El Colegio de la Frontera Sur

Crecimiento del coral *Porites astreoides* bajo distintos regímenes de temperatura

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

Por

Erika Marcela Elizalde Rendón

2010

Dedicatoria

A todos mis amigos que me alentaron a no desistir durante esta etapa de mi vida.

A mi mamá y mami, por hacerme lo que soy como persona.

A mi familia que siempre me ha apoyado.

Agradecimientos

Agradezco al Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet por su apoyo y guía durante la realización de esta tesis.

Gracias al Dr. Julio Espinoza Ávalos y M. en C. Gerardo Leyte Morales por su apoyo y valiosos comentarios, aportaciones al manuscrito y sobre todo por sus consejos.

Al Dr. Héctor A. Hernández Arana y al Dr. Gerald Islebe por sus valiosos comentarios y aportaciones al manuscrito.

Gracias a Aurora Beltrán Torres, por su ayuda en la obtención de las muestras colectadas en campo.

De manera atenta agradezco el soporte financiero proporcionado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) a través de la beca con número de proyecto U48757-F y CONABIO (proyecto DM005).

Gracias también a ECOSUR, campus Chetumal, por su hospitalidad que me bridó durante esta etapa de mi vida.

Por último, un enorme agradecimiento a: Luz María Hernández, te agradezco tu apoyo y tus porras; a mi familia de Chetumal: Quique, Rosy, Don Elías, quienes me brindaron su apoyo cuando más lo necesité; a Isabel, Paty, Marco, Auro, Julio, Matus, les agradezco por su apoyo y amistad incondicional así como a mis compañeros de maestría. De manera especial agradezco a Argelia y Alicia por sus palabras que hicieron que empezara a retomar mi confianza y ver que si puedo, a pesar de estar rodeada de grandes nubes. Todos ustedes fueron de gran ayuda en la tarea más importante de todas: dar un paso más en la vida... ¡mil gracias!

Contenido

Resumen 6

1. Introducción

1.1 Aspectos ecológicos 7

1.2 Bandas de crecimiento 7

1.3 Factores ambientales que limitan el patrón de densidad anual 9

1.4 Estrategias de crecimiento 12

1.5 Antecedentes 13

1.6 Justificación 13

1.7 Objetivo General 14

1.8 Objetivos Particulares 14

1.9 Hipótesis 14

2. Material y Métodos

2.1 Área de estudio 15

2.2 Obtención de muestras 18

2.3 Variables de crecimiento 19

2.4 Datos de las variables ambientales 20

3. Resultados

3.1 Variables de crecimiento 21

3.2 Relaciones entre las variables de crecimiento 23

3.3 Datos de las variables ambientales 27

4. Discusiones

4.1 Variables de crecimiento 27

4.2 Relaciones entre las variables de crecimiento 29

4.3 Relación entre las variables ambientales y las variables de crecimiento 31

5. Conclusiones 32

6. Recomendaciones 33

7. Literatura Citada 34

8. Anexo – Artículo 41

Lista de Tablas

Tabla		Pág.
1	Promedio de la tasa de extensión, densidad y tasa de calcificación de *Porites astreoides* creciendo en diferentes regiones y arrecifes en el Atlántico Oeste. Periodo de tiempo cubierto en cada arrecife, número de corales (*n*), y coeficiente de variación de cada variable de crecimiento (%).	22
2	Promedio esqueletal de la tasa de extensión, densidad y tasa de calcificación y grosor de tejido vivo de *Porites astreoides* creciendo en diferentes regiones en el Atlántico Oeste. Periodo de tiempo cubierto en cada región, número de colonias por localidad (*n*), promedio anual de la TSM, coeficiente de extinción de la luz (k_d), tasa de sedimentación, concentración de nitrógeno y fósforo total disueltos en el agua.	24

Lista de Figuras

Figura		Pág.
1.	Localidades donde fueron colectados los corales: Sistema Arrecifal Veracruzano, Mahahual (México) y Golfo de Guanahacabibes (Cuba). Siglas de los arrecifes estudiados: AA = Anegada de Adentro, AF = Anegada de Afuera, CA = Cabezo, CH = Chopas, GA = Galleguilla, HO = Hornos, EN = Isla de Enmedio, SA = Isla de Sacrificios, VE = Isla Verde, PA = Pájaros, MH = Mahahual y GG = Golfo de Guanahacabibes.	16
2	Relación entre las tres variables de crecimiento de *P. astreoides* para las tres zonas de estudio (Veracruz, Mahahual y Golfo de Guanahacabibes).	25
3	Relaciones entre las tres variables de crecimiento esqueletal estudiadas en *Porites astreoides* del Atlántico Oeste. a) densidad *vs.* tasa de extensión, b) tasa de calcificación *vs.* densidad, y c) tasa de calcificación *vs.* tasa de extensión.	26
4	Positivo de radiografía de una laja de *Porites astreoides* del arrecife Anegada de Afuera, Sistema Arrecifal Veracruzano, Golfo de México. Note la banda de crecimiento de baja densidad en el ápice en las marcas de contacto de la laja. Escala de la barra 2 cm.	30

Resumen

Se ha observado que algunos corales escleractinios masivos contienen registros de crecimiento anual, presentando un patrón de dos bandas alternas de distinta densidad de carbonato de calcio, que se revelan cuando se radiografían lajas del esqueleto coralino. El propósito del presente estudio, fue evaluar las características de crecimiento del coral *Porites astreoides* en ambientes con diferentes condiciones ambientales, así como conocer la estrategia de crecimiento de esta especie en varios arrecifes del Atlántico Oeste: Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV), Arrecife de Mahahual (México) y Arrecife de Golfo de Guanahacabibes (Cuba). Para ello se colectaron varias colonias de *P. astreoides* por arrecife; luego de cada colonia se obtuvieron las tasas de extensión y calcificación y la densidad esqueletal, mediante la técnica de densitometría óptica. Se realizó una prueba de varianza de una vía (ANOVA), apoyado con la prueba de Tukey HSD, para establecer si existían diferencias entre los valores promedio de los parámetros de crecimiento esqueletal de *P. astreoides* para las tres zonas de colecta. El SAV, Mahahual y Golfo de Guanahacabibes registraron una tasa de extensión esqueletal de 3.69, 4.33 y 3.53 mm año^{-1}, una densidad esqueletal de 1.42, 1.62 y 1.71 g cm^{-3}, una tasa de calcificación de 0.52, 0.71 y 0.61 g cm^{-2} año^{-1}, y un grosor de tejido vivo de 3.64, 3.86 y 3.53 mm, respectivamente. La tasa de extensión anual y el grosor de tejido vivo de *P. astreoides* no mostraron diferencias significativas entre las zonas de estudio (p = 0.32 y p > 0.05, respectivamente). La densidad anual y la tasa de calcificación anual resultaron significativamente más bajas en las colonias de Veracruz que en las otras dos zonas de estudio (p = <0.01 en ambos casos). Las relaciones entre los tres parámetros de crecimiento fueron muy similares a las reportadas por otros autores para las especies masivas del género *Porites* en arrecifes del Indo-Pacífico. Al comparar los resultados obtenidos entre las zonas de estudio, se notó que el crecimiento coralino se vio favorecido cuando se encontró bajo condiciones óptimas, es decir, menores valores de sedimentación y concentración de nutrientes, temperaturas más cálidas y alta disponibilidad de luz.

Palabras clave: Densidad, extensión esqueletal, calcificación, bandas de crecimiento anual, estrategias de crecimiento.

1. Introducción

1.1 Aspectos ecológicos

Desde el punto de vista ecológico las comunidades de arrecifes de coral constituyen uno de los ecosistemas más importantes del planeta, ya que son considerados como los más diversos y productivos de todos los ecosistemas naturales. Su alta productividad radica en el eficiente reciclamiento biológico, a las altas tasas de retención de nutrientes y a su estructura que provee hábitats a miles de especies, las cuales utilizan al arrecife como zonas de protección, alimentación y reproducción. Por esta razón, los arrecifes son considerados como uno de los ambientes más diversos, complejos e importantes del medio marino (Dubinski 1990; Vargas-Hernández et al. 1993; Sorokin 1995).

El crecimiento es típicamente considerado como un índice de viabilidad de un organismo, y para los corales puede ser un importante indicador de su estado de salud (Dodge y Brass 1984). En el crecimiento coralino intervienen dos componentes: el crecimiento del tejido vivo, que se da principalmente por medio de la reproducción asexual, y el crecimiento de las partes duras del coral o el esqueleto que se da por la acumulación de carbonato de calcio ($CaCO_3$) producido por el tejido vivo durante un determinado tiempo; dicho en otras palabras, para que el esqueleto sea formado, primero debe de crecer el tejido vivo, y viceversa, así, una fase no puede suceder sin la otra, por lo que ambas partes son indispensables (Barnes y Lough 1992).

1.2 Bandas de crecimiento

Knutson et al. (1972), descubrieron que los esqueletos de algunos corales escleractinios masivos contenían registros de crecimiento anual; éste se manifiesta con la presencia de dos bandas alternas, una de alta densidad (banda oscura) y la otra de baja densidad (banda clara), que se revelaban cuando se radiografiaban lajas del esqueleto coralino cortadas sobre su eje máximo de crecimiento. Un par de bandas –de

densidades alta y baja densidad- representan un año de crecimiento (Highsmith et al. 1983; Barnes y Devereux 1988).

Las diferencias entre la banda de alta densidad y la banda de baja densidad se debe a una variación cíclica en la cantidad de material depositado (i.e. tasa de calcificación) como un resultado de los cambios ambientales estacionales (Lough y Barnes 1992; Cruz-Piñón et al. 2003), lo cual influye en la manera en que los esqueletos crecen (Barnes y Lough 1993; Taylor et al. 1993), registran información (Taylor et al. 1995; Barnes et al. 1995; Barnes y Lough 1996) y cuáles variables ambientales controlan el proceso de crecimiento (Barnes y Lough 1999; Lough y Barnes 1997, 2000).

Las variables de crecimiento coralino que pueden ser recuperados del bandeo esqueletal anual son la tasa de extensión anual (cm año^{-1}), es decir, su crecimiento lineal en el tiempo; la densidad del esqueleto (g cm^{-3}), que es la distribución del carbonato de calcio dentro del esqueleto, y la tasa de calcificación anual (g cm^{-2} año^{-1}), que es la masa de carbonato de calcio depositado en un determinado tiempo. La tasa de calcificación anual, es el producto de la tasa de extensión anual y la densidad esqueletal del año correspondiente (Dodge y Brass 1984; Carricart-Ganivet y Barnes 2007).

Estos parámetros han sido utilizados por diversos investigadores, ya sea aisladamente o en conjunto, para poder explicar las diferencias en el crecimiento que se da entre especies coralinas (Guzmán y Cortés 1989), morfotipos (Knowlton et al. 1992; van Veghel y Bosscher 1995; Cruz-Piñón et al. 2003), arrecifes (Risk y Sammarco 1991), ambientes (Baker y Weber 1975; Scoffin et al. 1992; Carricart-Ganivet y Merino 2001) y tendencias temporales (Hudson 1981; Tomascik y Sander 1985). Este tipo de información se ha podido rescatar tanto en corales ramificados como masivos, siendo estos últimos los más usados para este tipo de estudios; principalmente pertenecientes a los géneros *Porites* en el Indo-Pacífico y *Montastraea* en el Atlántico Oeste, por ser los principales constructores de arrecifes respectivamente para cada zona (Carricart-Ganivet 2007). Además, los corales masivos permiten reconstruir las condiciones

ambientales que hubo en el pasado por periodos a largo plazo en las zonas tropicales (Barnes y Lough 1993, 1996), mientras que los corales ramificados, por su continua fragmentación, no podrían aportar la misma información que proporcionan los corales masivos (Sorokin 1995).

1.3 Factores ambientales que limitan el patrón de bandeo de densidad anual

Existen varios factores ambientales que limitan la distribución, forma, tipo e influyen en el crecimiento de los corales hermatípicos; pero las variables ambientales que han sido involucradas como controladores en la esqueletogénesis son la luz que penetra la columna de agua, la temperatura del agua de mar, la sedimentación de la columna de agua (resuspensión y/o turbidez), la cantidad de nutrientes y la energía hidráulica (Scoffin et al. 1992; Edinger et al. 2000; Carricart-Ganivet y Merino 2001; Cruz-Piñón et al. 2003), principalmente. Por tal motivo, la tasa de calcificación se ve afectada con respecto a las variaciones que presente el patrón de crecimiento durante un año (Carricart-Ganivet 2007).

Diversos autores, han observado que la intensidad de luz y la temperatura del mar superficial (TSM) son los principales factores que se involucran para explicar el patrón de bandeo (Tomascik y Sander 1985; Taylor et al. 1993; Lough y Barnes 2000). La TSM es un importante controlador en la depositación del carbonato de calcio en su forma de aragonita en los corales (Highsmith 1979; Hudson 1981; Carricart-Ganivet 2007). Por ejemplo, Marshall y Clode (2004), mostraron en condiciones de laboratorio, que ya sea que baje o suba 1°C el promedio anual de la temperatura del mar superficial con respecto al rango óptimo para los corales (25 – 28 ºC), la tasa de calcificación se verá afectada, mostrando una clara disminución (Barnes y Devereux 1988; Marshall y Clode 2004). Por otro lado, la formación de la banda de alta densidad ha sido relacionada con altas TSM, mientras que las de baja densidad corresponden a TSM bajas (Highsmith 1979; Hudson 1981; Klein et al. 1993; Cruz-Piñón et al. 2003; Wórum et al. 2007). En contraste, en el género de *Porites* se ha visto que la formación de la banda de alta

densidad se forma en invierno o periodos de temperaturas bajas (Barnes y Lough 1993; Carricart-Ganivet 2007).

Así mismo, se ha visto que los corales ramificados son los primeros en ser dañados, mostrando blanquemiento coralino, ante alteraciones en la TSM. Los corales que forman estructuras masivas resisten TSM altas (30 – 31 ºC), viéndose afectados una vez que la severidad de las condiciones se hayan prolongado hasta 5 meses, dándose el blanqueamiento coralino y por consiguiente una baja en la tasa de calcificación (Westmacott et al. 2000; Al-Horani 2005; Sammarco et al. 2006). La exposición prolongada a TSM altas puede conducir a la muerte parcial o total no sólo de colonias individuales, sino también de grandes áreas de arrecife, mientras que si la exposición es de horas o días, el coral tiene posibilidades de recuperarse (Westmacott et al. 2000; Sammarco et al. 2006).

Debido a su dependencia con las algas endosimbióticas (zooxantelas), los corales constructores de arrecifes están restringidos a la zona fótica, por eso los arrecifes se desarrollan en aguas claras y transparentes, para que las zooxantelas puedan llevar a cabo el proceso de la fotosíntesis (Sorokin 1995). Entre las principales ventajas que se da en esta relación, es que al coral le permite depositar el carbonato de calcio a su esqueleto de una forma más rápida (Hudson, 1981; Dodge y Vaišnys 1982; Chávez e Hidalgo 1988; Muscatine et al. 1989; Marubini y Davies 1996; Marshall 1996). Se podría pensar, que aquellos corales que se encuentran bajo condiciones óptimas de luz crecerían continuamente, pero no es así, ya que la intensidad solar afecta en gran medida a los corales zooxantelados, debido a que al recibir constantemente radiación solar, las zooxantelas llegan a un nivel de saturación que limita el proceso de la fotosíntesis y por consiguiente la tasa de calcificación se ve inhibida durante este periodo de saturación (Kleypas et al. 1999; Marshall y Clode 2004; Enríquez et al. 2005).

En los lugares donde existen un gran número de escorrentías, la sedimentación (resuspensión y/o turbidez) puede verse incrementada, y esta ser un factor que cause

problemas a los corales, pudiéndoles ocasionar en algunos casos estrés fisiológico por el exceso de partículas suspendidas, o la muerte en el peor de los casos, debido a que el sedimento lo cubriría por completo (Dodge y Vaišnys 1982; Vago et al. 1994; Sorokin 1995; Barnes y Lough 1999). La sedimentación también provoca una disminución en las características de crecimiento en los corales (principalmente tasa de extensión), debido a la turbidez que genera, impidiendo de esta forma la penetración de la luz necesaria para los corales zooxantelados, además el coral utiliza gran parte de su energía en la formación de mucus y limpieza (Dodge y Vaišnys 1982; Scoffin et al. 1992; Carricart-Ganivet y Merino 2001).

Por otro lado, la alta tasa de nutrientes disueltos en el agua tiene influencia en la formación del esqueleto coralino. Por ejemplo, se ha documentado que cuando las concentraciones de fósforo y nitrógeno aumentan en el medio, la cantidad de nutrientes y proteínas en el tejido vivo aumentan; así mismo, la densidad de zooxantelas y la fotosíntesis se ven favorecidas, mientras que la tasa de calcificación se ve reducida (Tomascik y Sander 1985; Marubini y Davis 1996; Lough y Barnes 2000). Esto podría deberse a la posible competencia que existe por el carbono inorgánico entre las zooxantelas y el coral, las primeras para realizar la fotosíntesis y el segundo para formar el esqueleto (Marubini y Davis 1996, Cruz-Piñón 2002).

Aunado a esto, Lough y Barnes (1992) mencionan que dependiendo del grosor de la capa de tejido vivo que tenga el coral, será mayor la contribución en el bandeo de alta densidad; además sugieren que este grosor en la capa de tejido vivo disminuye cuando hay condiciones adversas y reconocen que el mínimo grosor de tejido vivo para los *Porites* masivos de la Gran Barrera Arrecifal Australiana es de 2-3 mm para que un coral pueda seguir creciendo y sobrevivir; menos de 2 mm indica que el tejido está muriendo y por ende el coral mostrará características de crecimiento bajas. Por lo general, esta capa de tejido en *Porites* tiene un promedio de 5-6 mm de grosor (Barnes y Lough, 1999).

1.4 Estrategias de crecimiento

El crecimiento esqueletal del coral y sus variaciones pueden ser controlados por dos principales factores: 1) la disponibilidad de energía para la actividad de depositación del material calcáreo (i. e. tasa de calcificación) (Fang et al. 1989), y 2) la forma en que es usado el material calcáreo por el coral para la construcción de su esqueleto (Carricart-Ganivet y Merino 2001). El segundo aspecto da como resultado dos posibles estrategias de crecimiento, de acuerdo al énfasis dirigido: ya sea para incrementar su extensión esqueletal lineal o su densidad esqueletal. Por ejemplo, *Porites* invierte sus recursos de calcificación para aumentar su extensión esqueletal, y las colonias que tienen esqueletos menos densos tienden a tener una mayor tasa de calcificación; sin embargo, hay corales que invierten sus recursos de calcificación para construir esqueletos más densos (i.e. *Montastraea*) (Carricart-Ganivet 2004, 2007). Recientemente, se ha sugerido que probablemente las condiciones ambientales ejercen una influencia selectiva en estas dos estrategias de crecimiento, teniendo repercusiones para la evolución, diversidad, distribución y abundancia de los arrecifes de coral (Carricart-Ganivet 2007).

Todo parece indicar que dicha estrategia de crecimiento obedece al arreglo arquitectónico que tiene los esqueletos de cada género (Carricart-Ganivet 2007). En los esqueletos de *Porites* el arreglo arquitectónico es de tipo cerioide, así como las sinapticulotecas, lo que permite que el tejido se mueva y ocupe sitios más profundos durante el invierno, lo que ocasiona, a su vez, una depositación de material calcáreo en las estructuras formadas durante el verano inmediato anterior, originando la banda de alta densidad y este desfase en la formación de dicha banda puede llegar a ser de hasta 8 meses, dependiendo de la profundidad que alcance el tejido vivo (Barnes y Lough 1993; Carricart-Ganivet 2007). En otras palabras, la banda de alta densidad se hace aparente durante el verano pero ésta se forma en periodos de temperaturas bajas.

1.5 Antecedentes

Desde el descubrimiento de las bandas anuales de crecimiento, estas han sido utilizadas para conocer retrospectivamente las características de crecimiento (Barnes y Lough 1993; Taylor et al. 1993); a su vez, el patrón de bandeo ha proporcionado información sobre como registran información sobre las condiciones ambientales del agua que influyeron en el crecimiento de los corales (Bernard et al. 1974; Hudson 1981; Dodge y Brass 1984; Cortes y Risk 1985; Barnes y Lough 1993, 1996, 1999; Barnes et al. 1995;Lough y Barnes 1997, 2000; Taylor et al. 1995), la variación en la temperatura (Goreau 1977; Druffel 1982); las fluctuaciones climáticas (Barnes y Lough 1996; Lough y Barnes 2000), y de qué forma los factores ambientales intervienen en la formación del patrón de bandeo anual de densidad (Lough y Barnes 1997, 2000; Barnes y Lough 1999); además de que los corales masivos son una valiosa herramienta como registros ambientales proxy (Barnes y Lough 1999). Sin embargo, para usar a los corales con mayor certeza en las reconstrucciones ambientales, es necesario conocer el mecanismo mediante el cual los esqueletos de coral crecen y registran información (Barnes et al. 1995; Cruz-Piñón et al. 2003), así como entender la influencia de los factores biológicos y ambientales en el crecimiento coralino (Barnes y Lough 1990).

1.6 Justificación

Además de que se distribuye ampliamente y es muy común en el Atlántico Oeste (Veron 2000), *Porites astreoides* es la única especie masiva de este género en la región. A pesar de que esta especie es considerada como un importante constructor de arrecifes en esta región (Goreau 1959), y que tiene el potencial para ser usado como proxy en estudios de registros ambientales, se desconocen las características de su crecimiento; solo Highsmith et al. (1983) describen los parámetros de crecimiento de esta especie, para el cayo Carrie Bow, en Belice, mientras que Mallela y Perry (2007) muestran algunos datos de crecimiento en Río Bueno, Jamaica. Por esta razón, el objetivo de este documento es aportar información con respecto a la tasa de extensión esqueletal, densidad y tasa de calcificación del coral constructor de arrecifes *Porites*

astreoides (Lamarck 1816) creciendo en varios arrecifes del Atlántico Oeste, bajo diferentes condiciones ambientales, ampliando nuestro rango de observaciones de este tipo e incrementar nuestro conocimiento sobre el crecimiento coralino.

1.7 Objetivo General

Determinar las características de crecimiento en el coral *Porites astreoides* viviendo bajo distintas condiciones ambientales.

1.8 Objetivos Particulares

- Medir la tasa de extensión esqueletal (cm año^{-1}), la densidad esqueletal (g cm^{-3}), la tasa de calcificación (g cm^{-2} año^{-1}) y el grosor del tejido vivo en el coral *Porites astreoides* en tres localidades (Veracruz, Mahahual; México y Golfo de Guanahacabibes; Cuba).
- Establecer si existen diferencias significativas entre los parámetros de crecimiento (extensión esqueletal, densidad y calcificación) entre las tres localidades de colecta.
- Analizar las relaciones entre los tres parámetros de crecimiento para establecer el patrón de crecimiento de *P. astreoides.*
- Inferir si las características de crecimiento de *P. astreoides* presenta alguna relación con los factores ambientales.

1.9 Hipótesis

Tomando en cuenta, que las características esqueléticas de *P. astreoides* son las mismas que tienen las especies de *Porites* masivas en el Indo-Pacifico, se esperaría encontrar esqueletos más densos en aguas con condiciones sub-óptimas para el crecimiento coralino (p. ej., en arrecifes de Veracruz) y con mayor tasa de extensión esqueletal y de calcificación en aguas con condiciones optimas (p. ej., en los arrecifes del Caribe).

2. Material y Métodos

2.1 Área de estudio

Para la realización de este proyecto se escogieron tres zonas arrecifales que presentan condiciones ambientales sub-óptimas y óptimas para el crecimiento coralino, el Sistema Arrecifal Veracruzano, en el Golfo de México (condiciones sub-óptimas) y dos arrecifes del Mar Caribe Mahahual, México y Golfo de Guanahacabibes, Cuba (condiciones óptimas) (Figura 1).

El Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) está representado por un complejo de 20 arrecifes (19º 03' - 19º 12' N; 95º 56' - 96º 08' W) (Carricart-Ganivet y Horta-Puga 1993); en su mayoría son de tipo plataforma y se encuentran divididos en dos grupos por la desembocadura de los ríos Jamapa-Atoyac: 1) el grupo sur, frente al poblado de Antón Lizardo, donde están los arrecifes: Anegada de Afuera, Topatillo, Santiaguillo, Anegadilla, Polo, Isla de Enmedio, Blanca, Chopas, El Rizo y Cabezo; y 2) el grupo norte, frente al Puerto de Veracruz, en donde se localizan los arrecifes de Punta Gorda y Punta Majagua, Galleguilla, Anegada de Adentro, La Blanquilla, La Gallega, Pájaros, Isla Verde, Hornos, Isla de Sacrificios y Punta Mocambo (Carricart-Ganivet y Horta-Puga 1993).

El crecimiento de los corales y arrecifes del SAV se ve controlado y afectado por diversos factores ambientales que crean condiciones sub-óptimas de desarrollo dado que: 1) se localiza frente a la Ciudad y Puerto de Veracruz, donde las aguas residuales prácticamente son vertidas de manera directa al mar, lo que genera un enriquecimiento de nutrientes en la zona, 2) está influenciado por gran cantidad de descargas fluviales, principalmente de los ríos Jamapa-Atoyac y Papaloapan, con la consecuente baja en salinidad y aporte de gran cantidad de sedimentos y materia orgánica, lo que aumenta la turbidez y disminuye notablemente la penetración de la luz en la época de lluvias (Horta-Puga y Carricart-Ganivet 1990; Jordán 1993; Cruz-Piñón et al. 2003), y 3) la temperatura media del mar oscila entre los 23 y 29 °C (Secretaría de Marina 1978).

Figura 1. Localidades donde fueron colectados los corales: Sistema Arrecifal Veracruzano, Mahahual (México) y Golfo de Guanahacabibes (Cuba). Siglas de los arrecifes estudiados: AA = Anegada de Adentro, AF = Anegada de afuera, CA = Cabezo, CH = Chopas, GA = Galleguilla, HO = Hornos, EN = Isla de Enmedio, SA = Isla de Sacrificios, VE = Isla Verde, PA = Pájaros, MH = Mahahual y GG = Golfo de Guanahacabibes.

En el Caribe mexicano, el margen oriental de la península de Yucatán se encuentra bordeada por un arrecife discontinuo, que corre desde el extremo norte de la península (sur de Isla Contoy) hasta la bahía de Chetumal en el sur, y se prolonga más hacia el sur de nuestras costas. En esta zona se ha registrado un total de 56 especies de corales zooxantelados (Beltrán-Torres y Carricart-Ganivet 1999).

El crecimiento de los corales y arrecifes se ve influenciado principalmente por los siguientes factores: 1) la naturaleza kárstica del suelo, la cual provoca que el agua de lluvia se filtre rápidamente hacia los mantos freáticos, impidiendo la formación de ríos, por lo que no existe transporte de sedimentos hacia los océanos; esto da como resultado una transparencia elevada en el agua marina (Jordán-Dahlgren 1993), 2) sólo en la parte norte (Cancún, Cozumel e Islas Mujeres) y centro (Playa del Carmen) existe un desarrollo turístico importante; mientras que el resto del Caribe mexicano no presenta gran desarrollo humano cerca de la costa, por lo que prácticamente no existe vertimiento de aguas residuales de forma directa al mar, por lo que, no hay un gran enriquecimiento de nutrientes (Jordán-Dahlgren 1993; Cruz-Piñón et al. 2003), y 3) la temperatura media del mar oscila entre los 27 y 30° C (Secretaría de Marina 1978; Jordán-Dahlgren 1993, Carricart-Ganivet 2004).

Mahahual se localiza al sur de Quintana Roo (18º 43’ N y 87º 41’ W), el arrecife coralino se encuentra muy cercano a la costa (300 m); su laguna arrecifal es somera (1-2 m de profundidad), con lechos de pastos marinos (*Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme*) y amplias zonas arenosas donde se ubican varios arrecifes de tipo parche. El antearrecife y la cresta arrecifal, albergan la mayor diversidad del sitio, mientras que el arrecife frontal está poco desarrollado en comparación con otras áreas del Caribe mexicano (Jordán 1979; Tunnell et al. 1993).

El Golfo de Guanahacabibes rodea Pinar del Río, una de las seis provincias cubanas (22˚ 42’ N y 84˚ 02’ W) que limita al este con la provincia de La Habana; al norte colinda con el Golfo de México y al sur con el Golfo de Batabanó; al oeste sus costas son los límites orientales del Estrecho de Yucatán. La costa norte, desde la península de

Gaunahacabibes hasta Bahía Honda, está bordeada de una doble hilera de cayos y bajos llamados Los Colorados. Mar adentro sobre la costa sur se extienden y se levantan una multitud de cayos y cayuelos que forman grupos y archipiélagos (Herrera 1991).

Los arrecifes coralinos que crecen en el Golfo de Guanahacabibes, son considerados arrecifes costeros que se desarrollan a lo largo de todo el borde externo de la plataforma. La arena y el sustrato de carbonato son los tipos de fondo que caracterizan esta zona de arrecifes. Los ríos de Pinar del Río son en general cortos y de poco caudal. Algunos de ellos son: el Mantua, Malas Aguas, Pan de Azúcar, Rosario, Guajaibón y Ortigosa, San Juan y Martínez, Guamá, Hondo, Los Palacios, San Cristóbal, San Diego y otros menores, lo que hace que el aporte de materia orgánica y sedimentos sean mínimos (Herrera 1991). La temperatura promedio del mar es de 26.6° C (Secretaría de Marina 1978).

2.2 Obtención de muestras

Para la obtención de muestras se realizaron dos salidas de campo, una de ellas a los arrecifes del SAV (Julio 2007), y la segunda al arrecife de Mahahual (Septiembre 2007). En cada una de las dos zonas de muestreo se colectaron al azar 10 colonias de coral vivas de *Porites astreoides,* tomando en cuenta que Lough y Barnes (1992) demostraron que hasta con un mínimo de cuatro colonias se puede conocer el patrón de crecimiento para el género *Porites.*

Cada colonia de coral colectada tenía entre 15-20 cm de alto, con la finalidad de que se pudieran obtener suficientes lajas con registros anuales de crecimiento y a su vez se lograra apreciar las variaciones que presenta el patrón de crecimiento. Todas las colonias fueron extraídas de una profundidad de 2-5 m, para garantizar la presencia de estos corales y homogenizar nuestro muestreo. Es importante mencionar, que por diversos problemas metodológicos (dificultad de encontrar colonias de *P.* astreoides con las características requeridas (antes mencionadas) en ciertos arrecifes del SAV, cortes

erróneos y muchas oquedades por organismos bioerosionadores), en varios casos impidieron la lectura de las características de crecimiento de las colonias colectadas.

Las muestras de coral del Golfo de Guanahacabibes se obtuvieron con anterioridad (Enero 2004), cumpliendo con las mismas condiciones con las que se colectaron las muestras del SAV y Mahahual. En el laboratorio, las colonias fueron sumergidas en cubetas que contenían agua corriente para principalmente eliminar el exceso de sedimentos que había sobre de ellas; el motivo por el cual se enjuagaron de esta forma fue para proteger y mantener la capa de tejido vivo que aún había en ellas. De cada colonia se obtuvo una laja de ~7 mm de grosor, haciendo un corte de manera vertical y sobre el eje máximo de crecimiento, usando una sierra de filo diamantado. Todas las lajas se enjuagaron sumergiéndolas de nuevo en agua corriente y se secaron a 80 °C por 24 h en un horno de secado digital Felisa.

2.3 Variables de Crecimiento

A cada laja obtenida se le tomó una radiografía con un equipo convencional de rayos-X CGR, acompañada de un juego de estándares de aragonita de densidad conocida y de diferente grosor, así como una barra de aluminio de grosor constante colocada en dirección del eje cátodo-ánodo del aparato de rayos-X, para corregir el efecto tacón (Carricart-Ganivet y Barnes 2007). Las condiciones de exposición fueron: 50 kV, 100 mA, 5 mAs y a una distancia focal de 1.8 m, utilizando una película Kodak® MIN-R 2000 para mamografía de 24x30 cm. Estas condiciones permitieron tener el mayor contraste y la más exacta reproducción de las variaciones internas en densidad (Guillaume 1994). Las radiografías que se obtuvieron fueron digitalizadas utilizando un escáner con adaptador para radiografías (MICROTEK, Inc; http//www.microteck.com) con una resolución de 300 dpi, y por medio del programa Adobe Photoshop 6.0 (Adobe Systems Incorporated, USA); se hicieron positivos de las mismas con una resolución final de 75 dpi.

Los valores de la tasa de extensión esqueletal (cm año^{-1}) y densidad esqueletal (g cm^{-3}) se obtuvieron con el software gratuito Image J para Windows. Estas variables se midieron sobre el eje máximo de crecimiento, siguiendo la técnica de densitometría óptica, con una variante en la misma (la cual consistió en tomar el valor crudo obtenido del "track" hecho sobre la imagen de la laja, y no el valor de densidad óptica), con la finalidad de que se vieran con mayor definición los picos del bandeo anual (ver Carricart-Ganivet y Barnes 2007). La tasa de calcificación anual (g cm^{-2} yr^{-1}) se obtuvo multiplicando los valores de la tasa de extensión por el valor de la densidad esqueletal del mismo año (Dodge y Brass 1984). Los cálculos incluyeron el efecto del grosor de las lajas, el cual fue obtenido con un vernier (precisión = 0.1 mm) midiendo en cada centímetro a lo largo de las lajas. El grosor del tejido vivo se midió en cada laja sobre el eje máximo de crecimiento, utilizando un vernier digital (0.1 mm de precisión).

Para establecer si existían diferencias entre los valores promedio de las variables de crecimiento esqueletal (extensión, calcificación y densidad) de *P. astreoides* entre las tres zonas de colecta (i.e., condiciones subóptimas *vs.* condiciones óptimas para el crecimiento coralino), se utilizó una prueba de análisis de varianza ANOVA de una vía, respaldado con una prueba *a* posteriori de Tukey HSD (Zar 1999). Los resultados obtenidos en esta investigación, con respecto a las variables de crecimiento, se compararon con los datos de crecimiento para *P. astreoides* en Belice, obtenidos de Highsmith et al. (1983) y de Mallela y Perry (2007) para la zona de Jamaica, esperando encontrar mayor similitud con los de Mahahual y Golfo de Guanahacabibes. Finalmente, mediante regresiones simples se analizaron las relaciones entre los tres parámetros de crecimiento, para establecer la estrategia de crecimiento que *P. astreoides* muestra tanto en el Golfo de México como en el Mar Caribe.

2.4 Datos de las variables ambientales

Los datos de la TSM se obtuvieron de la base de datos de HadISST producidos por la Oficina Meteorológica del Reino Unido para el período de 1995 al 2007. Esta fuente representa promedios de TSM de una resolución espacial de 1° a 2°, obtenidos de

barcos de oportunidad (Wórum et al. 2007). Los demás factores ambientales, para el caso de Veracruz y Mahahual, fueron tomados de Cruz-Piñón et al. (2003). Lamentablemente, no se encontraron datos de las condiciones físico-químicas del agua de mar para la zona del Golfo de Guanahacabibes.

3. Resultados

3.1 Variables de crecimiento

Se colectaron 59 colonias del coral *Porites astreoides;* 44 fueron obtenidas de 10 arrecifes pertenecientes al Sistema Arrecifal Veracruzano, 7 en el arrecife de Mahahual y 8 en el Golfo de Guanahacabibes (Figura 1). El promedio anual que registró la tasa de extensión en el SAV varió entre 2.79 (0.98) mm año^{-1} (arrecife Chopas) y los 4.81 (1.48) mm año^{-1} (arrecife Isla Verde); la densidad esqueletal fluctuó entre los 1.29 (0.29) g cm^{-3} (arrecife Chopas) y los 1.71 (0.21) g cm^{-3} (arrecife Cabezo); mientras que la tasa de calcificación registró un valor mínimo de 0.35 (0.11) g cm^{-2} año^{-1} (arrecife Chopas) y un valor máximo de 0.77 (0.30) g cm^{-2} año^{-1} (arrecife Cabezo) (Tabla 1). La densidad esqueletal fue la variable de crecimiento más constante, con un coeficiente de variabilidad del 10.7% (S.D. como un porcentaje de la media) entre las 59 colonias muestreadas. La tasa de extensión y la tasa de calcificación mostraron coeficientes de variabilidad del 17.6% y 22.9%, respectivamente (Tabla 1).

En primera instancia, los sitios del SAV se separaron y analizaron considerando a las regiones norte (seis sitios) y sur (cuatro sitios) inclusive cada arrecife, se analizó por separado, pero debido a que se encontraron diferencias significativas en solo dos variables de dos arrecifes, se tomó la decisión de tomar el conjunto del SAV como un sitio. Las diferencias encontradas fueron en la densidad (entre los arrecifes de Cabezo e Isla de Sacrificios (p = 0.09); y en la tasa de calcificación (entre los arrecifes Cabezo e Isla Verde (p < 0.02 en ambos casos).

Tabla 1. Promedio de la tasa de extensión, densidad y tasa de calcificación de *Porites astreoides* creciendo en diferentes regiones y arrecifes en el Atlántico Oeste. Periodo de tiempo cubierto en cada arrecife, número de corales (*n*), y coeficiente de variación de cada variable de crecimiento (%). Los acrónimos de los arrecifes se muestran en la Figura 1 (desviación estándar en paréntesis).

Región	Arrecife	*n*	Periodo de tiempo	Tasa de extensión mm año^{-1}	Densidad g cm^{-3}	Tasa de calcificación g cm^{-2} año^{-1}
Golfo de México (SAV)	AA	2	2002-2006	2.94 (0.55)	1.42 (0.06)	0.42 (0.05)
	AF	5	1999-2006	3.16 (0.86)	1.55 (0.24)	0.48 (0.10)
	CA	2	2003-2006	4.41 (1.20)	1.71 (0.21)	0.77 (0.30)
	CH	4	2004-2006	2.79 (0.98)	1.29 (0.29)	0.35 (0.11)
	GA	9	1999-2006	4.09 (1.21)	1.30 (0.08)	0.53 (0.15)
	HO	5	2001-2006	3.83 (0.64)	1.33 (0.12)	0.50 (0.05)
	EN	4	2001-2006	3.63 (0.78)	1.52 (0.11)	0.56 (0.16)
	SA	4	2002-2006	2.95 (0.70)	1.64 (0.16)	0.49 (0.14)
	VE	5	1997-2006	4.81 (1.48)	1.45 (0.11)	0.69 (0.18)
	PA	4	1998-2006	3.58 (0.47)	1.33 (0.09)	0.48 (0.07)
Caribe Mexicano	MH	7	1995-2006	4.33 (1.22)	1.63 (0.22)	0.71 (0.23)
Costa Norte de Cuba	GG	8	1997-2004	3.53 (1.19)	1.72 (0.15)	0.61 (0.22)
Coeficiente de variación %				17.6	10.7	22.9

Tomando en cuenta los valores de las tres regiones estudiadas (i.e., SAV, Mahahual y Golfo de Guanahacabibes), el promedio anual de la tasa de extensión esqueletal de las colonias de *Porites astreoides* varío de 3.53 (1.19) mm año^{-1} (Golfo de Guanahacabibes) a 4.33 (1.22) mm año^{-1} (Mahahual); la densidad esqueletal tuvo un intervalo entre 1.42 (0.19) g cm^{-3} (Veracruz) y 1.72 (0.15) g cm^{-3} (Golfo de Guanahacabibes); y la tasa de calcificación varió entre los 0.52 (0.16) g cm^{-2} año^{-1} (Veracruz) y los 0.71 (0.23) g cm^{-2} año^{-1} (Mahahual). Aunado a esto, el grosor de tejido vivo registrado en las colonias de *P. astreoides* varió desde los 3.53 (0.76) mm

obtenidos en el Golfo de Guanahacabibes hasta los 3.86 (0.82) mm para el arrecife de Mahahual (Tabla 2).

La tasa de extensión anual de *P. astreoides* no mostró diferencias significativas entre las tres zonas de estudio (p = 0.32), mientras que la densidad anual y la tasa de calcificación anual resultaron significativamente más bajas en las colonias de Veracruz que en las otras dos zonas de estudio (p = <0.01 en ambos casos). La capa de tejido vivo no mostró diferencias significativas entre las tres zonas arrecifales estudiadas (p > 0.05).

3.2 Relaciones entre las variables de crecimiento

Las variables de crecimiento esqueletal en las colonias de *P. astreoides* de las tres zonas de estudio no mostraron una relación entre la densidad y el promedio anual de la tasa de extensión, ni entre el promedio anual de la tasa de calcificación y la densidad (r^2= 0.1229). Sin embargo, el promedio anual de la tasa de calcificación tuvo una relación positiva con el promedio anual de la tasa de extensión (r^2= 0.89) para las tres zonas de estudio, conforme aumentó la tasa de calcificación se mostró un incremento en la tasa de extensión. Este mismo patrón se dio en cada una de las localidades estudiadas; por esta razón, se tomó la decisión de presentar las relaciones de crecimiento de los tres sitios en una gráfica generalizada (Figura 2).

Tabla 2. Promedio esqueletal de la tasa de extensión, densidad y tasa de calcificación y grosor de tejido vivo de *Porites astreoides* creciendo en diferentes regiones en el Atlántico Oeste. Periodo de tiempo cubierto en cada región, número de colonias por localidad (*n*), promedio anual de la TSM, coeficiente de extinción de la luz (k_d), tasa de sedimentación, concentración nitrógeno y fósforo total disueltos en el agua. Los valores promedio incluyen desviación estándar (entre paréntesis). ND = No hay Datos.

Localidad	*n*	Periodo de tiempo	Tasa de extensión (mm yr^{-1})	Densidad esqueletal (g cm^{-3})	Tasa de calcificación (g cm^{-2} yr^{-1})	Grosor de tejido vivo (mm)	Promedio Anual de TSM (˚C)	Coeficiente de extinción (k_d)*	Tasa de sedimentación	Nitrógeno total (µM)*	Fósforo total (µM)*
Veracruz	44	1997-2006	3.69 (1.08)	1.42 (0.19)	0.52 (0.16)	3.64 (0.94)	26.53	0.5	Alta	14.65 (0.96)	2.80 (0.84)
Mahahual	7	1995-2006	4.33 (1.22)	1.63 (0.22)	0.71 (0.23)	3.86 (0.82)	28.00	0.355 (0.195)	Baja	5.76 (3.34)	1.11 (1.31)
Golfo de Guanahacabibes	8	1999-2004	3.53 (1.19)	1.72 (0.15)	0.61 (0.22)	3.53 (0.76)	27.73	ND	Baja/Alta	ND	ND

* Datos obtenidos de Cruz-Piñón et al. (2003).

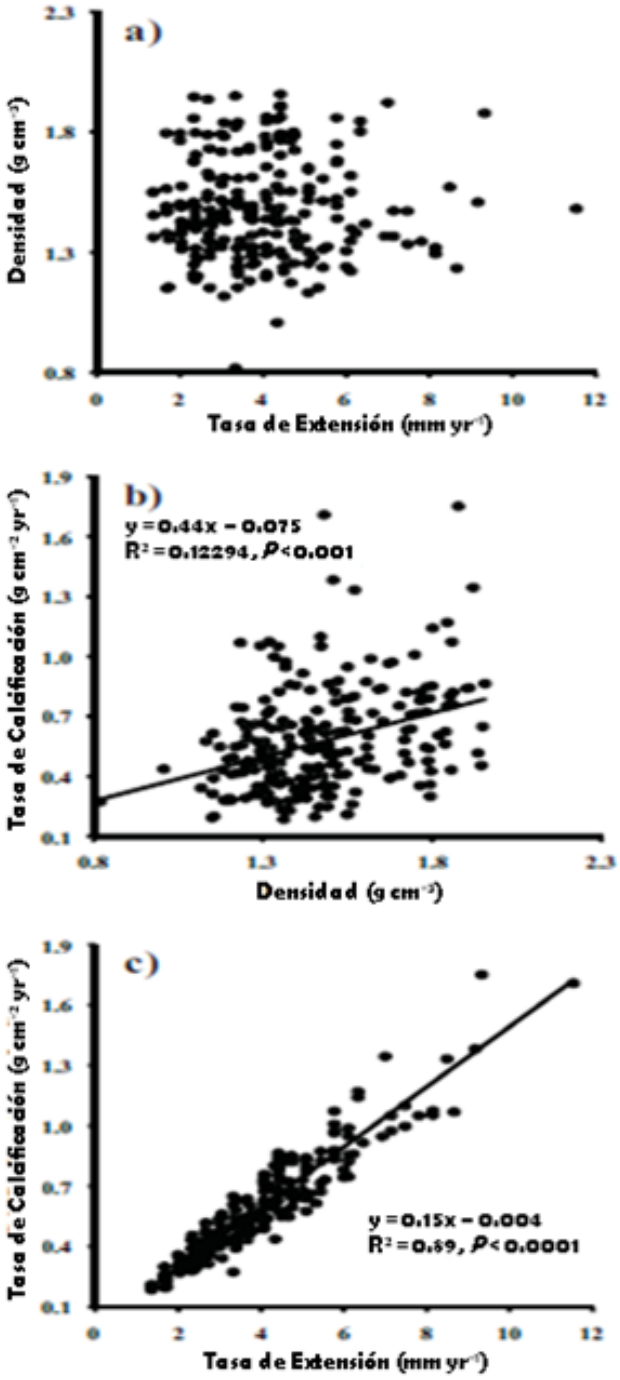

Figura 2. Relación entre las tres variables de crecimiento de *P. astreoides* para las tres zonas de estudio (Veracruz, Mahahual y Golfo de Guanahacabibes).

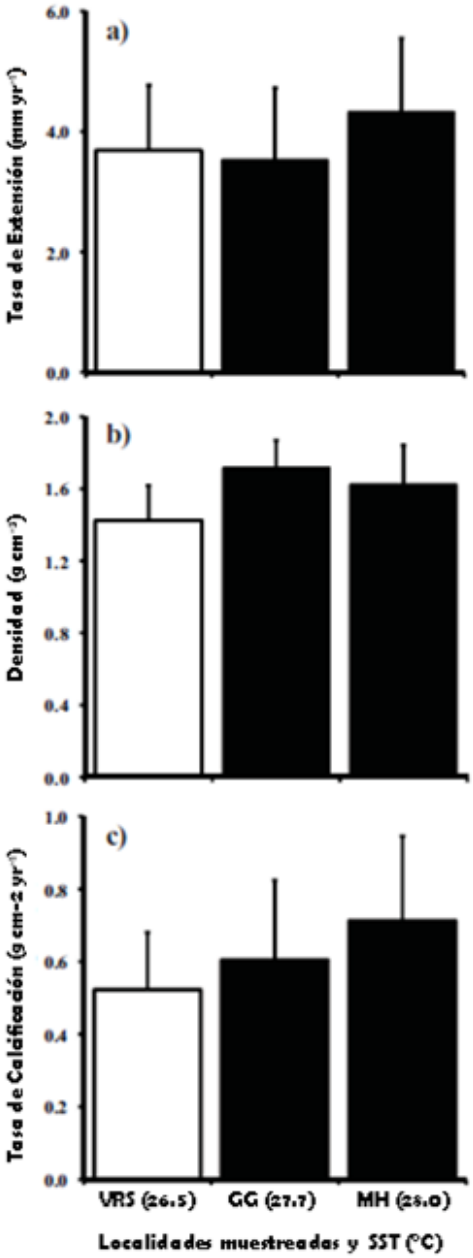

Figura 3. Relaciones entre las tres variables de crecimiento esqueletal estudiadas en *Porites astreoides* del Atlántico Oeste. a) densidad *vs.* tasa de extensión, b) tasa de calcificación *vs.* densidad, y c) tasa de calcificación *vs.* tasa de extensión.

3.3 Datos de las variables ambientales

El promedio anual de la temperatura superficial del mar (TSM) en las tres zonas de estudio fluctuó entre los 26.53 ºC (Veracruz) y los 28.00 ºC (Mahahual). Por su parte, Cruz-Piñón et al. (2003), registraron para la región del SAV los máximos valores tanto en el coeficiente de extinción de la luz (k_d), en la tasa de sedimentación, en el nitrógeno y fósforo total, en comparación con la región de Mahahual (Tabla 2). El Golfo de Guanahacabibes no cuenta con datos de las variables ambientales; por lo que para este sitio; no fue factible realizar un análisis estadístico donde se relacionaran los valores obtenidos de cada variable de crecimiento con el promedio anual de los factores ambientales y así ver como estos últimos intervienen en el patrón de crecimiento de *P. astreoides.* Sólo se obtuvieron los datos de la TSM para los tres sitios de estudio, lo cual permitió relacionar este factor ambiental con las características de crecimiento de las colonias analizadas y de esta manera ver cómo se comportaban entre ellos (Tabla 2; Figura 3). Aquí se puede apreciar que las dos zonas de estudios pertenecientes a la zona del Caribe (i.e. Mahahual y Golfo de Guanahacabibes), tanto la tasa de extensión como la tasa de calcificación muestra una ligera tendencia positiva conforme aumenta la TSM; mientras que la densidad esqueletal empieza a mostrar una ligera tendencia a disminuir cuando aumenta la TSM (Figura 3).

4. Discusiones

4.1 Variables de crecimiento

Diversos autores dedicados al tema de crecimiento, principalmente en la zona del Indo-Pacífico, han dado a conocer las características de crecimiento de *Porites.* Por ejemplo, Lough y Barnes (2000) en la Gran Barrera Arrecifal registraron en promedio una tasa de extensión anual de 13 mm yr^{-1}, una densidad de 1.28 g cm^{-3} y una tasa de calcificación anual de 1.63 g cm^{-2} yr^{-1}. En el presente trabajo los resultados obtenidos, en cuanto a las tasas de extensión y de calcificación son muy inferiores a los reportados por estos

autores; solo el valor de la densidad registrada en esta investigación dio un valor que supera los datos registrados en la Gran Barrera Arrecifal (Tabla 2).

A pesar de lo anterior, si tomamos los resultados obtenidos en la media de la tasa de extensión, densidad y tasa de calcificación de la presente investigación y los comparamos con los valores que se han publicado para la zona del Caribe; por ejemplo, Higsmith et al. (1983) en Belice y Mallela y Perry (2007) en Jamaica, registraron una tasa de extensión de 4.8 y 3.0 mm año^{-1}, respectivamente; una densidad esqueletal de 1.48 (Belice) y 1.10 g cm^{-3} (Jamaica) y una tasa de calcificación de 0.70 y 0.33 g cm^{-2} año^{-1}, respectivamente (Tabla 2). Se puede apreciar que tanto los resultados mostrados por esos autores como por el presente trabajo, existe una mayor similitud entre ellos, asemejándose más los valores de Belice con los datos obtenidos en el arrecife de Mahahual y Golfo de Guanahacabibes; mientras que entre Jamaica y Veracruz los datos se asemejan más entre sí (Tabla 2). Sin embargo, el intervalo presentado aquí para las tres variables de crecimiento (Tabla 1) es más amplio que lo reportado previamente, lo que sugiere que este conjunto de datos representa el rango más amplio de variabilidad de crecimiento esqueletal en *P. astreoides,* y que es probable que cubra el rango de tolerancia que pudieran tener las especies en el Océano Atlántico Occidental.

El grosor de tejido vivo ha sido reconocido como una importante característica del crecimiento coralino, que afecta el bandeo de densidad anual (Barnes y Lough 1993; Taylor et al. 1993). Barnes y Lough (1992, 1999) y Lough y Barnes (2000), reportan para los *Porites* del Indo-Pacífico un valor promedio de 5.3 mm de grosor de tejido vivo. Así mismo, Barnes y Lough (1992), mencionan que la medida mínima del grosor del tejido vivo para los *Porites* masivos en la Gran Barrera Arrecifal Australiana es entre los 2-3 mm. En el presente trabajo los valores obtenidos en el grosor de tejido vivo son inferiores a los valores reportados para el Indo-Pacífico, cayendo en los valores mínimos que se han registrado para dicha zona (Tabla 2).

Los contactos fotográficos de todos los especímenes colectados mostraron la banda de crecimiento anual de baja densidad en su ápice (Figura 4). De esta observación, podemos concluir que el tiempo aparente de la formación de la banda de baja densidad anual en *P. astreoides* creciendo en el Atlántico Oeste es entre septiembre y enero. Sugiriendo que los factores intra-anuales que regulan la formación de las bandas sub-anuales son la temperatura del agua, el nivel de disponibilidad de luz (i.e., luz solar o nubosidad), material particulada en suspensión, tasa de sedimentación, la lluvia, y el tiempo de reproducción (Buddemeier 1974; Dodge et al. 1974; Hudson et al. 1976; Highsmith 1979; Cortés y Risk 1985; Tomascik y Sander 1985; Brown et al. 1986; Guzmán y Cortés 1989; Carricart-Ganivet 2007).

Dado que la estructura cerioide y porosa del esqueleto de *Porites* le permite que el tejido coralino penetre y se calcifique sobre estructuras previamente formadas, es común tener errores en el fechado en las bandas de alta y baja densidad en especímenes de este género (Barnes y Lough 1993, 1996), y el tiempo aparente de la formación de la banda de alta densidad en los *Porites* masivos depende del grosor de la capa de tejido y la velocidad que se dé la tasa de extensión. La formación de la banda de alta densidad en *P. astreoides* en los tres sistemas estudiados se dio al mismo tiempo.

4.2 Relaciones entre las variables de crecimiento

La relación que se da entre la tasa de calcificación con la tasa de extensión esqueletal refleja, que en años con alta tasa de extensión son años con alta calcificación y años con baja extensión son años con baja calcificación (Carricart-Ganivet y Merino 2001). Además, se ha visto que la tasa de calcificación refleja la disponibilidad de energía para la depositación activa del material calcáreo –i.e., como el coral percibe el ambiente (Fang et al. 1989), y la tasa de extensión y densidad refleja la vía en que este material es usado para construir su esqueleto.

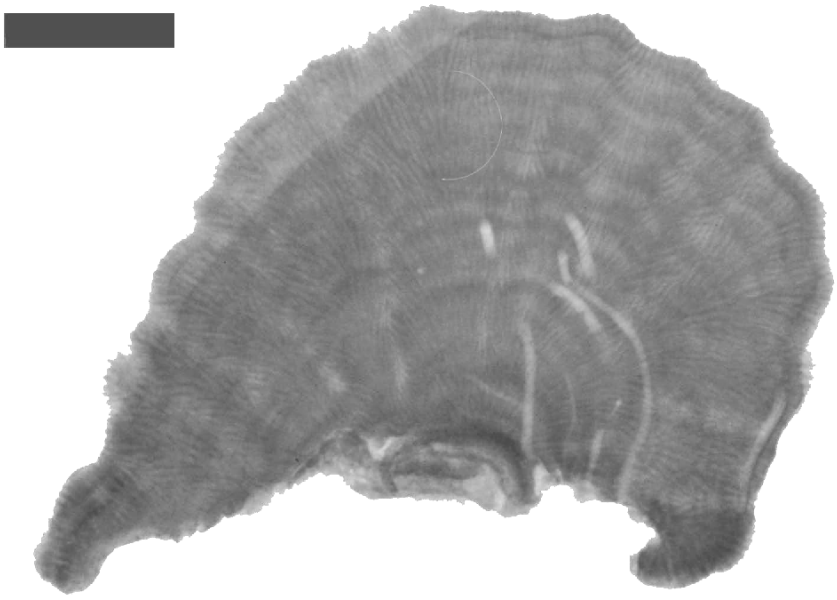

Figura 4. Positivo de una radiografía de una laja de *Porites astreoides* del arrecife Anegada de Afuera, Sistema Arrecifal Veracruzano, Golfo de México. Note la banda de crecimiento de baja densidad en el ápice en las marcas de contacto de la laja. Escala de la barra 2 cm.

Carricart-Ganivet (2004, 2007), mencionó que *Porites* invierte sus recursos de calcificación para aumentar su extensión esqueletal, y que las colonias que tienen esqueletos menos densos tienden a tener una mayor tasa de calcificación. Con base a lo anterior, los resultados obtenidos en este trabajo, coincide con lo antes mencionado, ya que se dio una relación positiva entre el promedio anual de la tasa de extensión con el promedio anual de la tasa de calcificación (Figura 2), presentando la misma estrategia de crecimiento que los *Porites* del Indo-Pacífico, como lo muestran Lough y Barnes (2000).

4.3 Relación entre las variables ambientales y las variables de crecimiento

Las variables ambientales que han sido involucradas como controladores en la tasa de extensión, la densidad y la tasa de calcificación incluyen la temperatura, la luz, la tasa de sedimentación (resuspensión y/o turbidez) y concentración de nutrientes (Scoffin et al. 1992; Carricart-Ganivet 2007). Por tal motivo, la tasa de calcificación se ve afectada con respecto a las variaciones que presente el patrón de crecimiento durante un año (Carricart-Ganivet 2007).

Anteriormente se ha observado que en los *Porites* masivos, y en otras especies de coral, las características de crecimiento, y en específico la tasa de calcificación en los corales, incrementa de condiciones oligotróficas a mesotróficas (tales como una alta temperatura del agua superficial y luz, y una baja tasa de sedimentación y concentración de nutrientes), y empieza a decrecer de nuevo hacia condiciones eutróficas e hipertróficas dada por la turbidez ocasionada por los sedimentos y a la incorporación de nutrientes por afluentes fluviales o materia orgánica asociada con las descargas de aguas negras (Scofin et al. 1992; Edinger et al. 2000; Lough y Barnes 2000; Carricart-Ganivet y Merino 2001; Cruz-Piñón et al. 2003; Carricart-Ganivet 2004). En el presente trabajo, tanto la tasa de extensión como la densidad del esqueleto de *Porites astreoides* aparentemente no presentan un incremento o disminución relacionada con las variables ambientales (Tabla 2).

Carricart-Ganivet (2004) encontró que *Montastraea annularis* creció en dos diferentes gradientes de TSM en el Atlántico Oeste, y que las respuestas de las tres variables de crecimiento ante los cambios en la TSM fue similar entre el Golfo de México y el Mar Caribe, pero se dio más sobre temperaturas bajas (Golfo de México). Este autor sugirió que las poblaciones de *M. annularis* en el Golfo de México se han adaptado a crecer en promedios más bajos y TSM mínimas que las poblaciones del Mar Caribe. También, Carricart-Ganivet y González-Díaz (2009), basándose en las características de crecimiento de *M. annularis,* encontraron que las poblaciones que crecen en la costa noroeste de Cuba están relacionadas con las poblaciones de la región del Caribe, más

que a las poblaciones del Golfo de México. Así, si los datos de crecimiento de *P. astreoides* del Golfo de Guanahacabibes son observados junto con los datos obtenidos en Mahahual, se ve una ligera tendencia a incrementar la tasa de calcificación y la tasa de extensión, mientras que la densidad empieza a mostrar una muy ligera tendencia a disminuir, probablemente relacionada con el incremento de la TSM (Fig. 3).

Lough y Barnes (2000), encontraron que en el caso de la especie masiva de *Porites* en el Indo-Pacifíco, las tasas de calcificación y de extensión esqueletal se incrementan con el aumento de la TSM (verano), mientras la densidad decrece. Así, las poblaciones de *P. astreoides* del Caribe están, así como las de *M. annularis,* adaptadas a crecer en promedios altos de TSM.

Con base a lo anterior, se puede ver que los corales crecen mejor bajo condiciones que les son favorables (baja tasa de sedimentación -resuspensión y/o turbidez-, baja concentración de nutrientes y/o materia orgánica, alta penetración de luz y altas temperaturas) que bajo condiciones hostiles y opuestas a las anotadas antes.

5. Conclusiones

- Las características de crecimiento de *P. astreoides*, mostraron valores bajos en comparación con los del Indo-Pacífico, pero para la zona del Caribe nuestros valores mostraron una gran similitud entre ellos, principalmente, entre los arrecifes de Mahahual y Golfo de Guanahacabibes.

- Las colonias de Veracruz mostraron menor densidad esqueletal anual en comparación con las de Mahahual y Golfo de Guanahacabibes.

- Las relaciones entre los tres parámetros de crecimiento son muy similares a las especies masivas de *Porites* del Indo-Pacífico.

- El crecimiento coralino se ve favorecido cuando se encuentra bajo condiciones óptimas (baja tasa de sedimentación y nutrientes, temperaturas más cálidas y mayor disponibilidad de luz).

6. Recomendaciones

Se recomienda realizar estudios que den seguimiento a la presente investigación en los que se tomen en cuenta más zonas de muestreos (mínimo siete), para poder realizar las correlaciones adicionales entre los parámetros de crecimiento y los factores ambientales que permitan definir con mayor certeza la estrategia de crecimiento esqueletal de una especie masiva de *Porites* del Mar Caribe.

Junto con las variables de crecimiento coralino, también se recomienda, obtener mediciones de las variables ambientales (i. e. tasa de sedimentación, nutrientes, coeficiente de atenuación (k) de la luz, etc.), con el propósito de establecer mejor el efecto del ambiente en la estrategia de crecimiento esqueletal de una especie masiva de *Porites* del Mar Caribe.

7. Literatura Citada

Al-Horani FA. 2005. Effects of changing seawater temperature on photosynthesis and calcification in the scleratinian corals *Galaxea fascicularis*, measured with O_2, CA^{2+} and pH microsensors. Sci. Mar. 693: 347-354.

Barnes DJ, Devereux MJ. 1988. Variations in skeletal architecture associated with density banding in the hard coral *Porites*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 121: 37-54.

Barnes DJ, Lough JM. 1990. Computer simulations showing the likely effects of calyx architecture and other factors on retrieval of density information from coral skeletons. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 137: 141-164.

Barnes DJ, Lough JM. 1992. Systematic variations in the depth of skeleton occupied by coral tissue in massive colonies of *Porites* from the Great Barrier Reef. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 159: 113-128.

Barnes DJ, Lough JM. 1993. On the nature and causes of density banding in massive coral skeletons. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 167: 91-108.

Barnes DJ, Lough JM. 1996. Coral skeletons: storage and recovery of environmental information. Glob. Chang. Biol. 2: 569-582.

Barnes DJ, Lough JM. 1999. *Porites* growth characteristics in a changed environment: Misima Island, Papua New Guinea. Coral Reefs 18: 213-218.

Barnes DJ, Taylor RB, Lough JM. 1995. On the inclusion of trace materials into massive coral skeletons. Part II: distortions in skeletal records of annual climate cycles due to growth processes. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 194: 251-275.

Baker PA, Weber JN. 1975. Coral growth rate: Variation with depth. Earth Plan. Sci. Lett. 27: 57-61.

Beltrán-Torres AU, Carricart-Ganivet J.P. 1999. Lista revisada y clave de determinación de los corales pétreos zooxantelados (Hydrozoa: Milleporina; Anthozoa: Scleractinia) del Atlántico mexicano. Rev. Biol. Trop. 47: 813-829.

Bernard LA, MacIntyre IG, Pierce JW. 1974. Possible environmental index in tropical reef corals. Nature 252: 210-220.

Brown BE, Lee Tissier M, Howard LS, Charuchinda M, Jackson JA. 1986. Asynchronous deposition of dense skeletal bands in *Porites lutea*. Mar. Biol. 93: 83-89.

Buddemeier RW. 1974. Environmental controls over annual and lunar monthly cycles in hermatypic coral calcification. Proc 2nd Int. Coral Reef Symp 2: 259-267.

Carricart-Ganivet JP. 2004. Sea surface temperature and the growth of West Atlantic reef building coral *Montastraea annularis*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 302: 249-260.

Carricart-Ganivet JP. 2007. Annual density banding in massive coral skeletons: result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers activity. Mar. Biol. 253: 1-5.

Carricart-Ganivet JP. Horta-Puga G. 1993. Arrecifes de Coral en México. Pp. 81-92. En: Salazar-Vallejo S.I. y N.E. González (Eds.). Biodiversidad Marina y Costera de México. Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO, México.

Carricart-Ganivet JP, Merino M. 2001. Growth responses of the reef-building coral *Montastraea annularis* along a gradient of continental influence in the southern gulf of Mexico. Bull. Mar. Sci. 68(1): 133-146.

Carricart-Ganivet JP, Barnes DJ. 2007. Densitometry from digitized images of X-radiographs: Methodology for measurement of coral skeletal density. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 344: 67-72.

Carricart-Ganivet JP, González-Diaz P. 2009. Growth characteristics of skeletons of *Montastraea annularis* (Cnidaria: Scleractinia) from the northwest coast of Cuba. Cien. Mar. 35: 237-243.

Carricart-Ganivet JP, Lough JM, Barnes DJ. 2007. Growth and luminescence characteristics in skeletons of massive *Porites* from a depth gradient in the central Great Barrier Reef. J Exp Mar Biol Ecol. 351: 27-36.

Cortes J, Risk MJ. 1985. A coral reef under siltation stress: Cahuita, Costa Rica. Bull. Mar. Sci. 36: 339-356.

Cruz-Piñón G. 2002. Tasas mensuales de extensión esqueletal de los corales hermatípicos *Montastraea annularis* y *Montastraea faveolata* en el Caribe mexicano: controles biológicos y ambientales. Tesis de maestría, ECOSUR, Chetumal. 61 p.

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

Chávez E, Hidalgo E. 1988. Los arrecifes coralinos del Caribe Nor-occidental y Golfo de México en el contexto socio-económico. An. Inst. Cienc. Mar. Limnol. UNAM. 15(1): 167-176.

Dodge RE, Vaišnys JR. 1982. Skeletal growth chronologies of recent and fossil corals. Pp. 493-517. En: Rhoads D.C. y R.A. Lutz (Eds.). Skeletal growth of aquatic organisms. Biological records of environmental change. Plenum press. Nueva York y Londres.

Dodge RE, Brass GW. 1984. Skeletal extension, density and calcification of the reef coral, *Montastraea annularis*: St. Croix, U.S. Virgin Islands. Bull. Mar. Sci. 34: 288-307.

Dodge RE, Aller RC, Thomson J. 1974. Coral growth related to resuspension of bottom sediments. Nature 247: 574-577.

Druffel EM. 1982. Banded corals: changes in oceanic carbon-14 during the Little Ice Age. Science 218: 13– 19.

Dubinski Z. 1990. Ecosystems of the world 25. Coral reefs. Elsevier Science Publishers. B.V. Amsterdam. Pp. 550.

Edinger EN, Limmon GV, Jompa J, Widjatmoko W, Heikoop JM, Risk MJ. 2000. Normal Coral Growth Rates on Dying Reefs: Are Coral Growth Rates Good Indicators of Reef Health? Mar. Poll. Bull. 40: 404-425.

Enríquez S, Méndez ER, Iglesias-Prieto R. 2005. Multiple scattering on coral skeletons enhances light absorption by symbiotic algae. Limnol. oceanogr. 50(4): 1025-1032.

Fang LS, Chen YWJ, Chen CS. 1989. Why does the tip of stony coral grow so fast without zooxanthellae? Mar. Biol. 103: 359–363.

Goreau TF. 1959. The ecology of Jamaican coral reefs I. Species composition and zonation. Ecology 40: 67–89.

Goreau TJ. 1977. Coral skeletal chemistry: physiological and environmental regulation of stable isotopes and trace metals in *Montastrea annularis*. Proc R Soc London Ser B. 196:291-315.

Guillaume M. 1994. La croissance du squelette de *Porites lutea*, screractinaire hermatypique, sur le récif frangeant de la Saline, île de la Réunion, océan indien. Bull. Zoo. Fr. 119: 75-83.

Guzmán HM, Cortés NJ. 1989. Coral reef community structure at Caño Island, Pacific Costa Rica. Mar. Ecol. 10(1): 23-41.

Herrera MA. 1991. Efectos de la contaminación sobre la estructura ecológica de los arrecifes coralinos en el litoral habanero. La Habana, Cuba Academia de Ciencias de Cuba. Pp. 110.

Highsmith RC. 1979. Coral growth rates and environmental control of density banding. J. Exp. Mar. Biols. Ecol. 37: 105-125.

Highsmith RC, Lueptow RL, Schönberg C. 1983. Growth and bioerosion on three massive coral on the Belize Barrier Reef. Mar. Ecol. Prog. Ser. 13: 261-271.

Horta-Puga G, Carricart-Ganivet JP. 1990. *Stylaster roseus* (Pallas, 1766): First record of a Stylasterid (Cnidaria: Hydrozoa) in the Gulf of Mexico. Bull. Mar. Sci. 47: 575-576.

Hudson JH. 1981. Growth rates in *Montastrea annularis*: a record of environmental change in Key Largo Coral Reef Marine Sanctuary, Florida. Bull. Mar. Sci. 31: 444-459.

Hudson JH, Shinn EA, Halley RB, Lidz B. 1976. Sclerochronology: A tool for interpreting past environments. Geol. 4: 361-364.

Jordán E. 1993. El ecosistema arrecifal coralino del Atlántico mexicano. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. Vol. Esp. 46: 157-175.

Jordán DE. 1979. Estructura y composición de los arrecifes coralinos en la región noreste de la Península de Yucatán: estructura comunitaria, un estimador del desarrollo arrecifal. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. 78 p.

Jordán-Dahlgren E. 1993. El ecosistema arrecifal coralino del Atlántico mexicano. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. 46: 157-175.

Klein R, Pätzold J, Wefer G, Loya Y. 1993. Depth-related timing of density band formation in *Porites* spp. Corals from the Red Sea inferred from X-ray chronology and stable isotope composition. Mar. Ecol. Prog. Ser. 97: 99-104.

Kleypas JA, Buddemeier RW, Archer D, Gattuso JP, Langdon C, Opdyke BN. 1999. Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. Science 284: 118-120.

Knowlton N, Weil E, Weigth LA, Guzmán HM. 1992. Sibling species in *Montastraea annularis*, coral bleaching, and the coral climate record. Science 255: 330-333.

Knutson DW, Buddemeier RW, Smith SV. 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. Science 20: 270-272.

Lough JM, Barnes DJ. 1992. Comparisons of skeletal density variations in *Porites* from the Central Great Barrier Reef. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 155: 1-25.

Lough JM, Barnes DJ. 1997. Several centuries of variation in skeletal extension, density and calcification in massive *Porites* colonies from the Great Barrier Reef: A proxy for seawater temperature and a background of variability against which to identify unnatural change. J.Exp. Mar. Biol. Ecol. 211: 29-67.

Lough JM, Barnes DJ. 2000. Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 245: 225-243.

Mallela J, Perry T. 2007. Calcium carbonate budgets for two coral reefs affected by different terrestrial runoff regimenes, Rio Bueno, Jamaica. Coral Reefs 26: 129-145

Marshall AT. 1996. Calcification in hermatypic and ahermatypic corals. Science 271: 637-639.

Marshall AT, Clode P. 2004. Calcification rate and the effect of temperature in a zooxanthellate and an azooxanthellate scleractinian reef coral. Coral Reefs 23: 218-224.

Marubini F, Davis PS. 1996. Nitrates increases zooxanthellae population density and reduces skeletogenesis in corals. Mar. Biol. 127: 319-328.

Muscatine L, Falkowski PG, Dubinsky Z, Cook PA, McCloskey LR. 1989. The effect of external nutrient resources on the population dynamics of zooxanthellae in a reef coral. Proc. R. Soc. Lond. 236: 311-324.

Risk MJ, Sammarco PW. 1991. Cross-shelf trends in skeletal density of the massive coral *Porites lobata* from the Great Barrier Reef. Mar. Ecol. Prog. Ser. 69: 195-200.

Sammarco PW, Winter A, Stewart JC. 2006. Coefficient of variation of sea surface temperature (SST) as an indicator of coral bleaching. Mar. Biol. 149: 1337–1344.

Scoffin TP, Tudhope AW, Brown BE, Chansang H, Cheeney RF. 1992. Patterns and possible environmental controls of skeletogenesis of *Porites lutea*, South Thailand. Coral Reefs 11: 1-11.

Secretaría de Marina. 1978. Temperatura y salinidad en los Puertos de México en el Golfo de México y Mar Caribe. Dirección general de Oceanografía Naval. México. Pp. 34.

Sorokin YI. 1995. Coral Reef Ecology. Springer. Alemania. Pp. 468.

Taylor RB, Barnes DJ, Lough JM. 1993. Simple models of density band formation in massive corals. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 167: 109-125.

Taylor RB, Barnes DJ, Lough JM. 1995. On the inclusion of trace materials into coral skeletons. Part 1. Materials occurring in the environment in short pulses. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 185: 255-278.

Tomascik T, Sander F. 1985. Effects of eutrophication on reef-building corals. I. Growth rate of the reef-building coral *Montastrea annularis*. Mar. Biol. 87: 143-155.

Tunnell JWA, Rodríguez A, Lehman R, Beaver C. 1993. An ecological characterization of the southern Quintana Roo coral reef system. Texas A&M University, Texas. Pp. 36.

Vago R, Vago E, Achituv Y, Ben-Zion M, Dubinsky Z. 1994. A non-destructive method for monitoring coral growth affected by anthropogenic and natural long term changes. Bull. Mar. Sci. 55(1): 126-132.

van Veghel MLJ, Bosscher H. 1995. Variation in linear growth and skeletal density within the polymorphic reef building coral *Montastraea annularis*. Bull. Mar. Sci. 56: 902-908.

Veron JEN. 2000. Corals of the World, Vol. 3. Australian Institute of Marine Science y CRR Qld Pty Ltd, Australia. Pp. 398.

Westmacott SK, Wells TS, West JM. 2000. Manejo de arrecifes de coral blanqueados o severamente dañados. UICN, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido. Pp. 46.

Wórum FP, Carricart-Ganivet JP, Benson L, Golicher D. 2007. Simulation and observations of annual density banding in skeletons on *Montastraea*. Limnol. Oceanogr. 52(5): 2317-2323.

Zar JH. 1999. Biostatistical analysis. 4ª Ed. Prentice Hall. USA. Pp. 663.

8. Anexo.

Artículo sometido a la revista Coral Reefs

Growth characteristics of the reef-building coral *Porites astreoides* under different environmental conditions in the Western Atlantic

E. M. ELIZALDE-RENDÓN[1] · G. HORTA-PUGA[2] · P. GONZÁLEZ-DIAZ[3] · J. P. CARRICART-GANIVET[1]

[1]*El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal. Av. Centenario km 5.5. Apdo. Postal 424. Chetumal, Q. Roo. 77000. México.*

[2]*Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. De los Barrios S/N, Los Reyes Iztacala, Tlanepantla E. M. 54910, México.*

[3]*Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de la Habana; Calle 16 # 114 e/1ra y 3ra, Miramar, Playa, C.H., Cuba.*

Corresponding author: Juan P. Carricart-Ganivet. E-mail: carricart@ecosur.mx. Tel: (+52-983) 8350440 ext. 4316. FAX: (+52-983) 8350454.

Key words: Extension rate, density, calcification rate, proxy environmental records.

Abstract Skeletal extension, density, and calcification rate were determined using annual growth bands of skeletons of the reef-building coral *Porites astreoides* collected in three different reef systems in the Western Atlantic. X-radiographs revealed that the apparent timing of high-density annual growth band formation is between September and January. The range of values presented here for the three growth variables represents the full range of variability in *P. astreoides* skeletal growth throughout the Western Atlantic. The relationships among the growth parameters were similar to those previously described by other authors for massive *Porites* species from the Indo-Pacific, suggesting that *P. astreoides* has the same growth strategy, investing calcification resources in extension rate. Finally, it seems that the population growing in the northwest coast of Cuba is related to populations from the Caribbean region, instead of to populations from the Gulf of Mexico, isolated and adapted to grow in higher average SST.

Introduction

Knutson et al. (1972) discovered that the skeletons of some massive scleractinian corals display an annual growth pattern revealed in X–radiographs of skeletal slices removed from a growth axis as annual pairs of high and low density bands. Since high-resolution proxy climate records are poorly represented in tropical oceans, such banding has provided invaluable information about coral skeletal growth, growth rates and the environmental conditions under which growth took place in these areas (e.g., Dodge and Vaisnys 1975; Flor and Moore 1977; Barnes and Lough 1996; 1999; Carricart-Ganivet and Merino 2001; Carricart-Ganivet 2004; Carricart-Ganivet et al. 2007; Wórum et al. 2007). Annual growth characteristics that can be recovered from the density-banding pattern, i.e., skeletal density (g cm^{-3}), include annual extension rate (cm yr^{-1}) and annual calcification rate (g cm^{-2} yr^{-1}). Annual calcification rate is calculated by multiplying the annual-average skeletal density by its corresponding annual extension rate (Dodge and Brass 1984).

Massive *Porites* and *Montastraea* are the major reef–building massive corals in the Indo–Pacific and Atlantic Ocean, respectively (Goreau 1959; Potts et al. 1985). These corals are the most used in density banding and proxy environmental records studies (Barnes and Lough 1996). Since the skeletal anatomy of *Porites* is very different from that of *Montastraea*, they develop their density banding pattern by different ways, having different growth strategies: *Porites* invests increased calcification in extension, and colonies with the densest skeletons tend to have the lowest calcification rate, while *Montastraea* uses its increased calcification resources to construct denser skeletons (Carricart-Ganivet 2004, 2007; Dávalos-Dehullu et al. 2008). Recently, it has been suggested that environmental conditions probably exert a selective influence on these two growth strategies, enclosing repercussions for the evolution, diversity, distribution and abundance of reef corals (Carricart-Ganivet 2007).

In the Western Atlantic reefs, there is only one species of massive *Porites*, *P. astreoides* (Cairns 1999; Veron 2000). Although this species is considered an important reef-builder in this region (Goreau 1959), and has the potential to be used for proxy environmental records studies, only Highsmith et al. (1983) in Carrie Bow Cay, Belize, and recently Mallela and Perry (2007) in the north coast of Jamaica had presented information that deals with its density banding and

growth characteristics. Thus, the aim of this paper is to add information regarding skeletal extension, density and calcification rate to the data bank on skeletal growth of the reef-building coral *Porites astreoides* (Lamarck, 1816) growing in several reefs of the Western Atlantic, under different environmental conditions, to widen our range of observations of this kind and to increase our understanding of coral growth.

Materials and methods

Fifty nine colonies of *P. astreoides*, all between 15 and 20 cm in height, were collected between 2 to 5 m depth at ten reefs in the Veracruz Reef System, Southern Gulf of Mexico (VRS, ~19° 03' – 19° 12' N; 95° 56' – 96° 04' W; July 2007), at the Gulf of Guanahacabibes, Northwest Coast of Cuba (GG, ~22° 09' N; 84° 46' W; January 2004), and in Mahahual Reef, Mexican Caribbean (MH, ~18°43'N; 87°41'W; September 2007) (Fig. 1). From each colony, ~7 mm thick slices were removed from vertical planes following the main growth axis (i.e., close to the center) using a rock saw equipped with diamond-tipped blade. All slices were rinsed with freshwater, dried at 80°C in a laboratory oven, and X-radiographed using 240 × 300 mm Kodak® MIN-R 2000 mammography film. Exposures were 50 kVp, 100 mA, 5 mAs, and the source to subject distance was 1.80 m. Included on X-radiographs with each coral slice were an aluminium bar, placed along the anode-cathode axis of the X-ray machine to correct for the heel effect, and an aragonitic step-wedge, built of blocks cut from a shell of the giant clam *Tridacna maxima* (see Carricart-Ganivet and Barnes 2007).

Developed X-ray films were digitized with a ScanMaker 9800XL using a transparent media adapter 1600 lid for transparent films (MICROTEK, Inc.; http://www.microtek.com) at 300 dpi resolution. Digitized images were inverted to provide X-ray positives (≡ contact prints) and converted to 75 dpi resolution using Adobe Photoshop (Adobe Systems Incorporated, USA). By means of densitometry from digitized images of X-radiographs methodology (Carricart-Ganivet and Barnes 2007), density was measured, pixel-by-pixel (i.e., each 0.30 mm), along a track placed in the vertical growth axis observed in the digital contact print of each slice using ImageJ 1.41 free software (http://rsbweb.nih.gov/ij/). A data series of absolute density vs. distance was generated for each track. Successive density minima were then dated backwards

from the date of collection (Lough and Barnes 1990, 1992). Annual linear extension was the linear distance between adjacent density minima, and annual average density was the average density of skeleton between adjacent density minima. Annual average density (g cm^{-3}), annual extension rate (mm y^{-1}) and annual calcification rate (g cm^{-2} y^{-1}) were obtained for each densitometry track across all coral slices. The thickness of the living tissue layer (mm) at the outer edge of each colony was also measured for each track (see Barnes and Lough 1992).

Results and discussion

The contact prints of all collected specimens showed their low-density annual growth band in their apex (Fig. 2). From this observation, we conclude that the apparent timing of high-density annual growth band formation in *P. astreoides* growing in the Western Atlantic is between September and January. Suggested intra-annual factors that regulate the formation of the sub-annuals bands are seawater temperature, available sunlight level (i.e., sunshine or cloud cover), suspended particulate matter, sedimentation rate, rainfall, and time of reproduction (Buddemeier 1974; Dodge et al. 1974; Hudson et al. 1976; Highsmith 1979; Cortés and Risk 1985; Tomascik and Sanders 1985; Brown et al. 1986; Guzmán and Cortés 1989; Carricart-Ganivet 2007). Since the cerioid and porous structure of *Porites* skeletons allows coral tissue to penetrate and calcify above structures previously formed, errors in dating high and low density bands in specimens of this genus are common (Barnes and Lough 1993, 1996), and the apparent timing of high-density band formation in massive *Porites* depends on the thickness of the tissue layer and extension rate speed. Tissue layer resulted on average 3.64 mm (±0.94), 3.86 mm (±0.82), and 3.53 mm (±0.76) for the specimens collected at the VRS, in MH and in GG, respectively, and was not significantly different between these three reef collected zones (one-way ANOVA, $p > 0.05$). Thus, the formation of the high density band in *P. astreoides* in the three studied systems occurs at the same time.

Averages for annual extension rate, annual density, and annual calcification rate were calculated for each reef from which colonies were collected (Table 1). Density was the most conservative growth variable, with a coefficient of variability of 11% (S.D. as a % of the mean) amongst the 59 collected colonies. Meanwhile, extension rate and calcification rate had coefficients of variability of 18% and 23%, respectively (Table 1). These results are very similar

to those reported for massive *Porites* growing in Indo-Pacific reefs (Lough and Barnes 2000; Carricart-Ganivet et al. 2007). Amongst corals collected from the VRS reefs, extension rate resulted not significantly different between the ten reefs (one-way ANOVA, $p = 0.09$). However, density was significantly higher at Cabezo and Isla de Sacrificios reefs, and calcification rate resulted significantly higher at Cabezo and Isla Verde reefs (one-way ANOVA, Tukey's HSD, $p < 0.02$ in both cases).

Extension rate was not significantly different between the three collected reef systems (i.e., VRS, MH and GG, Table 2; one-way ANOVA, $p = 0.32$). Meanwhile, density and calcification rate resulted significantly lower in corals from the VRS than in corals from the other two zones (Table 2; one-way ANOVA, Tukey's HSD, $p < 0.01$ in both cases). Mean extension rate, density and calcification rate reported here are consistent with those previously found for *P. astreoides* collected by Highsmith et al. (1983) in Carrie Bow Cay, Belize (4.8 mm yr^{-1}, 1.48 g cm^{-3} and 0.70 g cm^{-2} yr^{-1}, respectively), and by Mallela and Perry (2007) in the north coast of Jamaica (3.0 mm yr^{-1}, 1.10 g cm^{-3} and 0.33 g cm^{-2} yr^{-1}, respectively). However, the range presented here for the three growth variables (Table 1) is wider than those reported previously, suggesting that this data set represents better the full range of variability in *P. astreoides* skeletal growth, and that it probably covers the full tolerance range of the species throughout the Western Atlantic Ocean.

Table 3 shows the coefficients of correlation and their significances between the three growth parameters for the whole data set and for each reef sampled. As previously reported for massive *Porites* growing in Indo-Pacific reefs (Scoffin et al. 1992; Lough and Barnes 1997; Lough and Barnes 2000; Carricart-Ganivet et al. 2007), variations in calcification rate in colonies of *P. astreoides* examined here were almost entirely explained by variations in extension rate, with a high percentage of the variability explained, for all data (89%; Fig. 3c), as well as for the data from each reef sampled (between 62% and 98%). In other words, years of high extension rate are years of high calcification rate, and years of low extension rate are years of low calcification rate, indicating that *P. astreoides* has the same growth strategy than massive *Porites* from the Indo-Pacific, investing increased calcification in extension (Lough and Barnes 2000; Carricart-Ganivet 2004, 2007). On the other hand, there was no correlation between extension rate and density, neither for all data, nor for the data from each reef, and a weak correlation was

found for calcification rate and density for all data and for Sacrificios Reef data (Fig. 3a, b; Table 3).

The skeletons of massive *Porites* species present cerioid corallites with sinapticulotheca that make the skeleton porous. This porous skeleton allows coral tissue to penetrate and calcify above structures previously formed. As pointed out by Barnes and Lough (1993), in massive *Porites* a higher extension rate allows less time for thickening (for the same tissue thickness) and this agrees with the idea that variations in density result from variations in the amounts of thickening subsequently applied to the initial deposits responsible for extension. Nonetheless, extension rate, density, and calcification rate may also be influenced by a variety of water quality parameters, such as temperature, light, sedimentation rate, and nutrient concentrations, all of which vary between different reef locations (Carricart-Ganivet 2007).

As previously observed in massive *Porites* and other coral species (Scofin et al. 1992; Edinger et al. 2000; Lough and Barnes 2000; Carricart-Ganivet and Merino 2001; Cruz-Piñón et al. 2003; Carricart-Ganivet 2004), an increase in calcification rate in *P. astreoides* was observed when environmental conditions, such as higher sea surface temperature (SST) and light, and lower sedimentation rate and nutrient concentrations, are optimal for coral growth (Table 2). Dodge and Brass (1984) concluded that neither of the three growth variables is alone a perfect predictor of the other, and that at least two of them, from which the third can be calculated, are required for a complete description of coral growth. Calcification rate reflects the available energy for the active deposition of the calcareous material –i.e., how the coral perceives the environment (Fang et al. 1989), and extension rate and density reflect the way this material is used to construct its skeleton (Carricart-Ganivet and Merino 2001).

On the other hand, extension rate and density did not present an apparent increase or decrease related with environmental variables (Table 2). Carricart-Ganivet (2004) found that *Montastraea annularis* growths in two different SST gradients in the Western Atlantic, and that the responses of the three growth variables to changes in SST were similar between the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea but occurred over lower temperatures in the Gulf of Mexico. This author suggested that *M. annularis* populations in the Gulf of Mexico are adapted to grow in lower average and minimum SST than populations in the Caribbean Sea. Also, Carricart-Ganivet and González-Díaz (2009), based on growth characteristics of *M. annularis*, found that the

populations growing on the northwest coast of Cuba are related to populations from the Caribbean region, instead of to populations from the Gulf of Mexico. Thus, if growth data of *P. astreoides* from GG are observed together with growth data from MH, a increase in calcification rate and extension rate, and a decrease in density can be observed, probably related with SST increase (Fig. 4). Lough and Barnes (2000) found that calcification rate and extension rate increase, and density decrease related with SST increase in massive *Porites* species from the Indo-Pacific. Thus, *P. astreoides* populations from the Caribbean are, as well of those of *M. annularis*, isolated from those of the Gulf of Mexico and adapted to grow in higher average SST.

Acknowledgements The manuscript was notably improved by comments of J. Espinoza-Ávalos and G. Leyte-Morales. We thank I. Rodríguez-Mauri and C. Varela (Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana), and A.U. Beltrán-Torres, H. Hernández-Arana and L.M. Hernández-Ballesteros (ECOSUR), and J.L. Tello-Musi (FESI, UNAM) for their assistance with field collections. Special thanks to the staff of the "Parque Sistema Arrecifal Veracruzano", for the facilities provided during the fieldwork. During the investigation, E.M. Elizalde-Rendón was in the Postgraduates Program of ECOSUR and had a scholarship from CONACYT. D. Gugenheim (Harte Research Institute) sponsored part of the fieldwork. This research was supported by grants from CONACYT (project U48757-F), and CONABIO (project DM005).

References

Barnes DJ, Lough JM (1993) On the nature and causes of density banding in massive coral skeletons. J Exp Mar Biol Ecol 167:91-108

Barnes DJ, Lough JM (1996) Coral skeletons: storage and recovery of environmental information. Glob Change Biol 2:569-582

Barnes DJ, Lough JM (1999) *Porites* growth characteristics in a changed environment: Misima Island, Papua New Guinea. Coral Reefs 18:213-218

Brown BE, Lee Tissier M, Howard LS, Charuchinda M, Jackson JA (1986) Asynchronous deposition of dense skeletal bands in *Porites lutea*. Mar Biol 93:83-89

Buddemeier RW (1974) Environmental controls over annual and lunar monthly cycles in hermatypic coral calcification. Proc 2nd Int Coral Reef Symp 2:259-267

Cairns SD (1999) Species richness of recent Scleractinia. Atoll Res Bull 59:1-46

Carricart-Ganivet JP (2004) Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. J Exp Mar Biol Ecol 302:249-260

Carricart-Ganivet JP (2007) Annual density banding in massive coral skeletons: result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity? Mar Biol 153:1-5

Carricart-Ganivet JP, Barnes DJ (2007) Densitometry from digitized images of X-radiographs: Methodology for measurement of coral skeletal density. J Exp Mar Biol Ecol 344:67-72

Carricart-Ganivet JP, González-Diaz P (2009) Growth characteristics of skeletons of *Montastraea annularis* (Cnidaria: Scleractinia) from the northwest coast of Cuba. Cien Mar 35:237-243

Carricart-Ganivet JP, Lough JM, Barnes DJ (2007) Growth and luminescence characteristics in skeletons of massive *Porites* from a depth gradient in the central Great Barrier Reef. J Exp Mar Biol Ecol 351:27-36

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

Cortés, J. and M. J. Risk. 1985. A reef under siltation stress: Cahuita, Costa Rica. Bull. Mar. Sci. 36: 339–356.

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

Dávalos-Dehullu E, Hernández-Arana H, Carricart-Ganivet JP (2008) On the causes of density banding in skeletons of corals of the genus *Montastraea*. J Exp Mar Biol Ecol 365:142-147

Dodge RE, Aller RC, Thomson J (1974) Coral growth related to resuspension of bottom sediments. Nature 247:574-577

Dodge RE, Brass GW (1984) Skeletal extension, density and calcification of the reef coral *Montastrea annularis*: St. Croix US Virgin Islands. Bull Mar Sci 34:288-307

Dodge RE, Vaisnys JR (1975) Hermatypic coral growth banding as environmental recorder. Nature 258:706-708

Edinger EN, Limmon GV, Jompa J, Widjatmoko W, Heikoop JM, Risk MJ (2000) Normal coral growth rates on Dying Reefs: are coral growth rates good indicators of reef health? Mar Poll Bull 40:404-425

Fang LS, Chen YWJ, Chen CS (1989) Why does the tip of stony coral grow so fast without zooxanthellae? Mar Biol 103:359-363

Flor TH, Moore WS (1977) Radium/calcium and uranium/calcium determinations for western Atlantic reef corals. Proc 3rd Int Coral Reef Symp 2:555-561

Goreau TF (1959) The ecology of Jamaican coral reefs I. Species composition and zonation. Ecology 40:67-89

Guzmán HM, Cortés J (1989) Growth rates of eight species of scleractinian corals in the eastern Pacific (Costa Rica). Bull Mar Sci 44:1186-1194

Highsmith RC (1979) Coral growth rates and environmental control of density banding. J Exp Mar Biol Ecol 37:105-125

Highsmith RC, Lueptow RL, Schonberg SC (1983) Growth and bioerosion of three massive corals on the Belize barrier reef. Mar Ecol Progr Ser 13:261-271

Hudson JH, Shinn EA, Halley RB, Lidz B (1976) Sclerochronology: A tool for interpreting past environments. Geol 4:361-364

Knutson DW, Buddemeier RW, Smith SV (1972) Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. Science 177:270-272

Lough JM, Barnes DJ (1990) Possible relationships between environmental variables and skeletal density in a coral colony from the Central Great Barrier Reef. J Exp Mar Biol Ecol 134:221-241
Lough JM, Barnes DJ (1992) Comparisons of skeletal density variations in *Porites* from the Central Great Barrier Reef. J Exp Mar Biol Ecol 155:1-25
Lough JM, Barnes DJ (1997) Several centuries of variation in skeletal extension, density and calcification in massive *Porites* colonies from the Great Barrier Reef: a proxy for seawater temperature and a background of variability against which to identify unnatural change. J Exp Mar Biol Ecol 211:29-67
Lough JM, Barnes DJ (2000) Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. J Exp Mar Biol Ecol 245:225-243
Mallela J, Perry CT (2007) Calcium carbonate budgets for two coral reefs affected by different terrestrial runoff regimes, Rio Bueno, Jamaica. Coral Reefs 26:129-145
Potts DC, Done TJ, Isdale PJ, Fisk DA (1985) Dominance of a coral community by the genus Porites (Scleractinia). Mar Ecol Prog Ser 23:79-84
Scoffin TP, Tudhope AW, Brown BE, Chansang H, Cheeney RF (1992) Patterns and possible environmental controls of skeletogenesis of *Porites lutea*, South Thailand. Coral Reefs 11:1-11
Tomascik T, Sander F (1985) Effects of eutrophication on reef-building corals I. Growth rate of the reef-building coral *Montastrea annularis*. Mar Biol 87:143-155
Veron JEN (2000) Corals of the World, vol. 3. Australian Institute of Marine Science & CRR Qld Pty Ltd, Australia
Wórum FP, Carricart-Ganivet JP, Benson L, Golicher D (2007) Simulation and observations of annual density banding in skeletons of *Montastraea* (Cnidaria : Scleractinia) growing under thermal stress associated with ocean warming. Limnol Oceanogr 52:2317-2323

Figure legends

Fig. 1 Locations where corals were collected. Reef acronyms: AA = Anegada de Adentro, AF = Anegada de Afuera, CA = Cabezo, CH = Chopas, GA = Gallega, HO = Hornos, EN = Enmedio, SA = Sacrificios, VE = Verde, PA = Pájaros, MH = Mahahual, GG = Gulf of Guanahacabibes

Fig. 2 X-radiograph positive of a slice of *Porites astreoides* from Anegada de Afuera Reef, Veracruz Reef System, Southern Gulf of Mexico. Note the low-density annual growth band in the apex of the contact print of the slice. Scale bar 2 cm

Fig. 3 Relationships between three growth variables in *Porites astreoides* from the Western Atlantic. a) Density vs extension rate, b) calcification rate vs density, and c) calcification rate vs extension rate. Regression lines are shown where parameters are significantly related

Fig. 4 The three growth variables in *Porites astreoides* in each reef collected zone and under different SST annual mean. VRS = Veracruz Reef System, GG = Gulf of G

Fig. 1

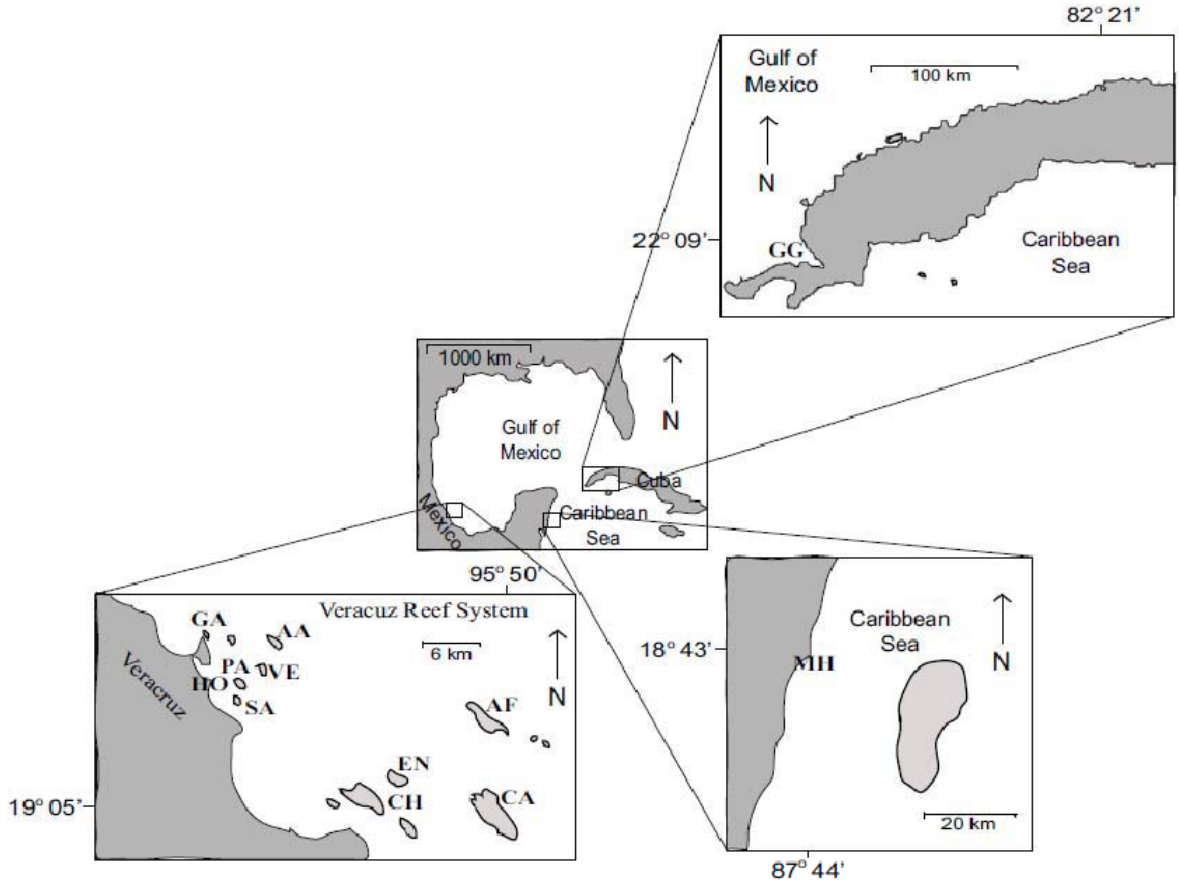
82° 21'
Gulf of Mexico
100 km
N
22° 09'
GG
Caribbean Sea
1000 km
Gulf of Mexico
N
Cuba
Mexico
Caribbean Sea
95° 50'
Veracuz Reef System
GA
AA
PA
VE
HO
SA
6 km
Veracruz
N
AF
EN
CH
CA
19° 05'
18° 43'
MH
Caribbean Sea
N
20 km
87° 44'

Fig. 2

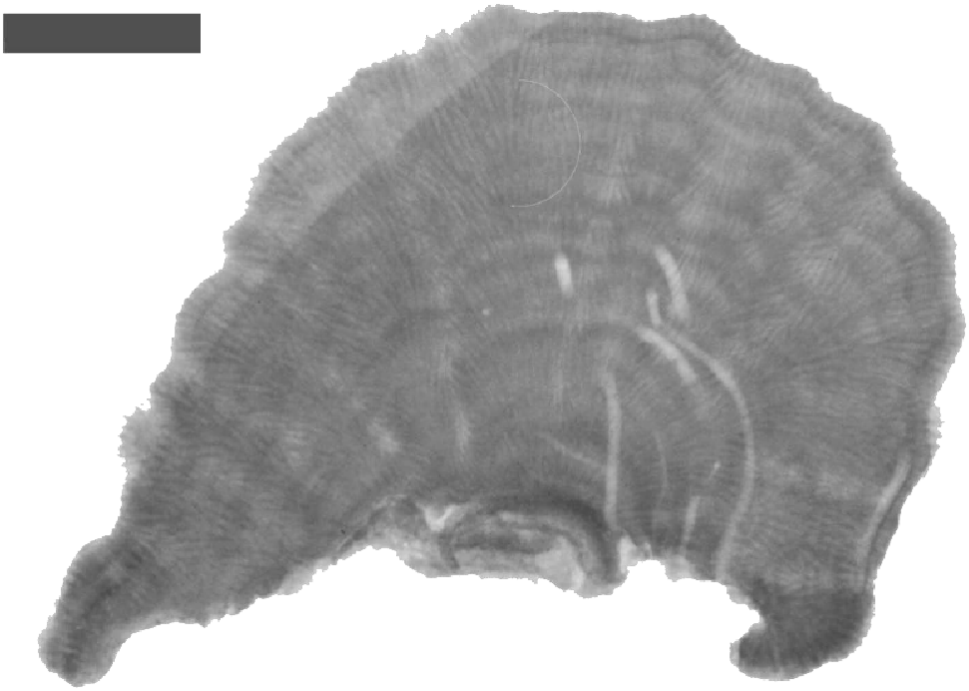

Fig. 3

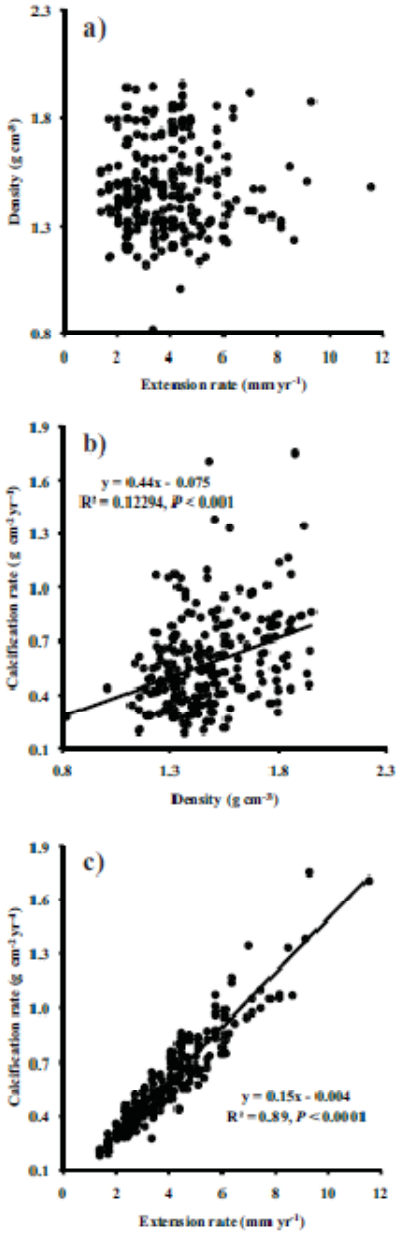
a)
Density (g cm⁻³)
Extension rate (mm yr⁻¹)
b)
y = 0.44x - 0.075
R² = 0.12294, P < 0.001
Calcification rate (g cm⁻³ yr⁻¹)
Density (g cm⁻³)
c)
y = 0.15x - 0.004
R² = 0.89, P < 0.0001
Calcification rate (g cm⁻³ yr⁻¹)
Extension rate (mm yr⁻¹)

Fig. 4

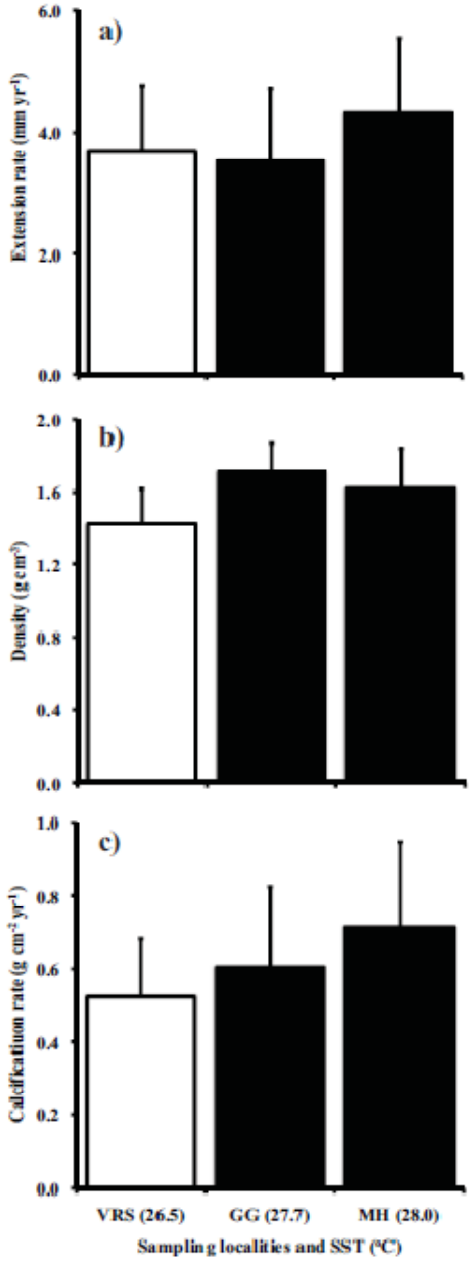
a)
Extension rate (mm yr⁻¹)
6.0
4.0
2.0
0.0
b)
Density (g cm⁻³)
2.0
1.6
1.2
0.8
0.4
0.0
c)
Calcification rate (g cm⁻² yr⁻¹)
1.0
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
VRS (26.5)
GG (27.7)
MH (28.0)
Sampling localities and SST (ºC)

Table legends

Table 1 Mean extension rate, density and calcification rate of *Porites astreoides* growing in different regions and reefs on the West Atlantic. Period of time covered at each reef, number of corals collected (*n*), and coefficient of variation of each growth variable (%) are presented. Reef acronyms as in figure 1 (standard deviation in parenthesis).

Table 2 Mean extension rate, density, and calcification rate of *Porites astreoides* growing in different regions on the West Atlantic, under different environmental conditions: mean SST, sedimentation rate and total nitrogen, and phosphorous (standard deviation in parenthesis).

Table 3 Correlation coefficients between the extension rate, density and calcification rate of *Porites astreoides* for each of the reefs (asterisks indicate significant correlations ($P < 0.0001$); reef site acronyms as in figure 1. n = number of annual growth bands on each locality).

Table 1

Region	Reef	*n*	Time line	Extension rate mm yr^{-1}	Density g cm^{-3}	Calcification rate g cm^{-2} yr^{-1}
Gulf of Mexico (VRS)	AA	2	2002-2006	2.94 (0.55)	1.42 (0.06)	0.42 (0.05)
	AF	5	1999-2006	3.16 (0.86)	1.55 (0.24)	0.48 (0.10)
	CA	2	2003-2006	4.41 (1.20)	1.71 (0.21)	0.77 (0.30)
	CH	4	2004-2006	2.79 (0.98)	1.29 (0.29)	0.35 (0.11)
	GA	9	1999-2006	4.09 (1.21)	1.30 (0.08)	0.53 (0.15)
	HO	5	2001-2006	3.83 (0.64)	1.33 (0.12)	0.50 (0.05)
	EN	4	2001-2006	3.63 (0.78)	1.52 (0.11)	0.56 (0.16)
	SA	4	2002-2006	2.95 (0.70)	1.64 (0.16)	0.49 (0.14)
	VE	5	1997-2006	4.81 (1.48)	1.45 (0.11)	0.69 (0.18)
	PA	4	1998-2006	3.58 (0.47)	1.33 (0.09)	0.48 (0.07)
Mexican Caribbean	MH	7	1995-2006	4.33 (1.22)	1.63 (0.22)	0.71 (0.23)
North Coast of Cuba	GG	8	1997-2004	3.53 (1.19)	1.72 (0.15)	0.61 (0.22)
	Coefficient of variation %			17.6	10.7	22.9

Table 2

Region	Extension rate (mm yr^{-1})	Density (g cm^{-3})	Calcification rate (g cm^{-2} yr^{-1})	Mean SST (°C)	Extinction coefficient (k_d)*	Sedimentation rate	Total nitrogen (μM)*	Total phosphorous (μM)*
Gulf of Mexico (VRS)	3.69 (1.08)	1.42 (0.19)	0.52 (0.16)	26.53	0.50	High	14.65 (0.96)	2.80 (0.84)
Mexican Caribbean	4.33 (1.22)	1.62 (0.21)	0.71 (0.23)	28.00	0.36	Low	5.76 (3.34)	1.11 (1.31)
North Coast of Cuba	3.53 (1.19)	1.71 (0.16)	0.61 (0.22)	27.73	ND	Low/High	ND	ND

* = Data from Cruz-Piñón et al. (2003); ND = not available data.

Table 3

Growth parameters / Reef	All together n = 231	AA n = 8	AF n = 23	CA n = 7	CH n = 9	GA n = 31	HO n = 21	EN n = 19	SA n = 12	VE n = 23	PA n = 17	MH n = 41	GG n = 20
Extension rate vs Density	0.04	-0.26	-0.33	0.60	-0.38	-0.12	-0.20	0.08	0.45	-0.15	0.21	-0.10	0.13
Density vs Calcification rate	0.35*	-0.11	-0.04	0.72	0.25	-0.03	0.21	0.30	0.60*	-0.01	0.38	0.17	0.28
Extension rate vs Calcification rate	0.94*	0.99*	0.95*	0.98*	0.79*	0.99*	0.91*	0.97*	0.98*	0.99*	0.98*	0.96*	0.99*