisch, J., 2016. Genet-specific spawning patterns in *Acropora palmata*. *Coral Reefs*, pp.1–6.
- Moláček, J., Denny, M.W. & Bush, J.W.M., 2012. The fine art of surfacing: Its efficacy in broadcast spawning. *Journal of Theoretical Biology*, 294, pp.40–47.
- Van Moorsel, G., 1983. Reproductive strategies in two closely related stony corals (*Agaricia*, Scleractinia). *Marine Ecology Progress Series*, 13, pp.273–283.

- Van Moorsel, G., 1985. Disturbance and growth of juvenile corals (*Agaricia humilis* and *Agaricia agaricites*, Scleractinia) in natural habitats on the reef of Curaçao. *Marine Ecology Progress Series*, 24, pp.99–112.
- Morse, D. et al., 1988. Control of larval metamorphosis and recruitment in sympatric agariciid corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 116(3), pp.193–217.
- Mumby, P.J., Hastings, A. & Edwards, H.J., 2007. Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature*, 450, pp.98–101.
- Mumby, P.J. & Steneck, R.S., 2008. Coral reef management and conservation in light of rapidly evolving ecological paradigms. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(10), pp.555–563.
- Mumby, P.J. et al., 2013. Empirical relationships among resilience indicators on Micronesian reefs. *Coral Reefs*, 32, pp.213–226.
- Nozawa, Y., 2008. Micro-crevice structure enhances coral spat survivorship. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 367(2), pp.127–130.
- Nozawa, Y. & Lin, C.-H., 2014. Effects of colony size and polyp position on polyp fecundity in the scleractinian coral genus *Acropora*. *Coral Reefs*, 33, pp.1057–1066.
- Nozawa, Y., Isomura, N. & Fukami, H., 2015. Influence of sperm dilution and gamete contact time on the fertilization rate of scleractinian corals. *Coral Reefs*, 34(4), pp.1199–1206.
- Nyström, M., Folke, C. & Moberg, F., 2000. Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(10), pp.413–417.
- Oliver, J. et al., 1992. Dispersal of coral larvae from a lagoonal reef-II. Comparisons between model predictions and observed concentrations. *Continental Shelf Research*, 12(7–8), pp.873–889.
- Oliver, J. & Babcock, R.C., 1992. Aspects of the fertilization ecology of broadcast spawning corals: sperm dilution effects and in situ measurements of fertilization. *Biological Bulletin*, 183(3), pp.409–417.
- Olsen, K., Sneed, J.M. & Paul, V.J., 2016. Differential larval settlement responses of *Porites astreoides* and *Acropora palmata* in the presence of the green alga *Halimeda opuntia*. *Coral Reefs*, 35, pp.521–525.
- Padilla, S. A. 1996. Demografía y dinámica poblacional de *Acropora palmata* en Quintana Roo, México. Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias (Biología). Universidad Nacional Autónoma de México. 145 p.
- Pandolfi, J.M. et al., 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*, 301, pp.955–958.
- Penin, L. et al., 2010. Early post-settlement mortality and the structure of coral assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 408, pp.55–64.
- Penin, L. & Adjeroud, M., 2013. Relative importance of recruitment and post-settlement processes in the maintenance of coral assemblages: A multi-scale study in an insular, fragmented reef system. *Marine Ecology Progress Series*, 473, pp.149–162.
- Perera-Valderrama, S. et al., 2016. Condition assessment of coral reefs of two marine protected areas under different regimes of use in the north-western Caribbean. *Ocean and Coastal Management*, 127, pp.16–25.

- Perry, C.T. et al., 2014. Regional-scale dominance of non-framework building corals on Caribbean reefs affects carbonate production and future reef growth. *Global Change Biology*, 21(3), pp.1153–1164.
- Precht, W.F., 2002. Endangered acroporid corals of the Caribbean. *Coral Reefs*, 21, pp.41–42.
- Price, N., 2010. Habitat selection, facilitation, and biotic settlement cues affect distribution and performance of coral recruits in French Polynesia. *Oecologia*, 163(3), pp.747–758.
- Quinn, N.J. & Kojis, B.L., 2005. Patterns of sexual recruitment of acroporid coral populations on the West Fore reef at Discovery Bay, Jamaica. *Revista de Biología Tropical*, 53(1), pp.83–90.
- Randall, C.J. & Szmant, A.M., 2009. Elevated temperature affects development, survivorship, and settlement of the Elkhorn Coral, *Acropora palmata* (Lamarck 1816). *Biological Bulletin*, 217, pp.269–282.
- Richmond, R.H., 1993. Coral reefs: present problems and future concerns resulting from anthropogenic disturbance. *American Zoologist*, 33, pp.524–536.
- Richmond, R.H., 1997. Reproduction and recruitment in corals: critical links in the persistence of reefs. In *Life and death of coral reefs*. pp. 175–197.
- Richmond, R.H. & Hunter, C., 1990. Reproduction and recruitment of corals: comparisons among the Caribbean, the Tropical Pacific, and the Red Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 60, pp.185–203.
- Ritson-Williams, R. et al., 2009. New perspectives on ecological mechanisms affecting coral recruitment on reefs. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, (38), pp.437–457.
- Ritson-Williams, R. et al., 2010. Larval settlement preferences and post-settlement survival of the threatened Caribbean corals *Acropora palmata* and *A. cervicornis*. *Coral Reefs*, 29, pp.71–81.
- Ritson-Williams, R. et al., 2014. Larval settlement preferences of *Acropora palmata* and *Montastraea faveolata* in response to diverse red algae. *Coral Reefs*, 33, pp.59–66.
- Rodríguez-Martínez, R.E., 2008. Community involvement in marine protected areas: The case of Puerto Morelos reef, México. *Journal of Environmental Management*, 88(4), pp.1151–1160.
- Rodríguez-Martínez, R.E. et al., 2014. Assessment of *Acropora palmata* in the Mesoamerican Reef System. *PLoS ONE*, 9(4), pp.1–7.
- Rodríguez-Zaragoza, F. a. et al., 2012. Spatial variation of hermatypic coral assemblages in Cayos Cochinos Archipelago, Honduras. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 40(4), pp.992–1004.
- Roff, G. et al., 2015. Exposure-driven macroalgal phase shift following catastrophic disturbance on coral reefs. *Coral Reefs*, 34, pp.715–725.
- Rogers, C.S. et al., 1984. Scleractinian coral recruitment patterns at Salt River submarine canyon, St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Coral Reefs*, 3, pp.69–76.
- Ruiz-Zárata, M.A. & Arias-González, J.E., 2004. Spatial study of juvenile corals in the Northern region of the Mesoamerican Barrier Reef System (MBRS). *Coral Reefs*, 23(4), pp.584–594.

- Sakai, K., 1998. Effect of colony size, polyp size, and budding mode on egg production in a colonial coral. *Biological Bulletin*, 195(3), pp.319–325.
- Sammarco, P.W. & Andrews, J.C., 1988. Localized dispersal and recruitment in Great Barrier Reef corals: the Helix experiment. *Limnology and Oceanography*, 34(5), pp.896–912.
- Sammarco, P.W., 1991. Geographically specific recruitment and postsettlement mortality as influences on coral communities: The cross-continental shelf transplant experiment. *Limnology and Oceanography*, 36(3), pp.496–514.
- Shapiro, S.S. & Wilk, M.B., 1965. An analysis of variance test for normality (Complete samples). *Biometrika*, 52(3), pp.591–611.
- Smith, S.R., 1992. Patterns of coral recruitment and post-settlement mortality on Bermuda's reefs: comparisons to Caribbean and Pacific reefs. *American Zoologist*, 32, pp.663–673.
- Soong, K., 1991. Sexual reproductive patterns of shallow-water reef corals in Panama. *Bulletin of Marine Science*, 49(3), pp.832–846.
- Stephens, P.A. & Sutherland, W.J., 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(10), pp.401–405.
- Szmant, A.M., 1986. Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral Reefs*, 5, pp.43–54.
- Tebben, J. et al., 2015. Chemical mediation of coral larval settlement by crustose coralline algae. *Scientific Reports*, 5, pp.1–11.
- Tett, P. et al., 2013. Framework for understanding marine ecosystem health. *Marine Ecology Progress Series*, 494, pp.1–27.
- Tillin, H.M., Rogers, S.I. & Frid, C.L.J., 2008. Approaches to classifying benthic habitat quality. *Marine Policy*, 32(3), pp.455–464.
- Tomascik, T., 1991. Settlement patterns of Caribbean scleractinian corals on artificial substrata along a eutrophication gradient, Barbados, West Indies. *Marine Ecology Progress Series*, 77(2–3), pp.261–269.
- Trapon, M.L. et al., 2013. Post-settlement growth and mortality rates of juvenile scleractinian corals in Moorea, French Polynesia versus Trunk Reef, Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 488, pp.157–170.
- Vega Thurber, R.L. et al., 2014. Chronic nutrient enrichment increases prevalence and severity of coral disease and bleaching. *Global Change Biology*, 20(2), pp.544–554.
- Vermeij, M., 2005. Substrate composition and adult distribution determine recruitment patterns in a Caribbean brooding coral. *Marine Ecology Progress Series*, 295, pp.123–133.
- Vermeij, M., 2006. Early life-history dynamics of Caribbean coral species on artificial substratum: the importance of competition, growth and variation in life-history strategy. *Coral Reefs*, 25, pp.59–71.
- Vermeij, M. & Sandin, S.A., 2008. Density-dependent settlement and mortality structure the earliest life phases of a coral population. *Ecology*, 89(7), pp.1994–2004.
- Wallace, C., 1985. Reproduction, recruitment and fragmentation in nine sympatric species of the coral genus *Acropora*. *Marine Biology*, 88, pp.217–233.
- Ward, J.R. et al., 2006. Coral diversity and disease in Mexico. *Diseases of Aquatic Organisms*, 69, pp.23–31.

- Wellington, G.M. & Fitt, W.K., 2003. Influence of UV radiation on the survival of larvae from broadcast-spawning reef corals. *Marine Biology*, 143, pp.1185–1192.
- Wells, P.G., 2003. Assessing health of the Bay of Fundy: Concepts and framework. *Marine Pollution Bulletin*, 46, pp.1059–1077.
- Williams, D.E., Miller, M.W. & Kramer, K.L., 2008. Recruitment failure in Florida Keys *Acropora palmata*, a threatened Caribbean coral. *Coral Reefs*, 27(3), pp.697–705.
- Willis, S.C., Winemiller, K.O. & Lopez-Fernandez, H., 2005. Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia*, 142, pp.284–295.
- Van Woesik, R., Lacharmonise, F. & Köksal, S., 2006. Annual cycles of solar insolation predict spawning times of Caribbean corals. *Ecology Letters*, 9(4), pp.390–398.
- Van Woesik, R., IV, Scott, W.J. & Aronson, R.B., 2014. Lost opportunities: coral recruitment does not translate to reef recovery in the Florida Keys. *Marine Pollution Bulletin*, 88, pp.110–117.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5° edición. Pearson Education. U.S.A. 944 p.
- Zhang, Z., 2008. A simulation study of abalone fertilization. *Journal of Shellfish Research*, 27(4), pp.857–864.

ANEXOS

Anexo 1

Para determinar el número de puntos a emplear en cada fotocuadrante, en el análisis de cobertura de categorías bentónicas, se hizo una curva de acumulación de Puntos-Cobertura (Figura A1). El número total de categorías fue de 14: coral, algas coralinas incrustantes (CCA), tapete algal (TA), tapete algal con sedimento (TAS), macroalgas pardas carnosas, macroalgas verdes calcáreas, macroalgas pardas calcáreas, macroalgas rojas calcáreas, tapete de cianobacterias, octocoral (Subclase Octocorallia, Orden Alcyonacea, excepto *Gorgonia* spp.), gorgonáceo (*Gorgonia* spp.), pasto, invertebrados agresivos y sustrato inerte.

Se analizaron seis fotocuadrantes, correspondientes a seis parches arrecifales con el mayor número de categorías presentes en bentos. Los parches fueron L8, L10, B1, T7, P5. Se probó con 40, 80, 100, 120, 140, 180 y 200 puntos en cada imagen.

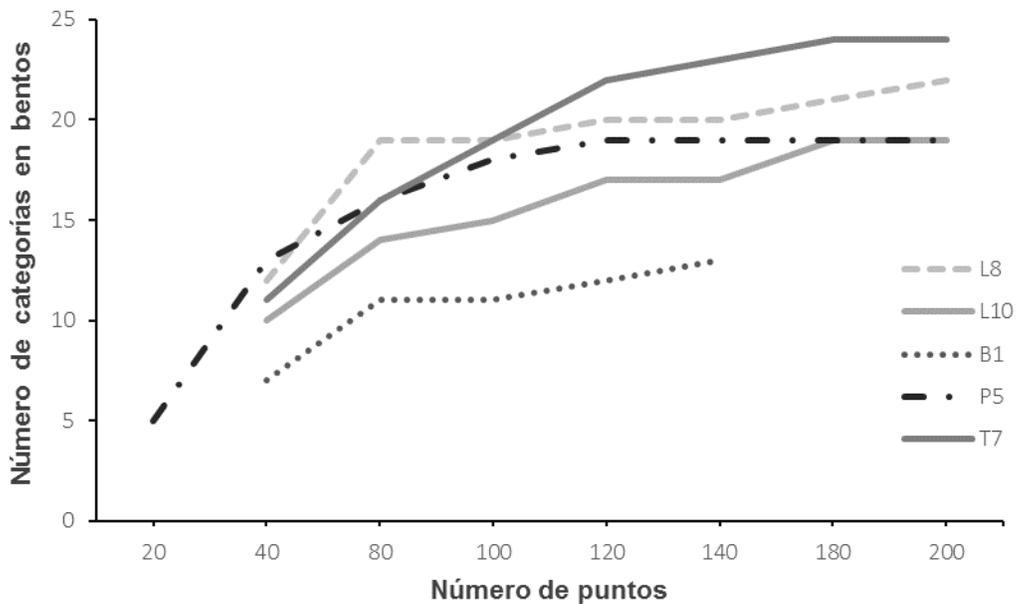


Figura A1. Curva de acumulación de categorías del bentos para seis fotocuadrantes. Se indica el número de puntos (independientes entre sí) empleados para el análisis de cada uno.