

UNIVERSIDAD DEL VALLE



**EVALUACIÓN EXPERIMENTAL DEL IMPACTO DE LA SEDIMENTACIÓN EN
EL CORAL *Pocillopora damicornis* EN LA ISLA GORGONA**

VALENTINA ZAMBRANO FRANCO

PROGRAMA DE MAESTRÍA EN CIENCIAS-BIOLOGÍA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS

JUNIO 2016

UNIVERSIDAD DEL VALLE



**EVALUACIÓN EXPERIMENTAL DEL IMPACTO DE LA SEDIMENTACIÓN EN
EL CORAL *Pocillopora damicornis* EN LA ISLA GORGONA**

VALENTINA ZAMBRANO FRANCO

Director

Dr. FERNANDO A. ZAPATA RIVERA

PROGRAMA DE MAESTRÍA EN CIENCIAS-BIOLOGÍA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS

JUNIO 2016

DEDICATORIA

...A Christian, mi esposo, mi amante y mi amigo...

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar agradezco a la Universidad del Valle por la financiación de esta investigación en el marco del proyecto de convocatoria interna “Evaluación del impacto de las mareas bajas extremas y la sedimentación sobre el crecimiento y la reproducción del coral *Pocillopora damicornis* en la isla Gorgona”; a Parques Nacionales Naturales de Colombia, en especial al Parque Nacional Natural Gorgona por el apoyo logístico para este estudio; al Grupo de Ecología en Arrecifes Coralinos por el respaldo económico, logístico y humano, y sobre todo, agradezco a Fernando Zapata Ph.D por dirigir esta tesis; a Miguel Cuellar por su incondicional ayuda como asistente de campo y por su excelentes registros fotográfico y de video para mi investigación.

En segundo lugar, aunque no con menos importancia, agradezco a mi esposo, Christian Latorre, quién ha sido un apoyo indispensable no sólo para la realización de mi trabajo de investigación si no para todas mis etapas en la maestría. También agradezco a mi familia; mi madre, Olmedo, mi hermano Mauricio, Carolina, mis sobrinas Daniela y Mariana, mi sobrino Juan David y mi sobrino-nieto Antony. Todos ellos de una manera o de otra con su amor han hecho que siempre quiera seguir adelante y lograr mis metas.

Por último, quiero agradecer de una manera muy especial a mis compañeros del Postgrado en Ciencias-Biología y del Herbario de la Universidad del Valle: Adriana Guerrero, Johan Home, David Días, Viviana Londoño, Edier Soto, Mauricio Posada, Martín Llano y Juan David Lozano. En ellos encontré además de unos excelentes colegas, siempre dispuestos a la colaboración y cooperación, unas excelentes personas y amigos.

TABLA DE CONTENIDO

Resumen.....	7
Abstract	8
Introducción	11
Antecedentes	15
HIPÓTESIS.....	24
OBJETIVOS	24
Objetivo general	24
Objetivos específicos.....	25
Materiales y métodos	25
Área de estudio.....	25
Diseño experimental.....	27
Resultados.....	35
Pérdida de tejido, blanqueamiento y supervivencia.....	35
Respuesta superficial y comportamental.....	37
Crecimiento en peso	40
Respuestas a nivel histológico	41
Fecundidad	43
Densidad de zooxantelas.....	44
Mucocitos.....	46
Discusión.....	47
Conclusiones	57
Literatura citada.....	59

RESUMEN

La sedimentación extrema en arrecifes coralinos puede causar acumulación de sedimento y enterrar colonias de coral. La tolerancia al enterramiento puede variar dependiendo de las condiciones ambientales y de las especies. En el arrecife de La Azufrada en la Isla Gorgona (Pacífico colombiano), es común observar coral enterrado en el límite del trasarrecife, y aunque *P. damicornis* (la especie dominante en este arrecife) es tolerante a alta sedimentación, se desconocen sus límites de tolerancia al enterramiento. Con el fin de evaluar los límites de tolerancia de *P. damicornis* y conocer los efectos del enterramiento sobre la supervivencia, pérdida de tejido vivo, crecimiento, fecundidad, capacidad autotrófica (basada en la densidad de zooxantelas) y producción de mucus (basada en densidad de mucocitos), se realizó un experimento en campo. Tres colonias adultas de *P. damicornis* fueron enterradas durante 1, 2, 4, 8, 10, 12, 14, 16, 22, 44, 66 o 90 horas (N total = 36 colonias). Las colonias de *P. damicornis* enterradas hasta 8 h sobrevivieron sin perder más del 5 % del tejido vivo y sin presentar blanqueamiento. Estas colonias no vieron afectado su crecimiento, fecundidad, densidad de zooxantelas y densidad de mucocitos. Sin embargo, estos corales presentaron una respuesta comportamental diferencial dependiendo de la duración del enterramiento; durante los enterramientos entre 1 y 2 horas los pólipos permanecían extendidos para remover el sedimento y a partir de 4 horas los pólipos se retraían para evitar la abrasión. Se concluye que *P. damicornis* en Isla Gorgona se puede clasificar como “muy tolerante” a la sedimentación y a

periodos cortos de enterramiento. Se propone que la baja cobertura encontrada en la parte somera de la zona norte del arrecife de “La Azufrada” durante estudios anteriores, no se debe a la deposición de sedimento en sí, sino al prologando enterramiento por sedimentos.

PALABRAS CLAVES: *enterramiento, fecundidad, zooxantelas, mucocitos, crecimiento.*

ABSTRACT

Extreme sedimentation on coral reefs can cause sediment accumulation and burial of coral colonies. Tolerance to burial may vary depending on environmental conditions and species. On La Azufrada coral reef, at Gorgona Island (Colombian Pacific), it is common to observe buried coral at the edge of the back reef, and although *P. damicornis* (the dominant species on this reef) is tolerant to high sedimentation, its tolerance limits to burial are unknown. To evaluate the tolerance of *P. damicornis* and the effects of burial on survival, living tissue loss, growth, fecundity, autotrophic capacity (based on density of zooxanthellae) and mucus production (based on density of mucocytes), an experiment was conducted in the field. Three adult colonies of *P. damicornis* were buried for 1, 2, 4, 8, 10, 12, 14, 16, 22, 44, 66 or 90 hours (total N = 36 colonies). Colonies of *P. damicornis* buried for up to 8 h survived without losing > 5% of living tissue or exhibiting bleaching. The growth, fertility, density of zooxanthellae and density of mucocytes of these colonies was not affected. However, these corals showed different behavioral responses depending on the duration of burial; for burial between 1 and 2 hours, polyps remained extended to remove sediment, and for 4 hours polyps were retracted to prevent abrasion. It is concluded that *P. damicornis* at Gorgona Island can be classified as "very tolerant" to sedimentation and burial during short periods. It is proposed that the low coral cover found on the shallow part of the northern portion of La Azufrada coral reef in past studies, is not due to sediment deposition per se but to prolonged burial by sediments.

KEY WORDS: *burial, fecundity, zooxanthellae, mucocytes, growth.*

INTRODUCCIÓN

La importancia de los arrecifes coralinos se debe a que son uno de los ecosistemas biológicamente más diversos y productivos del planeta (Birkeland 1997). Sin embargo el 20% de los arrecifes coralinos del mundo está en peligro de desaparecer entre los próximos 20 a 40 años por causa de los humanos (aún sin considerar los efectos del cambio climático; Wilkinson 2008). El dramático aumento en el deterioro de los arrecifes coralinos que ha ocurrido alrededor del mundo por efecto de perturbaciones naturales y antropogénicas (Hughes *et al.* 2003, Wilkinson 2008, Jackson *et al.* 2012, Bridge *et al.* 2013, Wear & Vega Thurber 2015) ha generado la necesidad de mejorar su manejo y conservación basándose en un mejor conocimiento de las causas de su deterioro y de los procesos que determinan su persistencia y recuperación después de perturbaciones severas (Hughes *et al.* 2003, Wilkinson 2008). Sin embargo, no se conoce aún con certeza cuál es la capacidad de los arrecifes coralinos para recuperarse de las perturbaciones. Si estas son muy prolongados o demasiado severos pueden causar un cambio de fase (un cambio de dominancia por corales a dominancia por algas) del cual los arrecifes podrían no recuperarse (Done 1992, Hughes 1994, McCook 1999, Nyström *et al.* 2000, Bellwood 2004). El Pacífico oriental tropical (POT) es, en general, una región aislada y con condiciones marginales para la formación de arrecifes coralinos. Las principales fuentes de perturbación natural en los arrecifes coralinos de esta región (comprendida entre México y Ecuador), que tienen el potencial para cambiar la estructura de la

comunidad de corales, incluyen depredación, bioerosión, huracanes, la Oscilación Sureña de El Niño (ENSO), exposiciones aéreas durante mareas bajas extremas, surgencias costeras, tectonismo y sedimentación (Cortés 2003). Específicamente, en el Pacífico colombiano se presentan unas condiciones físicas, climáticas y oceanográficas poco favorables para el desarrollo arrecifal, por lo que los arrecifes coralinos en esta región son muy pocos, pequeños y pobremente desarrollados (Zapata & Vargas-Ángel 2003). En la isla Gorgona, existen múltiples formaciones coralinas entre las que se encuentra el arrecife de La Azufrada, que es uno de los más extensos, diversos, desarrollados y mejor estudiados del Pacífico colombiano (Zapata & Vargas-Ángel 2003).

En la Isla Gorgona, se han colectado datos de cobertura coralina anualmente durante más de una década y media (1998-2015; Zapata *et al.* 2008, F. Zapata, datos sin publicar). Análisis iniciales mostraron que en el arrecife de La Azufrada la cobertura coralina promedio tuvo un descenso significativo de 55.6% en 1998 a 37.2% en 2007 (Zapata *et al.* 2008). Esta reducción de la cobertura fue mayor en las zonas someras que en las profundas. Además, se encontró que la cobertura coralina siempre fue menor en la parte norte que en la parte sur de este arrecife, y que lo más probable es que dicha diferencia existiera con anterioridad. Ante estos signos de deterioro y las marcadas diferencias de cobertura entre los sitios, Zapata *et al.* (2008) sugirieron dos hipótesis para explicar la variación espacial de la cobertura coralina. En la primera, sugirieron que la disminución de la cobertura coralina en las zonas someras se debe a las exposiciones aéreas durante las

mareas bajas extremas, y en la segunda, que la diferencia de la cobertura entre la zona sur y la zona norte del arrecife se debe a la sedimentación por la cercanía de la desembocadura de una quebrada en la mitad norte del arrecife. Esta quebrada se encuentra al lado de un área conocida como El Aeropuerto, donde hubo un bosque que fue extensivamente talado para la construcción de una pista de aterrizaje en Gorgona a principios de la década de 1960 (Prahl *et al.* 1979, Glynn *et al.* 1982). Se asume que desde entonces existe una relación directa entre estos hechos y la observación frecuente de coral enterrado en el borde interno del arrecife (Prahl *et al.* 1979), inclusive muchos años después del comienzo (1984) de la reforestación natural en el área deforestada (Zapata *et al.* 2001) y hasta el presente (V. Zambrano-Franco, Obs. Pers.; Figura 1).

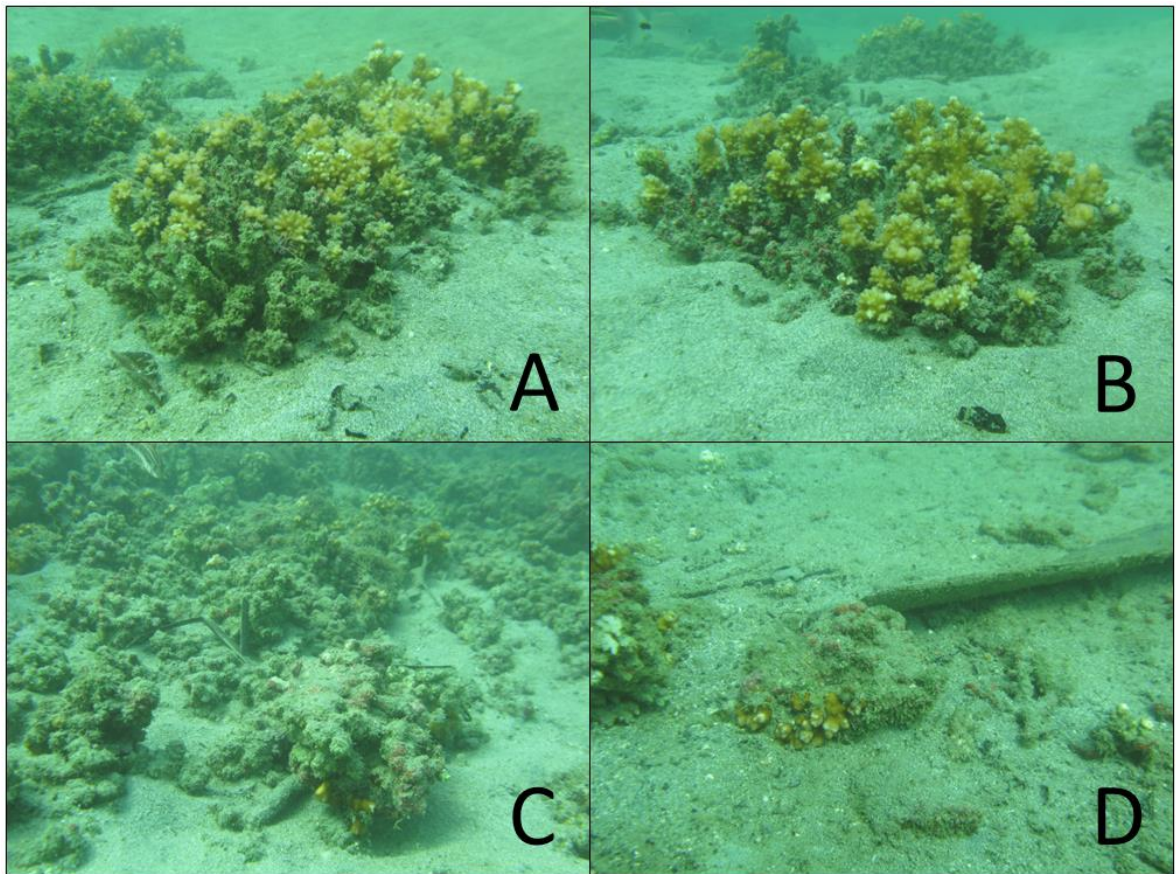


Figura 1. Colonias de coral enterradas, semienterradas o parcialmente cubiertas de sedimento en la parte trasera del arrecife “La Azufrada” en abril de 2015.

Estudios realizados en el arrecife de La Azufrada han demostrado que las colonias adultas del coral *Pocillopora damicornis* sobreviven y no se ven afectadas de forma visible frente a condiciones de sedimentación entre 100 y 800 g m⁻² día⁻¹ (Zambrano-Franco 2011). Dichas condiciones han sido consideradas por otros autores como nocivas para los arrecifes coralinos y para muchas especies de corales (Pastorok & Bilyard 1985, Rogers 1990, Erftemeijer *et al.* 2012), y exceden ampliamente las tasas de sedimentación registradas en este mismo arrecife

($\bar{x}=37.6 \pm 36.5 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$; Zambrano-Franco 2011, Lozano-cortés *et al.* 2014, Mejía 2015). También se demostró que *P. damicornis* tiene una capacidad de remoción de sedimento muy efectiva ya que el 50% del sedimento es removido durante los primeros 3 a 5 min después de su aplicación (Zambrano-Franco 2011). Frente a estos hallazgos se evidenció la necesidad de explorar los límites de esta especie ante la condición más extrema de la sedimentación: el enterramiento; condición que además se ha venido observando en la parte trasera del arrecife desde hace varias décadas. Por lo anterior, el presente estudio buscó determinar cuál es el efecto del enterramiento por sedimentos en la supervivencia, pérdida de tejido, crecimiento, reproducción, capacidad fotosintética (autotrofia) y producción de mucus en corales adultos de la especie *P. damicornis* en la isla Gorgona, y cuál es la capacidad de este coral para recuperarse del enterramiento a corto plazo.

ANTECEDENTES

La sedimentación ha sido señalada como uno de los factores causantes de la disminución en la cobertura, riqueza y diversidad coralina (Rogers 1990, Fabricius 2005, Erftemeijer *et al.* 2012). Sin embargo, el término sedimentación debe ser abordado con cuidado y tratando de señalar exactamente a qué fase de dicho proceso se hace referencia, con el fin de evitar ambigüedades ya ampliamente extendidas en la literatura. La sedimentación comprende desde el transporte de los sedimentos hasta la deposición, la acumulación y la resuspensión de los mismos (PIANC 2010, Erftemeijer *et al.* 2012). En este trabajo el término

“sedimentación” se usa para referirse a la fase de deposición del sedimento, mientras que el término “enterramiento” hace referencia a la acumulación de sedimento encima de un coral causada por condiciones de sedimentación extrema. Cada uno de estos procesos tiene diversos efectos sobre los corales y los arrecifes coralinos.

Tanto la turbidez, causada por el sedimento suspendido, como la deposición de tal sedimento, limitan la cantidad de luz que llega a los tejidos coralinos y causan una disminución de la eficiencia fotosintética de las zooxantelas y de la capacidad del coral para nutrirse autotróficamente. Además, pueden modificar las densidades de las zooxantelas e incrementar la actividad ciliar y de los pólipos para alimentarse (Gilmour *et al.* 2006, Erftemeijer *et al.* 2012). El sedimento depositado también cubre la superficie de los corales, lo que puede causar mortalidad parcial o total del tejido, blanqueamiento y gastos excesivos de energía en la producción de mucus para la limpieza (Thompson *et al.* 1980, Stafford-Smith & Ormond 1992, Riegl 1995a, Riegl & Bloomer 1995, Wesseling *et al.* 1999, Piniak 2007).

El enterramiento de los corales por la acumulación de sedimentos obstruye completamente la llegada de luz y pela el tejido. Los efectos del enterramiento varían con la duración de éste y van desde la mortalidad total de las colonias (Thompson *et al.* 1980, Rice & Hunter 1992) hasta la sobrevivencia total y sin consecuencias evidentes (Schuhmacher 1979), pasando por el blanqueamiento (Thompson *et al.* 1980, Wesseling *et al.* 1999, Wong 2001), la pérdida de tejido y

el estrés subletal (Thompson *et al.* 1980, Wesseling *et al.* 1999), hasta por simples respuestas comportamentales como la retracción de los pólipos y el aumento de la actividad ciliar, entre otras (Stafford-Smith & Ormond 1992, Stafford-Smith 1993).

Los estudios sobre los efectos de la sedimentación en corales son mucho más abundantes que los enfocados en los efectos del enterramiento. Por lo tanto, los estudios de sedimentación constituyen en gran parte los antecedentes para estudios como el presente y se complementan con las pocas investigaciones sobre los efectos del enterramiento.

Procesos naturales tales como la resuspensión de sedimentos provenientes del fondo marino y los sedimentos importados desde los ríos, determinan la concentración de sólidos suspendidos en la columna de agua (Rogers 1990). Sin embargo, es sobre todo la sedimentación proveniente del dragado y la escorrentía derivados de las actividades humanas lo que constituye una de las mayores fuentes potenciales de degradación de los arrecifes alrededor del mundo (Johannes & Betzer 1975, Dahl 1985, Rogers 1985, 1990, Fabricius 2005, Erftemeijer *et al.* 2012). En el Pacífico Oriental Tropical, la escorrentía terrestre derivada del influjo de agua dulce, particularmente en áreas de alta pluviosidad como la costa panameña y colombiana, hace que la turbidez y la sedimentación sean estacionalmente altas (Glynn & Ault 2000). Los arrecifes coralinos del Pacífico colombiano están en áreas protegidas y las perturbaciones humanas de

origen local son mínimas. En la isla Gorgona, sin embargo, se ha observado una alta sedimentación por escorrentía terrestre a través de las quebradas y se presume que la deforestación realizada en la década de 1960 aún potencia dichas descargar y afecta sobre todo la parte trasera del arrecife de La Azufrada dando como resultado el enterramiento de los corales (Zapata *et al.* 2008; ver también Fig. 1). También se ha observado el arribo de aguas continentales provenientes del delta del río Patía-Sanquianga que se encuentra a 50 km de Gorgona (Giraldo *et al.* 2008) y que presenta una de las mayores descargas de sedimento en el Pacífico Colombiano ($14 \times 10^6 \text{ t año}^{-1}$; Restrepo & Kjerfve 2000).

El estrés causado por la sedimentación ha sido evaluado en 89 especies de coral (aproximadamente 10% de todas las especies de corales hermatípicos) y los resultados de estas investigaciones han provisto un entendimiento genérico acerca de los umbrales y niveles de tolerancia, mecanismos de respuesta y adaptaciones a la sedimentación (Erftemeijer *et al.* 2012). Estos estudios también han permitido concluir que la tolerancia a la sedimentación de las especies de coral es muy variable y que existen desde especies muy sensibles hasta muy tolerantes y adaptadas a una sedimentación relativamente alta. *P. damicornis* ha sido considerada tanto sensible (McClanahan & Oburab 1997), como tolerante a la sedimentación (e.g., Piniak & Brown, 2008; Zambrano-Franco, 2011).

Particularmente, en la isla Gorgona se encontró que esta especie tolera una tasa de sedimentación de hasta $800 \text{ g. m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$, durante 14 días, sin presentar signos

visibles de estrés como la pérdida de tejido y el blanqueamiento (Zambrano-Franco 2011).

Varios estudios han evaluado los efectos de la sedimentación sobre diferentes rasgos de historia de vida tales como la fecundidad, el asentamiento, la supervivencia, el crecimiento y la reproducción. Estos estudios han evidenciado que los corales no están adaptados para asentarse en sitios con mucho sedimento, y que su supervivencia y crecimiento se ven afectados por la sedimentación o el enterramiento (Rice 1984, Babcock & Davies 1991, Babcock & Smith 2000). En el caso de *P. damicornis* en el Indo-Pacífico se ha encontrado que el estrés por sedimentación no tiene un efecto negativo sobre la fecundidad y el crecimiento. Sin embargo, en términos de la supervivencia los juveniles de esta especie son más susceptibles a este tipo de estrés que los adultos (McKenna 2001, Piniak & Brown 2008b).

Estudios enfocados en efectos observables a simple vista causados por la sedimentación, como la pérdida de tejido vivo y el blanqueamiento también han sido realizados. Por ejemplo, Riegl (1995) encontró que ocho especies de corales escleractíneos estudiadas presentaron tejido necrótico después de la primera semana de aplicación continua de sedimento, mientras que Riegl & Bloomer (1995), después de seis semanas de condiciones de alta sedimentación, no observaron blanqueamiento, pero sí encontraron necrosis parcial del tejido en

cuatro especies de coral (*Favia fавus*, *Favites pentagona*, *Platygyra daedalea* y *Gyrosmlia interrupta*).

Otras investigaciones hechas tanto en campo como en laboratorio han enfocado su atención en el efecto de la sedimentación en algunas funciones fisiológicas y celulares como la producción fotosintética de carbono y la respiración en especies coralinas como *Montipora peltiformis*, *Montipora capitata* y *Porites lobata*, encontrando una disminución de dichas funciones dependiente de la severidad de los tratamientos (Riegl & Branch 1995, Philipp & Fabricius 2003, Piniak 2007). Estudios concernientes a la reacción celular de los corales frente a la sedimentación han evidenciado disminución o pérdida de mucocitos en la epidermis (e.g., *Astrangia danae*; Peters & Pilson, 1985) y gastrodermis (cambio en el tamaño de estas estructuras); degeneración del epitelio en *Favia fавus*, *Favites pentagona*, *Platygyra daedalea* y *Gyrosmlia interrupta* (Riegl & Bloomer 1995); atenuación de los tejidos epidérmicos y gastrodérmicos, presencia de restos celulares y cambios en el número de zooxantelas en *Montastraea cavernosa* (Vargas-Angel *et al.* 2007) y aumento en las acumulaciones de material mucoide en la gastrodermis y en el epitelio calicoblástico de *Astrangia danae* (Peters & Pilson, 1985).

Múltiples estudios han mostrado que los efectos de la sedimentación dependen de los casos de estudio o de las especies en particular (e.g., Rogers 1990, Anthony & Larcombe 2000, Erftemeijer *et al.* 2012). En algunas partes del mundo se ha

observado que muchos arrecifes que tienen una alta cobertura coralina y diversidad persisten ante los altos niveles de turbidez (Larcombe *et al.* 2001). En la Gran Barrera de Arrecifes de Australia, a lo largo de la línea de costa, la turbidez muestra una fuerte variabilidad y se mantiene alta por extensos periodos de tiempo en algunos arrecifes coralinos; incluso, en algunas zonas la turbidez ha sido natural por milenios (Larcombe *et al.* 1995, 2001, Larcombe & Woolfe 1999). Estas observaciones evidencian la existencia de adaptaciones o mecanismos que permiten a los corales (y en consecuencia, a los arrecifes coralinos) persistir en ambientes con altos niveles de sedimentación.

La remoción de sedimento es un mecanismo mediante el cual los corales pueden enfrentar la sedimentación o el enterramiento. Esta remoción se realiza por medio de la secreción de mucus y su transporte por acción ciliar y el movimiento tentacular (Stafford-Smith & Ormond 1992, Stafford-Smith 1993). Hubbard & Pocock (1972) describieron los patrones relativos a la remoción de sedimento a partir de observaciones en campo y experimentos en laboratorio. Estos autores encontraron que los pólipos son organismos activos que remueven sedimento por distensión a través de captación de agua por el estomodeo o por acción tentacular, que la eficiencia en la distensión y la actividad de los pólipos está relacionada con la geometría del cáliz, y que la distribución y orientación de cada pólipo en el corallum determina la habilidad en la remoción de sedimento. Riegl (1995) concluyó que la eficiencia en la remoción de sedimento depende, en primer lugar, de la forma de la colonia, y en segundo lugar, de la inflamación hidrostática

de los pólipos y el aumento de la acción tentacular. Estudios recientes han considerado que la forma de crecimiento de los corales es la característica que más afecta cómo los corales enfrentan la sedimentación (Erftemeijer *et al.* 2012). Los corales ramificados presentan una remoción de sedimento muy eficiente (Brown & Howard 1985), por lo que se ha considerado que la especie con este tipo de crecimiento tienen mecanismos pasivos y poco costosos para la limpieza de sedimentos. En la isla Gorgona se ha demostrado la eficiencia en la remoción del sedimento de *P. damicornis*. Este coral puede remover alrededor del 50% de sedimento aplicado ($800 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) en aproximadamente 5 minutos (Zambrano-Franco 2011).

La producción de mucus también ha sido considerada como un mecanismo muy importante pero costoso para la remoción de sedimentos. Observaciones cualitativas acerca del incremento en la secreción de mucus en los corales debido a la sedimentación han sido ampliamente expuestas en la literatura (Bak & Elgershuizen 1976, Rogers 1990, Stafford-Smith & Ormond 1992, Stafford-Smith 1993). Por esta razón, la respuesta de las células productoras de mucus (mucocitos) frente a condiciones de sedimentación también debería ser investigada más a fondo, pero son pocos los estudios al respecto. Algunos estudios (Vargas-Angel *et al.* 2006 y 2007) han demostrado que *Montastrea cavernosa* presenta cambios en número y tamaño de los mucocitos (primero aumentando y luego disminuyendo), y en la composición bioquímica del mucus frente a condiciones continuadas de sedimentación. Lo anterior repercute en la

capacidad del coral para limpiarse, y en la reducción de reservas de energía a través de la excesiva producción de mucus para la remoción de sedimento.

Los estudios sobre el efecto del enterramiento por sedimentos en corales han demostrado que la supervivencia, la pérdida de tejido, el blanqueamiento y la capacidad de recuperación dependen principalmente de la especie. En las especies estudiadas hasta el momento la supervivencia puede variar entre 6 horas y 16.2 días (Rice & Hunter 1992, Wesseling *et al.* 1999, Erftemeijer *et al.* 2012). Adicionalmente, para cada especie en particular, el blanqueamiento, la pérdida o degradación de tejido, el crecimiento y la recuperación pueden o no variar con la intensidad de los tratamientos. Por ejemplo, *Acropora cervicornis* y *Acropora palmata* presentaron mortalidad del 100% dentro de las primeras 72 horas de enterramiento; *A. cervicornis* presentó efectos subletales en menos de 12 horas (Thompson *et al.* 1980). *Cladocora arbuscula* y *Solenastrea hyades* sobrevivieron hasta 15 días enterradas (Rice & Hunter 1992). *Cycloseris costulata* sobrevivió sin aparentes efectos, bajo condiciones de enterramiento continuo y después de permanecer entre 24 y 72 horas, mientras que *Danafungia horrida* y *Danafungia scruposa* presentaron pérdida de tejido y mortalidad de las colonias después del mismo periodo de tiempo (Erftemeijer *et al.* 2012). *Diploria strigosa* presentó blanqueamiento parcial y estrés subletal dentro de 24 horas de enterramiento (Thompson *et al.* 1980). *Heliopora coerulea* y *Galaxea fascicularis* después de 20 horas de enterramiento presentaron blanqueamiento del tejido, pero se observó

recuperación cuatro semanas después (Wesseling *et al.* 1999). Hasta este estudio, no se habían llevado a cabo experimentos para estimar la tolerancia de *P. damicornis* a diferentes niveles de enterramiento por sedimento.

HIPÓTESIS

A pesar de su tolerancia a altos niveles de sedimentación debido a su alta producción de mucus y morfología ramificada, *P. damicornis* puede ser afectada negativamente por el enterramiento. La magnitud del efecto sobre diferentes aspectos tales como la supervivencia, el crecimiento y la reproducción debe ser proporcional al tiempo de enterramiento. En congruencia con lo anterior, la probabilidad de recuperación de una colonia de coral después del enterramiento debe ser inversamente proporcional al tiempo de enterramiento.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar experimentalmente la tolerancia y capacidad de recuperación a corto plazo de *Pocillopora damicornis* frente a tratamientos de enterramiento por sedimentos en términos de su supervivencia, crecimiento, reproducción y reacciones celulares.

Objetivos específicos

1. Establecer el porcentaje de sobrevivencia, pérdida de tejido vivo y blanqueamiento en colonias de *P. damicornis* causados por diferentes niveles de enterramiento.
2. Determinar el efecto que tienen diferentes niveles de enterramiento en el crecimiento en peso de colonias coralinas de *P. damicornis*.
3. Evaluar el impacto que tienen diferentes niveles de enterramiento en el número y área que ocupan los mucocitos en la epidermis, número y estadio de los oocitos (fecundidad) y en la densidad de las zooxantelas simbioses de las colonias coralinas de *P. damicornis*.
4. Determinar cuál es la capacidad de *P. damicornis* para recuperarse a corto plazo después de eventos de enterramiento simulados, en términos de las variables de respuesta evaluadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El Parque Nacional Natural Gorgona (PNNG) se encuentra ubicado en el Pacífico Colombiano (2°58'10" N y 78°11'05" W) a 35 km de Punta Reyes, Nariño, el punto más cercano en la costa (Prahel & Alberico 1986, Díaz *et al.* 2000a). Este parque, que fue declarado en 1983, comprende una isla (Gorgona), un islote (Gorgonilla) y 61 ha de aguas adyacentes. El PNNG está localizado en la zona de convergencia intertropical (ZCI), está influenciada por vientos variables y débiles, y presenta una

pluviosidad entre 4.000 y 8.000 mm. año⁻¹, la cual está marcada por un periodo de mayores precipitaciones entre mayo y octubre y un periodo de menores lluvias entre diciembre y febrero (Prahl & Alberico 1986). La humedad relativa es del 90% y la temperatura media del aire es 26°C (Díaz *et al.* 2000a). En las aguas circundantes a Gorgona y Gorgonilla se han indentificado dos periodos oceanográficos, entre mayo y diciembre un periodo cálido (25.3°C) de baja salinidad superficial y entre enero y abril un periodo frío (16.7°C) de alta salinidad (Giraldo *et al.* 2008).

La isla Gorgona comprende un área total de 14.1 km² y tiene 0.3 km² de formaciones coralinas con una distribución discontinua y un desarrollo modesto (Díaz *et al.* 2000a). El arrecife de La Azufrada es el más grande y continuo de la isla (Prahl *et al.* 1979) y del Pacífico colombiano (Zapata & Vargas-Ángel 2003), mide alrededor de 780 m largo por 80-180 m de ancho y tiene aproximadamente 11.2 ha (Zapata 2001). En este arrecife dominan las especies del genero *Pocillopora*, aunque en las zonas más profundas también se encuentran corales masivos de los géneros *Pavona* y *Gardineroseris* (Díaz *et al.* 2000b, 2001, Zapata 2001, Zapata & Vargas-Ángel 2003). En La Azufrada existe una depresión con una profundidad que varía entre 4 y 10 m, de aproximadamente 40 m de diámetro conocida como “El Hueco”, que provee unas condiciones ideales de protección para hacer experimentos.

Diseño experimental

Para evaluar el efecto del enterramiento por sedimentos en colonias del coral *P. damicornis* se realizaron dos experimentos en campo. El primero de estos fue llevado a cabo entre el 23 y el 29 de abril del 2014. Para este experimento se colectaron 27 colonias adultas en los alrededores de la zona conocida como “El Hueco”, en el arrecife de La Azufrada. Las colonias se marcaron con placas de aluminio y fueron reubicadas en paneles experimentales hechos de tubos de PVC instalados en una zona protegida de “El Hueco” (Figura 2; A y D), donde se realizó su aclimatación (3 meses aprox.). El enterramiento de las colonias fue llevado a cabo en cilindros de poliestireno (Figura 2; E y F), ubicados en la misma zona. Las colonias se pusieron dentro de dichos cilindros y luego se cubrieron totalmente con sedimento tomado del mismo lugar de donde fueron colectadas. Los tratamientos de enterramiento se hicieron durante diferentes periodos de tiempo: 1, 2, 4, 8, 16, 22, 44, 66 y 90 horas (Figura 2; E y F). Una vez transcurrido el tiempo de enterramiento se retiraron los cilindros y se removió suavemente el exceso de sedimento que cubría las colonias, teniendo cuidado de no maltratar su tejido vivo. Luego las colonias se llevaron de nuevo a los paneles experimentales, en donde se dejaron quietas para que aquellas aún con sedimento continuaran con su proceso de auto-limpieza.

Las variables de respuesta para determinar el efecto del enterramiento fueron medidas antes (medición control o Tiempo 0; T0) y después de aplicar los

tratamientos. Durante la medición control se determinó el porcentaje de tejido vivo y porcentaje de blanqueamiento, y mediante el registro fotográfico se documentó la respuesta comportamental (grado de extensión y expansión de tentáculos y pólipos). También se pesaron las colonias con un dinamómetro digital marca WeiHeng (precisión 5 g) mediante el método del peso boyante (Jokiel *et al.* 1978, Figura 2; C y B). Cada colonia se pesó tres veces, luego se halló el promedio para evitar el error de medición y luego se transformaron los pesos boyantes a pesos reales (Jokiel *et al.* 1978). Se tomaron fragmentos de ~6 cm de largo de cada colonia para realizar cortes histológicos con el fin de estimar la fecundidad y la densidad de zooxantelas y mucocitos. Además, se tomaron fragmentos de tres colonias adicionales que no fueron sometidas a ningún enterramiento para ser usadas como control de estas variables (fecundidad y la densidad de zooxantelas y mucocitos). Cada uno de los fragmentos tomados de cada una las colonias fue pesado con el fin de ser tenido en cuenta al calcular el cambio de peso de dichas colonias a través del tiempo.

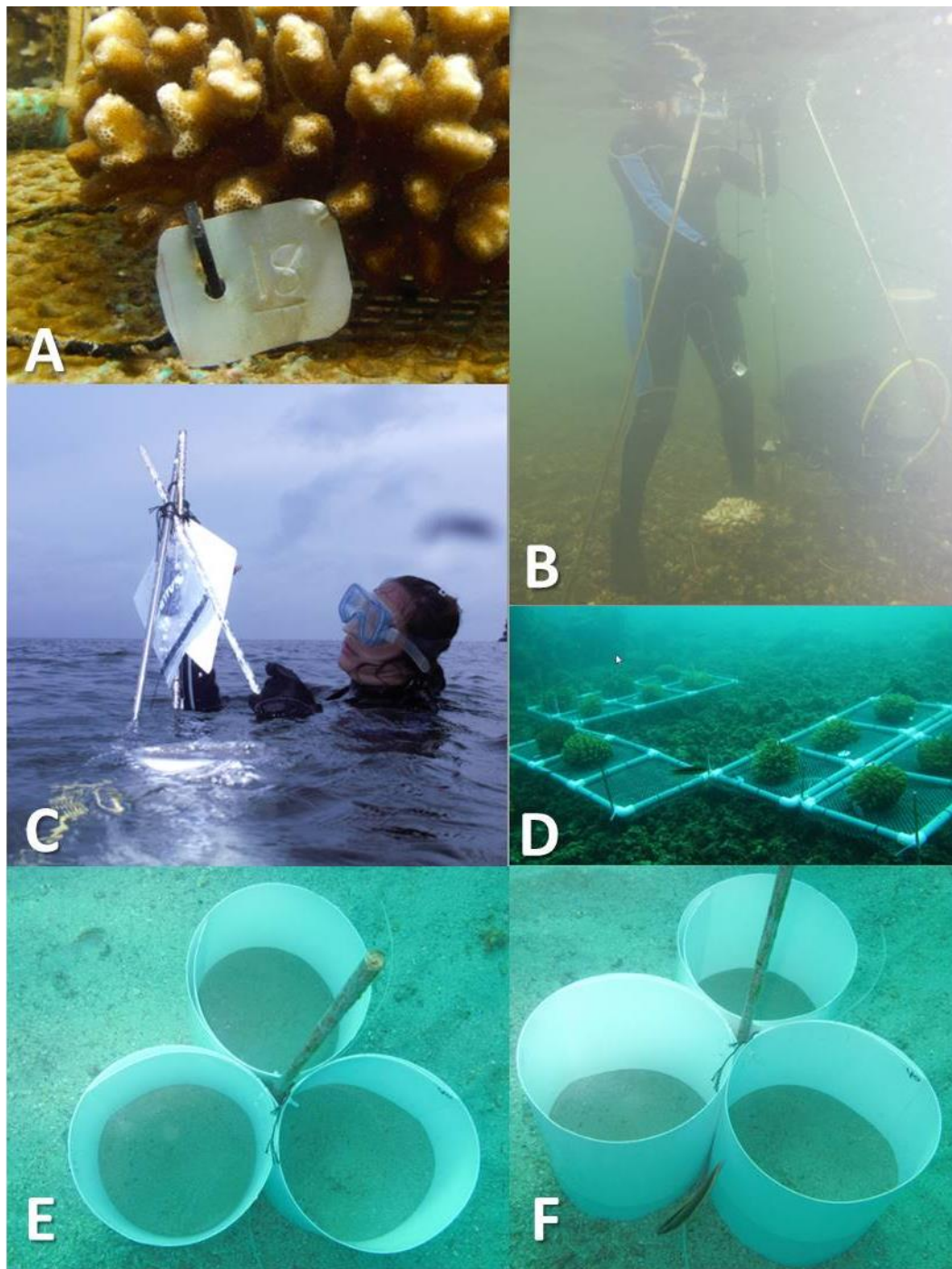


Figura 2. Métodos en campo. A, marquillas de aluminio sujetadas a las colonias coralinas; B y C, pesaje de colonias; D, colonias de coral ubicadas en paneles experimentales; F, cilindro de poliestireno rodeando las colonas en el experimento de enterramiento.

Posterior a las mediciones del T0 se procedió enterrar las colonias por 1, 2, 4, 8, 16, 22, 44, 66 y 90 horas. Aproximadamente 20 a 30 minutos después de que las colonias fueron desenterradas, y en cuanto estuvieron libres de sedimento, se realizó una segunda medición (Tiempo 1; T1) de las mismas variables de respuesta que fueron medidas durante el T0 (con excepción del peso que fue tomado 361 días después). También, se colectaron fragmentos de ~6 cm de largo de cada colonia para realizar cortes histológicos para de estimar la fecundidad y la densidad de zooxantelas y mucocitos. Posteriormente, se realizaron otras tres mediciones, una a las 48 horas después de desenterrar las colonias, otra a los 79 días (Tiempo 2; T2) y una última, a los 361 días. Durante la medición a las 48 horas sólo se determinó el número de colonias vivas por tratamiento (colonias con al menos 20% de cobertura de tejido vivo) y el porcentaje de tejido vivo por colonia. A los 79 días (Tiempo 2; T2), además de medir las mismas variables que a las 48 horas, se colectaron fragmentos de ~6 cm de largo de cada colonia para realizar cortes histológicos con el fin de calcular la fecundidad y la densidad de zooxantelas y mucocitos. También se tomaron fotografías para documentar el grado de extensión y expansión de tentáculos y pólipos por colonia. A los 361 días, únicamente se estimó el peso, porcentaje de tejido vivo, porcentaje de blanqueamiento, y se tomaron fotografías para documentar la respuesta comportamental. Para las mediciones en el tiempo T1 y T2 también se tomaron fragmentos de tres colonias adicionales que no fueron sometidas a ningún nivel de enterramiento y fueron usadas como control.

Un segundo experimento fue realizado entre julio 17 y 22 de 2014. Esto debido a que durante el primer experimento se quiso abarcar un rango muy amplio de horas de enterramiento (1, 2, 4, 8, 16, 22, 44, 66, 90 h) y la supervivencia de las colonias enterradas entre 1 y 8 h fue del 100%, mientras que las enterradas entre 16 y 90 h fue del 0%, dejando una brecha de 8 horas de incertidumbre sobre la supervivencia. De esta manera, el objetivo de este segundo experimento fue abarcar niveles de enterramiento entre 8 y 16 h y así discernir con más precisión cuántas horas podían permanecer enterradas las colonias de *P. damicornis* sobrevivir. Para esto se colectaron nueve colonias coralinas, se marcaron, se reubicaron y se enterraron durante 10, 12 y 14 horas, de igual forma que en el primer experimento. Las variables de respuesta medidas fueron las mismas del primer experimento y también se tomaron antes (medición control o Tiempo 0; T0) y después de aplicar los tratamientos (Tiempo 1: T1).

Los fragmentos tomados de las colonias para los cortes histológicos fueron puestos en fijador de Zenker en el campo y guardados en un recipiente hermético para ser transportados a los laboratorios de la Universidad del Valle, Cali, Colombia. Una vez en el laboratorio, los fragmentos se lavaron en agua corriente por 36 h, después se descalcificaron (Figura 3; A) y los tejidos blandos se preservaron en alcohol etílico al 70% en un tubo eppendorf de 2 ml debidamente rotulado (Figura 3; B). Estas muestras fueron enviadas a un laboratorio especializado para ser procesadas mediante histología convencional, con cortes

de 5 μm de grosor a 150 μm de profundidad y tinción con azul de toluidina (Castrillón-Cifuentes *et al.* 2015, Figura 3C).

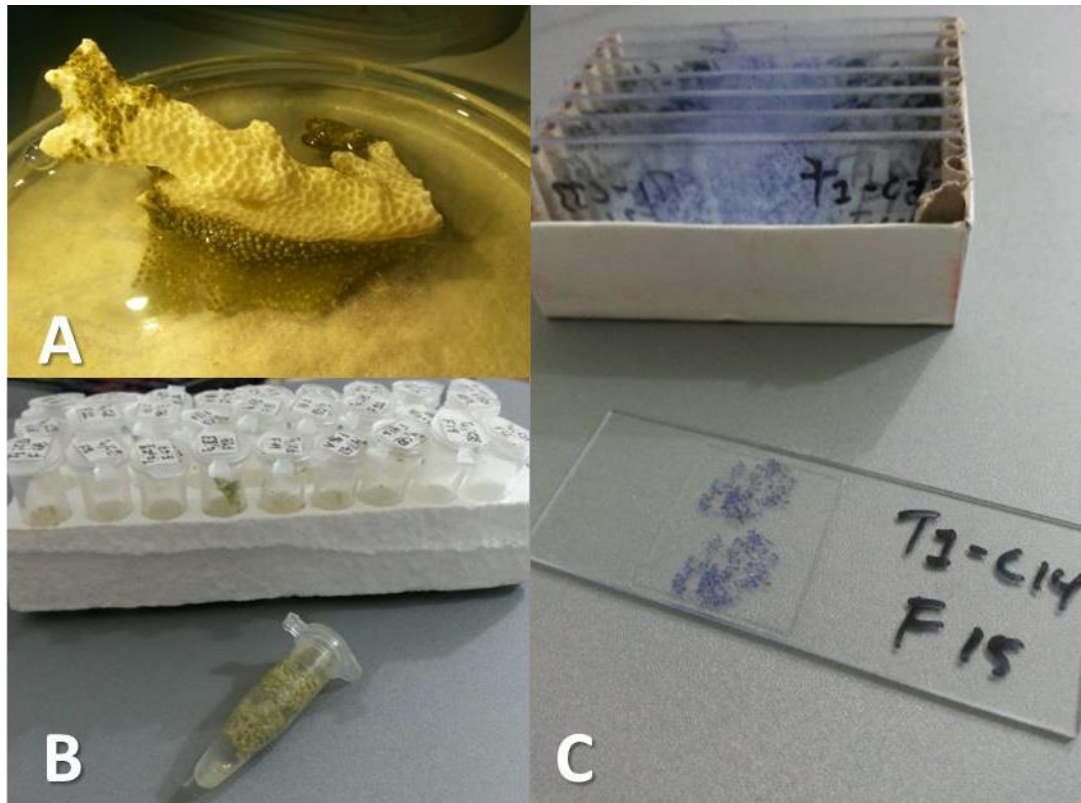


Figura 3. Procedimientos en laboratorio. A, separación del tejido blando del esqueleto coralino (descalcificación); B, almacenamiento de muestras de tejido coralino; C, placas con cortes histológicos de los tejidos coralinos.

La revisión de los cortes histológicos fue realizada por medio de microscopía óptica (4, 10, 40 y 100X) y fotografías tomadas con una cámara especializada para microscopios (AmScope MU500-CK). En cada muestra histológica se seleccionaron 10 pólipos aleatoriamente para contar y determinar los estadios de sus oocitos usando como referencia los trabajos de Stoddart & Black (1985), Glynn *et al.* (1991), Chávez-Romo & Reyes-Bonilla (2007), Zavala (2010),

Rodríguez-Troncoso *et al.* (2011) y Castrillón-Cifuentes *et al.* (2015). De estos diez pólipos se seleccionaron tres para determinar la densidad de zooxantelas y mucocitos y el porcentaje de área ocupada por mucocitos en la epidermis.

Con los datos del número y estadio de oocitos se hallaron dos valores de fecundidad; el primero, estimado como el número de oocitos por pólipo, sin tener en cuenta el estadio, y el segundo, como el número de oocitos en estadio IV por pólipo. La densidad de zooxantelas (número de zooxantelas $\times \text{cm}^{-2}$) se halló por medio de su conteo en el área plana de los pólipos en los cortes histológicos y, por la medición de dicha área.

El porcentaje del área ocupada por los mucocitos en la epidermis permite establecer si hubo un cambio en la producción de mucus causada por los tratamientos. Este porcentaje se halló estimando la proporción entre el área de la invaginación de la epidermis (porción del pólipo en un campo visual de 40x de aumento; Figura 4) y la sumatoria de las áreas de todos los mucositos encontrados dentro dicha porción de tejido. Por medio de la densidad de mucositos (número de mucocitos $\times \text{cm}^{-2}$) se buscó determinar si los cambios en la producción de mucus eran debido al cambio en el tamaño en los mucocitos o por el cambio en el número de estas células. Dicha densidad se estimó con el área plana de toda una invaginación de la epidermis en el canal gastrovascular (medida anteriormente) y contando el número de los mucositos dentro de esta área.

Figura 4. Fotografías de los cortes histológicos de *P. damicornis*. A, Medición del área de un pólipo sin estructuras reproductivas; B, Medición del área de un pólipo con estructuras reproductivas; C, invaginación de la epidermis en el canal gastrovascular y medición del área de los mucocitos en el interior. El recuadro negro señala el acercamiento que se muestra en la imagen D (aumento 40 x).

Para estimar si hubo diferencias entre los tratamientos y a través del tiempo, las variables cuantitativas fueron evaluadas por medio de análisis de varianza de una vía y de medidas repetidas, una vez se probaron los supuestos de dichas pruebas (Zar 1999).

RESULTADOS

Pérdida de tejido, blanqueamiento y supervivencia.

La pérdida de tejido de las colonias sometidas a los tratamientos entre 1 y 8 h de enterramiento no fue mayor a 5% y no varió en el tiempo. Las colonias sometidas a 10, 12, 14 y 16 h de enterramiento, inmediatamente después del tratamiento presentaron entre el 65 y 100% del tejido vivo (Figura 5). Sin embargo, éste se observó delgado y desprendido del esqueleto calcáreo en la parte media y extrema de las ramas. Las colonias experimentales de los tratamientos de 24, 44, 66 y 90 h, presentaron entre el 35 y 70% del tejido vivo (Figura 5) disperso por las colonias y en muy malas condiciones. Durante todas las mediciones en el tiempo no se observó blanqueamiento en alguna colonia experimental. Todas las colonias enterradas entre 1 y 8 horas sobrevivieron y se observaron saludables a las 48 horas, a los 79 días, e incluso a los 361 días después del enterramiento. En

contraste, la mayoría de las colonias enterradas entre 10 y 90 horas murieron 48 horas después de finalizado el tiempo de enterramiento, excepto por una colonia enterrada durante 14 horas y por todas las colonias enterradas durante 16 horas. Sin embargo, tanto las colonias enterradas por 14 y 16 horas, como el resto de las colonias enterradas entre 10 y 90 horas, se encontraron muertas al cabo de 79 días después de los tratamientos.

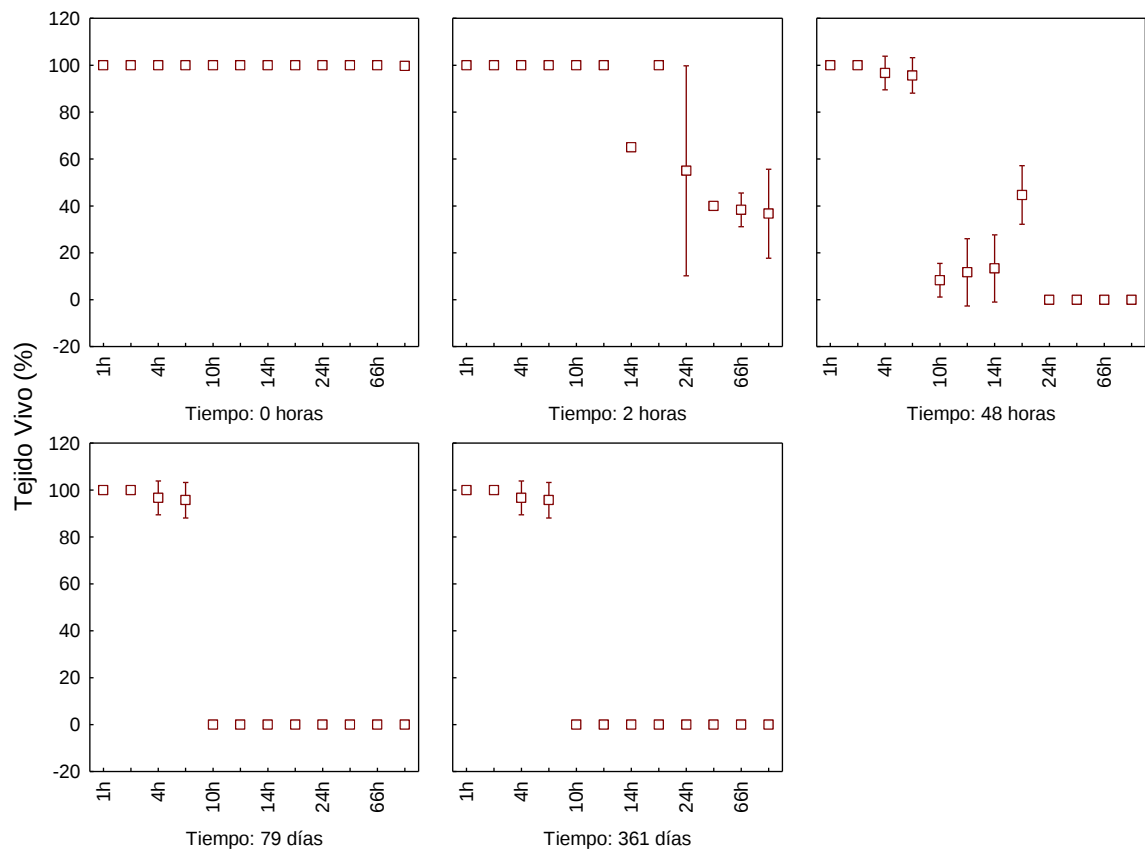


Figura 5. Cambios en el porcentaje promedio ($\pm$ intervalo de confianza del 95%) de tejido vivo en colonias del coral *P. damicornis* sometidas a diferentes niveles de enterramiento a través del tiempo.

Apariencia de las colonias y respuesta comportamental

Todas las colonias experimentales mostraron los tentáculos extendidos, expansión normal de los pólipos y coloración saludable durante la revisión inicial (Tiempo 0; T0), antes de aplicar los tratamientos. Después de aplicar los tratamientos, cuando ya se había removido todo o gran parte del sedimento, las colonias sometidas a enterramiento por 0, 1 y 2 h presentaron una apariencia similar a la revisión inicial, mientras que en las colonias sometidas a los tratamientos de 4, 8, 10 y 12 h se observaron con los pólipos y tentáculos contraídos. Sin embargo, en estos dos últimos tratamientos hubo gran cantidad de mucus y algo de sedimento que permaneció sobre la colonia. En las colonias sometidas a enterramiento de 14 h se observó mucho más mucus con mucho más sedimento atrapado y algo de tejido perdido en las puntas de las ramas (Figura 6). En los tratamientos de 10, 12 y 14 h el tejido se volvió más delgado y horas después se empezó a desprender y fue comido por individuos del pez *Thalassoma lucasanum*. En los tratamientos entre 16 y 90 h la pérdida de tejido fue mucho más evidente después de ser removido el sedimento (Figura 6) y dicha pérdida estuvo relacionada directamente con la cantidad de tiempo que duraron los tratamientos.

Las colonias sobrevivientes (tratamientos 1, 2, 4 y 8 h) presentaron una apariencia saludable a través del tiempo: tentáculos extendidos, expansión normal de los pólipos y coloración saludable (Figura 7).

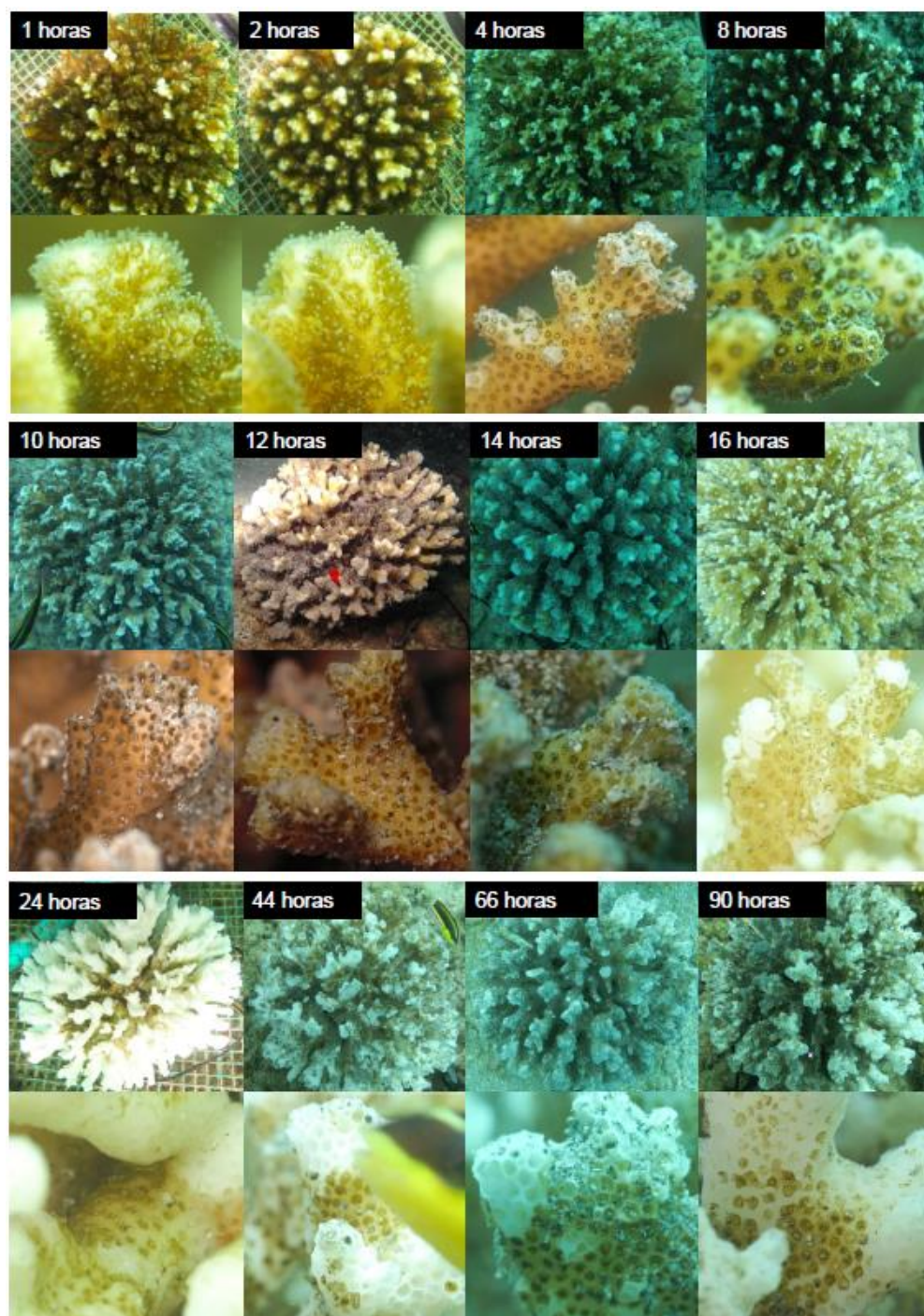


Figura 6. Apariencia de colonias de *Pocillopora damicornis* sometidas a diferentes niveles de enterramiento (entre 1 y 90 horas), minutos después de haber finalizado la aplicación de dichos tratamientos. Cada foto corresponde a una de una de las tres colonias de cada tratamiento y de su pólipos y coralitas.

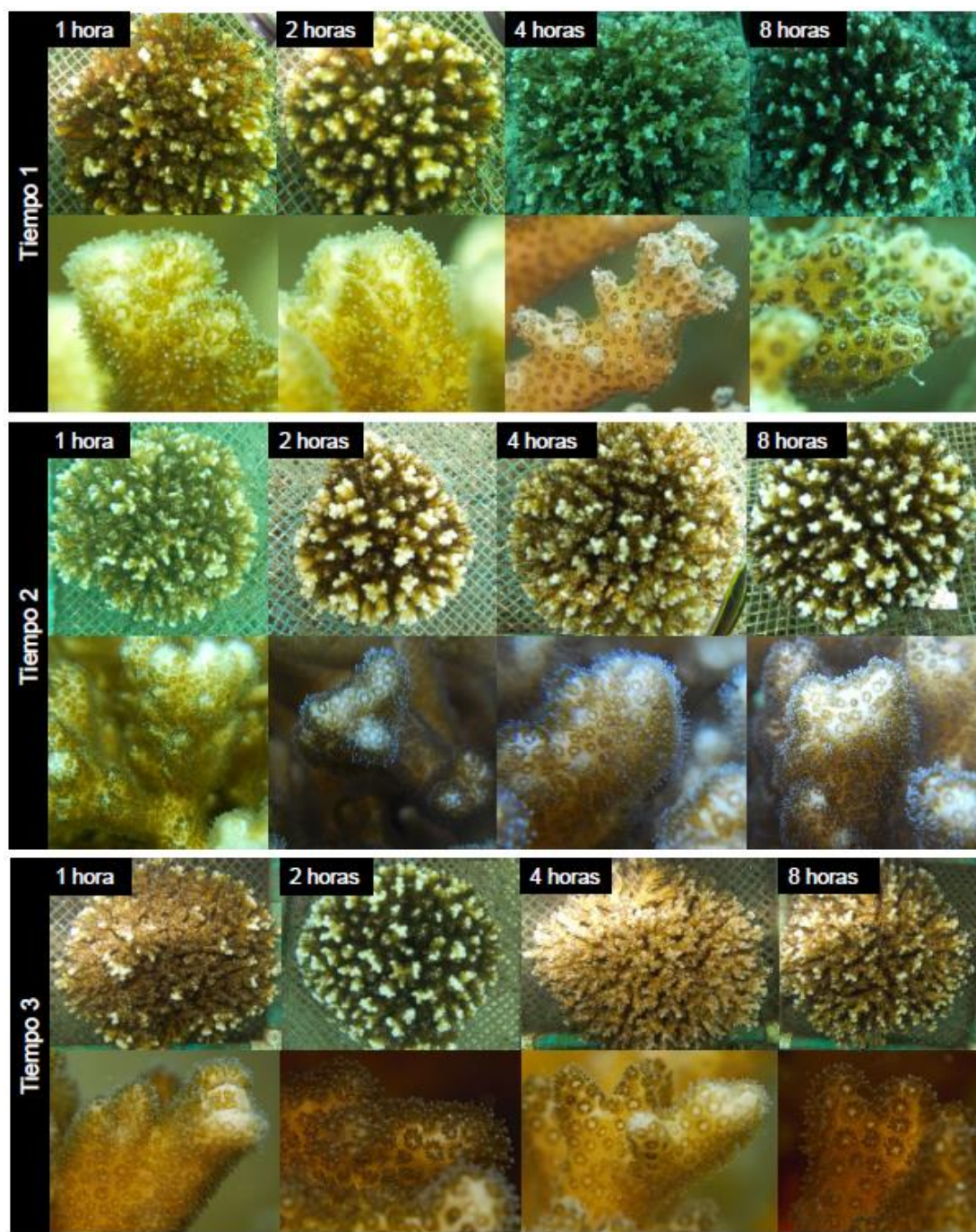


Figura 7. Ejemplos de la apariencia a través del tiempo de colonias que sobrevivieron al enterramiento entre 1 y 8 horas. Justo debajo de cada foto de una colonia se encuentra un acercamiento de sus pólipos. Los tiempos 1, 2 y 3 corresponden a las mediciones hechas entre 1 y 2 horas, 79 días y 361 días, después de haber finalizado la aplicación de los tratamientos, respectivamente.

Crecimiento en peso

Las colonias experimentales de los tratamientos de enterramiento entre 1 y 8 horas, todas las cuales sobrevivieron durante todo el estudio, presentaron un aumento de peso en promedio de 1525.8 ± 395.4 g (media $\pm$ D.E.) en aproximadamente un año (Figura 8), representando un 44.9 % del crecimiento en masa, el cual varió entre 36.3 y 62.3 %. Dicho aumento de peso no presentó diferencias significativas entre los tratamientos (ANOVA de una vía, $F_{3,8} = 2.92$, $p = 0.10$).

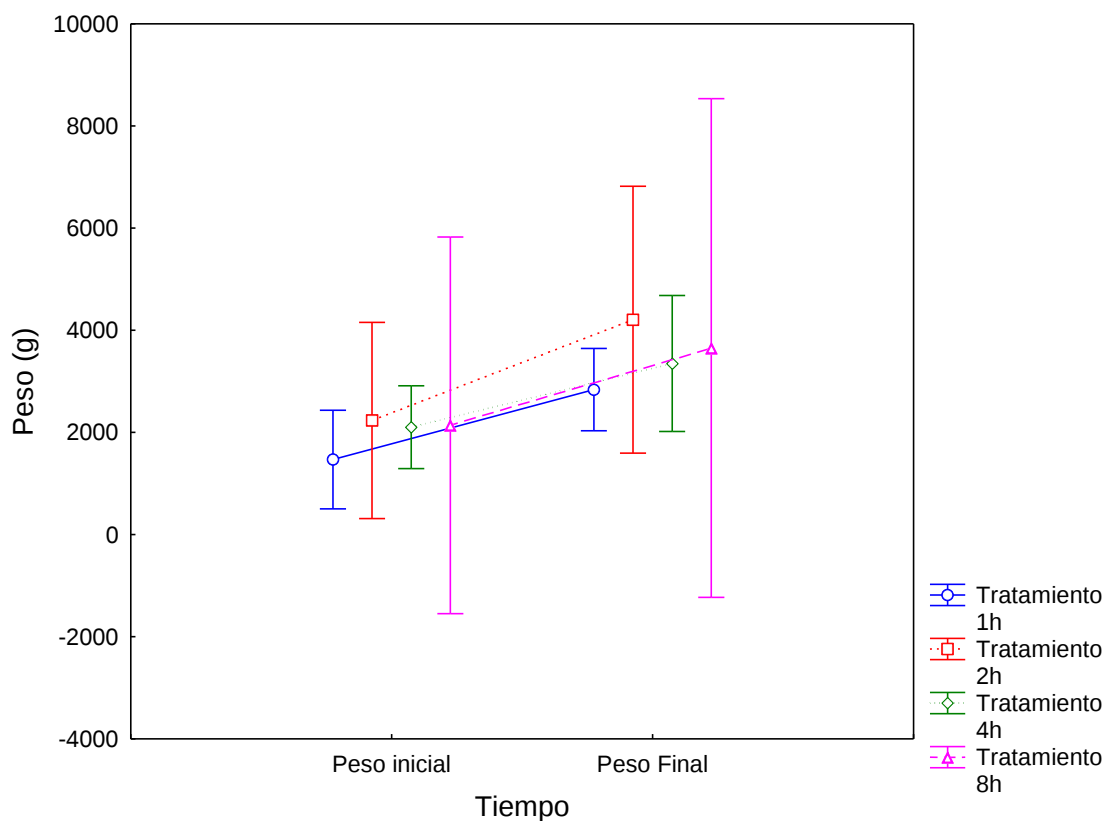


Figura 8. Aumento de peso promedio ($\pm$ intervalo de confianza del 95%) de colonias del coral *P. damicornis* durante 361 días después de haber sido sometidas a tiempos de enterramiento entre 1 y 8 horas.

Respuestas a nivel histológico

En los cortes histológicos de los pólipos de las colonias experimentales, inmediatamente después de haber finalizado su periodo de enterramiento, se observó una clara tendencia a presentar más daños en los tejidos a medida que las horas de enterramiento aumentaron (Figura 9). Las colonias sobrevivientes a tratamientos entre 1 y 8 horas de enterramiento fueron las menos afectadas y sólo algunas colonias de los tratamientos de 4 y 8 horas presentaron tejidos un poco más delgados de lo normal inmediatamente después del enterramiento, aunque en revisiones posteriores estas colonias exhibieron condiciones saludables y similares a los controles. A pesar del notable daño de los tejidos de los pólipos de las colonias enterradas entre 10 y 90 h, y de que al cabo de 79 horas se perdió el 100% del tejido (Figura 5), las muestras de tejido de éstas colonias, tomadas inmediatamente después de terminado el enterramiento, presentaron zooxantelas y algunas estructuras reproductivas reconocibles (Figura 9).

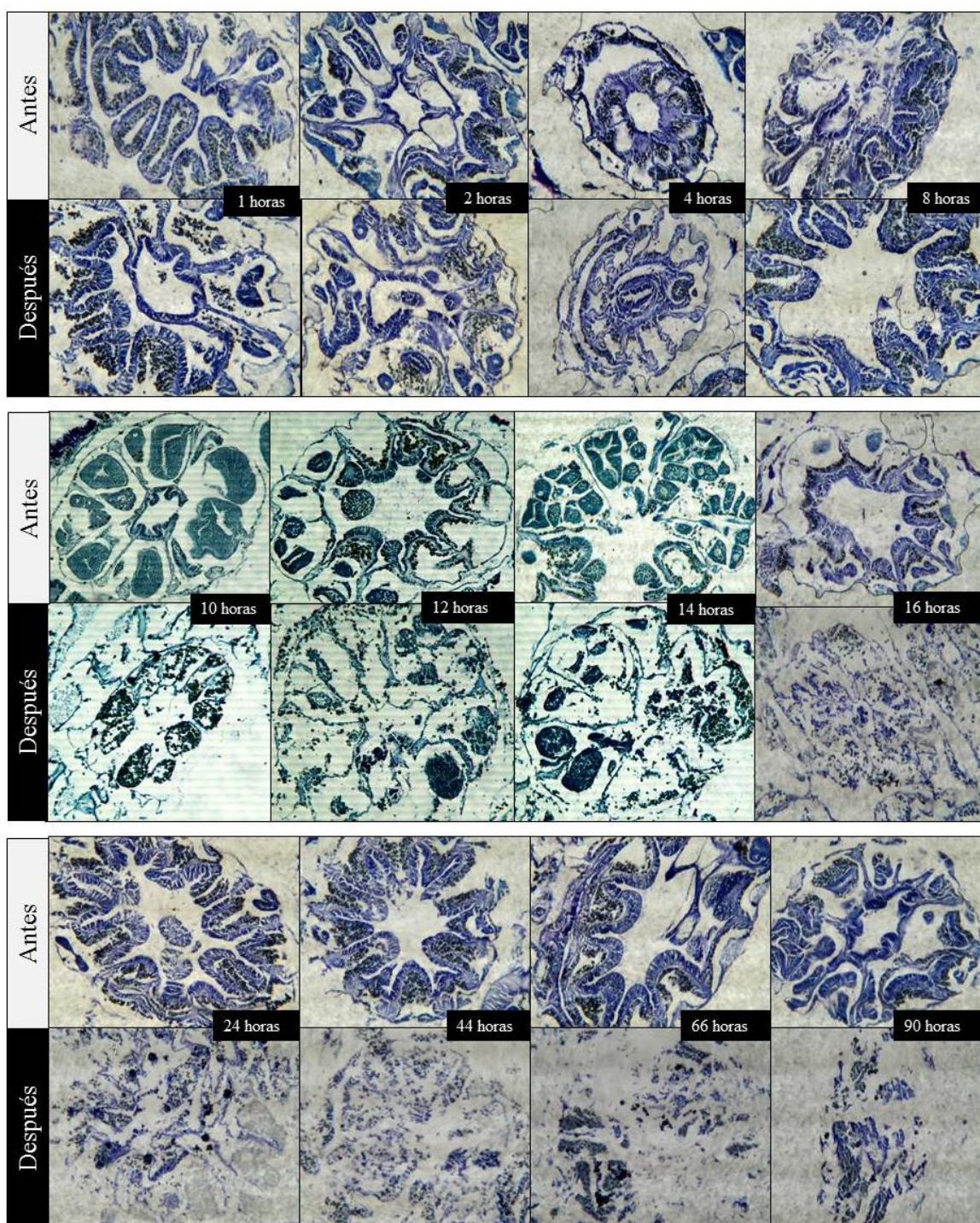


Figura 9. Apariencia de pólipos (cortes histológicos) al microscopio (10X) antes (T0) y después (T1) de que colonias de *P. damicornis* fueran enterradas entre 1 y 90 horas.

Fecundidad

Ni la fecundidad estimada con los oocitos en estadio IV ni la estimada con todos los oocitos fueron afectadas por los tratamientos de enterramiento. Aunque la fecundidad varió significativamente a través del tiempo considerando ambos estimativos ($F_{2,20}=8.15$, $p=0.00$, Figura 10; $F_{2,20}=3.64$, $p=0.04$, Figura 11; respectivamente), el patrón de variación temporal fue similar para todos los tratamientos (i.e., no hubo una interacción tiempo x tratamiento significativa).

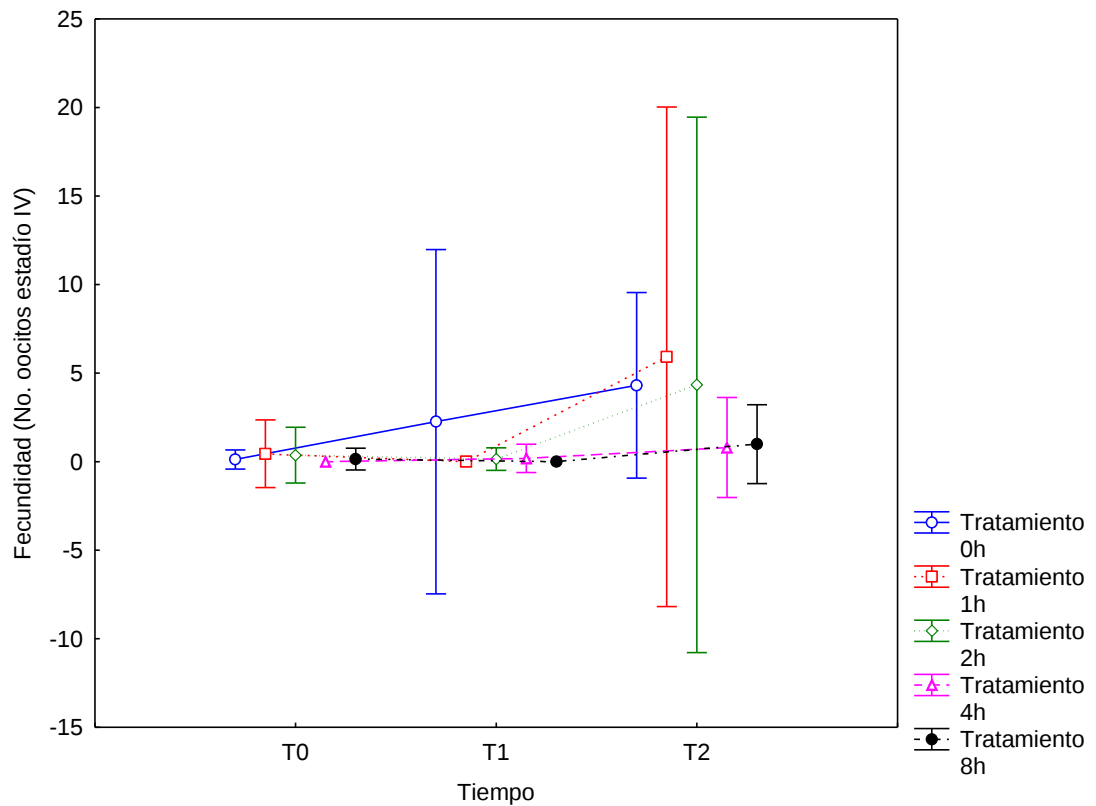


Figura 10. Cambios en el tiempo de la fecundidad (oocitos estadio IV) de colonias del coral *P. damicornis* enterradas durante diferentes lapsos de tiempo. El número de oocitos equivale al contero de estas estructuras en un corte transversal por pólip. T0 corresponde al tiempo 0 o día 0; antes de aplicar los tratamientos. El tiempo T1 corresponde a la medición inmediatamente después finalizada la

aplicación de los tratamientos (entre 1 y 2 horas). El tiempo T2 corresponde a 79 días después.

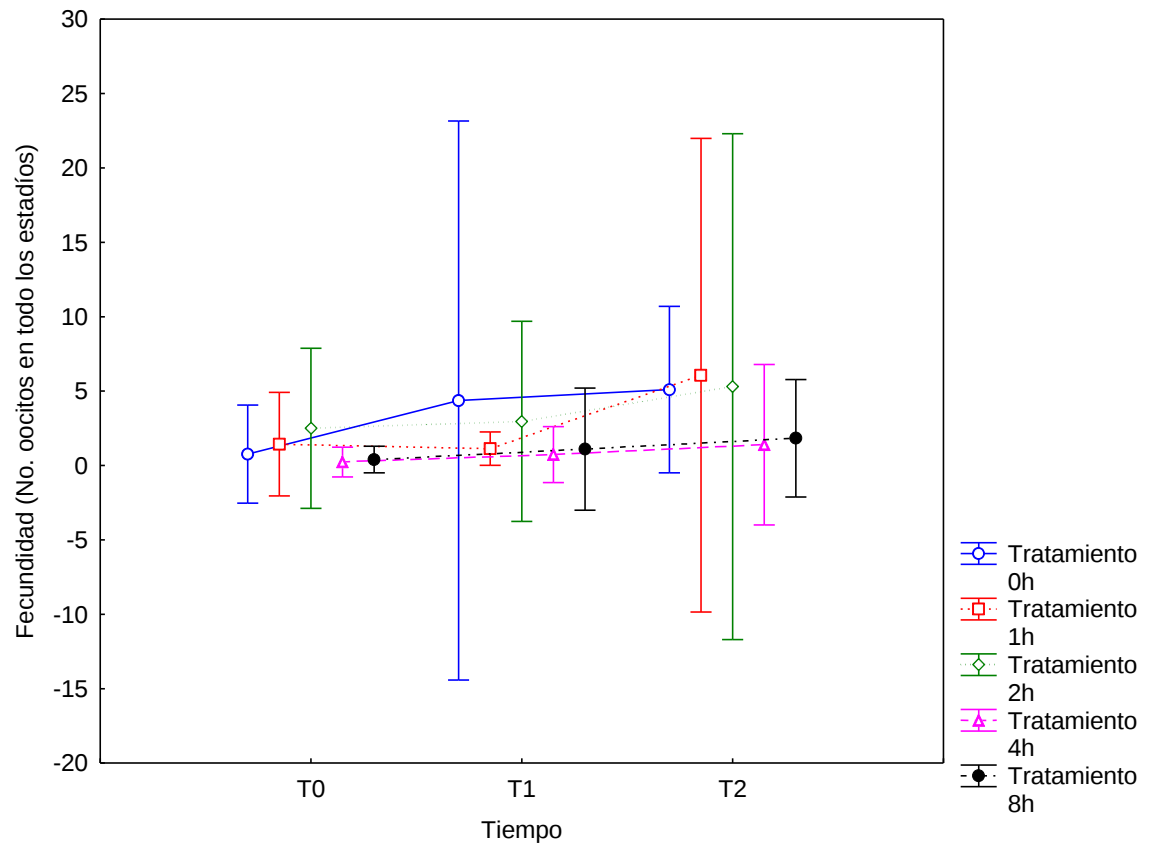


Figura 11. Cambios en el tiempo de la fecundidad (todos los estadios) de colonias del coral *P. damicornis* enterradas durante diferentes lapsos de tiempo. El número de oocitos equivale al conteo de estas estructuras en un corte transversal por póliipo. T0 corresponde al tiempo 0 o día 0; antes de aplicar los tratamientos. El tiempo T1 corresponde a la medición después de finalizada la aplicación de los tratamientos (entre 1 y 2 horas). El tiempo T2 corresponde a 79 días después.

Densidad de zooxantelas

La densidad de las zooxantelas no presentó diferencias significativas ni entre los tratamiento a través del tiempo ($F_{8,80}=1.18$, $p=0.32$, Figura 12) ni entre los

tratamientos ($F_{4,40}=0.25$, $p=0.91$), aunque sí se encontraron diferencias en el tiempo ($F_{2,80}=4.36$, $p=0.016$). Sin embargo, se observó una tendencia, aunque no significativa, relacionada con la severidad del tiempo de enterramiento, de manera que la densidad de zooxantelas disminuyó con la duración del tratamiento (Figura 12). Esta tendencia fue más evidente en la disminución de la densidad de zooxantelas correspondientes a los tratamientos de 4 y 8 h en T1 y luego por la disminución aún mayor en el tratamiento de 8 h en T2.

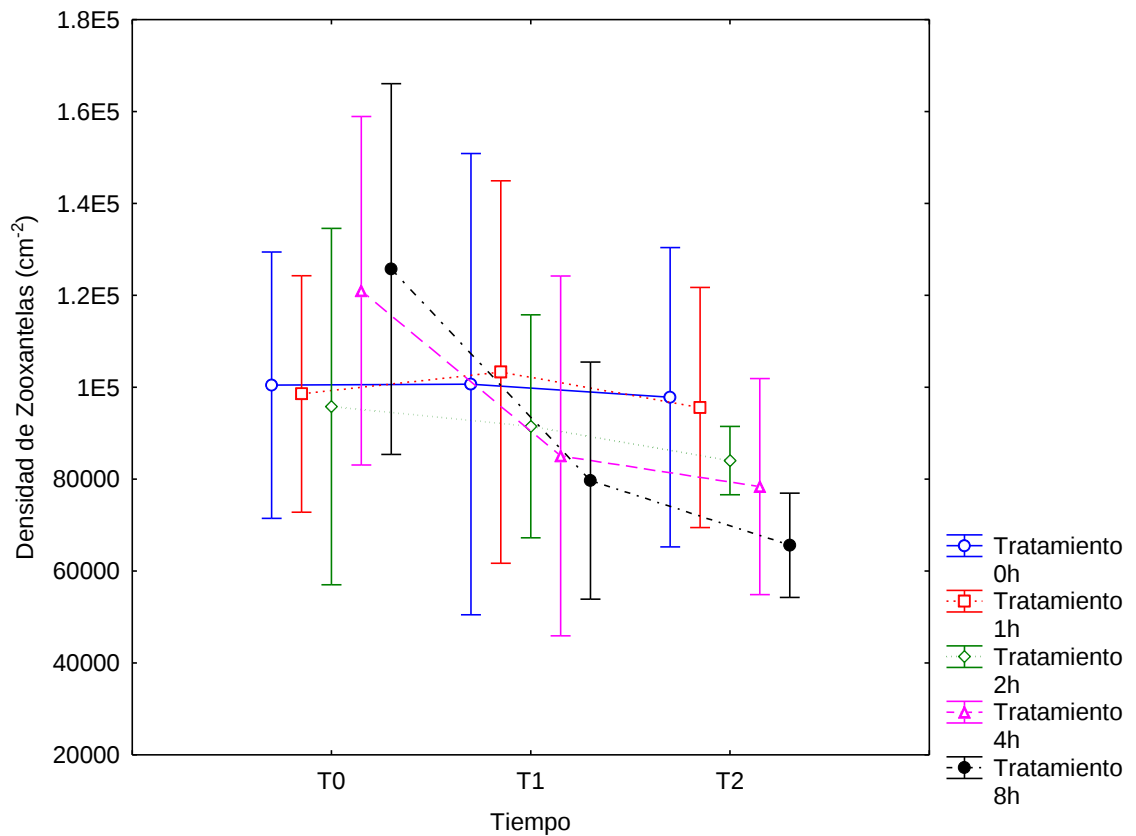


Figura 12. Cambios en el tiempo de la densidad de zooxantelas de colonias del coral *P. damicornis* enterradas durante diferentes lapsos de tiempo. T0 corresponde al tiempo 0 o día 0; antes de aplicar los tratamientos. El tiempo T1 corresponde a la medición después de aplicar los tratamientos (entre 1 y 2 horas). El tiempo T2 corresponde a 79 días después.

Mucocitos

Tanto el área ocupada por los mucocitos en la epidermis como la densidad de estos y no presentaron diferencias significativas entre los tratamientos a través del tiempo ($F_{8,80}=1.04$, $p=0.412$, Figura 13; $F_{8,80}=1.45$, $p=0.19$), ni entre los tratamientos ($F_{4,40}=2.15$, $p=0.63$; $F_{4,40}=0.44$, $p=0.78$), ni en el tiempo ($F_{2,80}=0.46$, $p=0.63$; $F_{2,80}=2.81$, $p=0.07$).

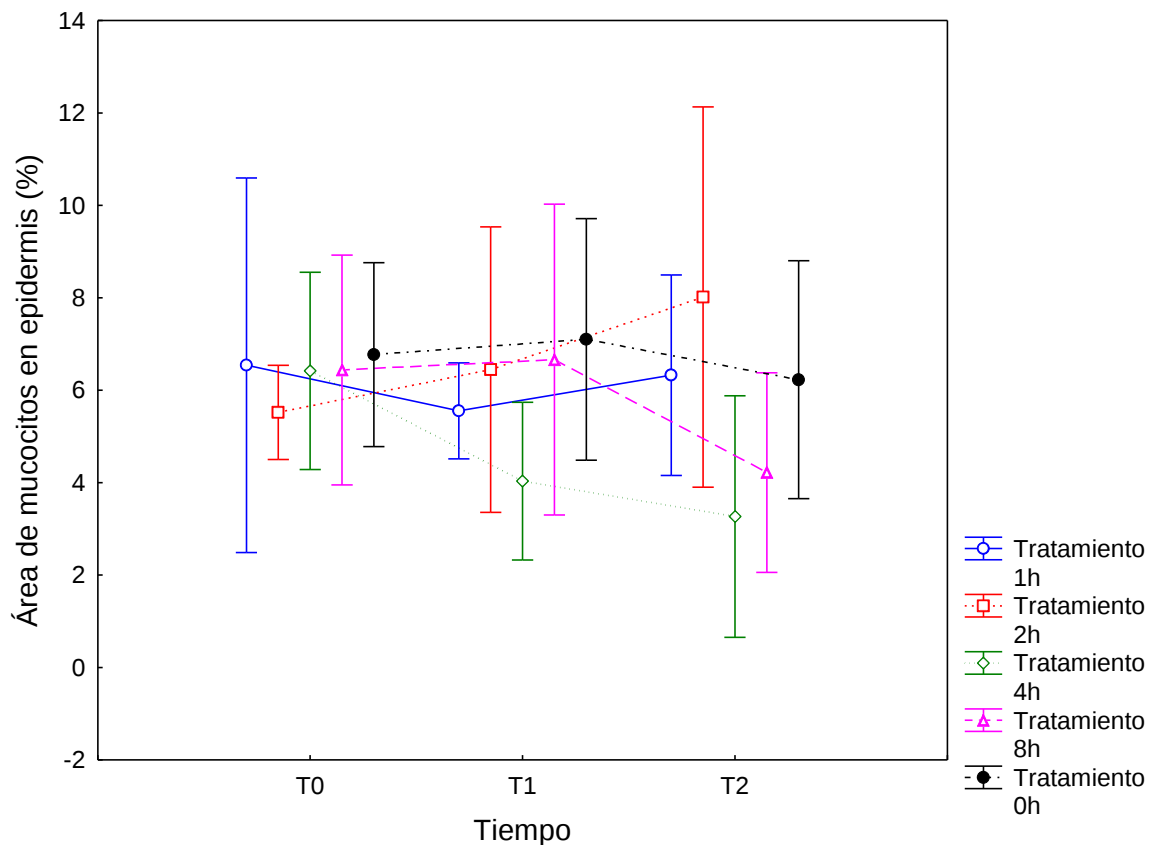


Figura 13 Cambios en el tiempo del área de mucocitos presentes en la epidermis en colonias del coral *P. damicornis* sometidas a diferentes niveles de enterramiento. T0 corresponde al tiempo 0 o día 0; antes de aplicar los tratamientos. El tiempo T1 corresponde a la medición inmediatamente después de aplicar los tratamientos (entre 1 y 2 horas) y el tiempo T2 corresponde a 79 días después.

DISCUSIÓN

Los experimentos realizados demuestran que las colonias adultas de *P. damicornis* en Isla Gorgona pueden sobrevivir hasta 8 horas en condiciones de enterramiento (sedimentación extrema). Además de sobrevivir, las colonias sometidas a enterramientos ≤ 8 horas no presentaron una pérdida de tejido vivo significativa ($> 5\%$) y no presentaron blanqueamiento (ni observado a simple vista ni por medio del conteo de zooxantelas), ni inmediatamente después de los tratamientos, ni a través del tiempo.

A diferencia de los resultados del presente estudio, en otras investigaciones realizadas en distintas partes del mundo diferentes al POT, los corales del género *Pocillopora*, y en particular el coral *P. damicornis*, han sido clasificados como sensibles a la sedimentación (Hudson *et al.* 1982, Sakai *et al.* 1989, Hodgson 1990, McClanahan *et al.* 2005). Sin embargo, estas diferencias deben ser consideradas con cuidado, ya que por un lado el POT es una región aislada, con condiciones marginales y poco favorables para el desarrollo arrecifal (Zapata 2001, Cortés 2003), y por otra parte se ha demostrado que algunos de los rasgos de historia de vida (modo de reproducción, edad de mortalidad y habilidad competitiva interespecífica) de *P. damicornis* en el POT son muy diferentes a los de esta especie en otras localidades del Indo-Pacífico (Richmond 1985, 1987, 1997). Tanto los resultados de este trabajo como los de los trabajos anteriores realizados en la isla Gorgona, en donde se ha encontrado que las colonias adultas

de *P. damicornis* son tolerantes a altas condiciones de sedimentación (Zambrano-Franco 2011, Mejía 2015), demuestran que dicha tolerancia puede ser otro rasgo adaptativo de *P. damicornis* a las condiciones particulares del POT.

Múltiples publicaciones alrededor del mundo han permitido concluir, en términos generales, que la supervivencia de los corales frente a los impactos causados por los diferentes estados de los sedimentos en el agua (transporte: turbidez; deposición: sedimentación y acumulación: enterramiento) dependen de la especie y de sus adaptaciones a las condiciones particulares de cada localidad (Erftemeijer et al. 2012). Los estudios que han evaluado la supervivencia de algunas especies de coral frente a condiciones de enterramiento han concluido que, dependiendo de la especie, éstas pueden sobrevivir después de permanecer enterradas entre 6 horas y 16.2 días (Rice & Hunter 1992, Wesseling et al. 1999, Erftemeijer et al. 2012).

La respuesta comportamental de *P. damicornis* al enterramiento es variable dependiendo de la duración de la perturbación. Los corales que sobrevivieron a enterramientos de entre 1 y 8 horas exhibieron claramente dos comportamientos. En los tratamientos de 4 y 8 horas las colonias presentaron los pólipos retraídos durante varios minutos después de sacados del sedimento, tal y como se ha documentado en otros estudios similares (Wong 2001). Esta respuesta permite al coral tener menos superficie de contacto con el sedimento evitando parcialmente la abrasión. Sin embargo, en las colonias que fueron sometidas a enterramientos

más cortos (1 y 2 horas) los pólipos estuvieron expandidos después de los tratamientos, lo cual le permite a *P. damicornis*, mediante la producción de mucus junto con su actividad ciliar y tentacular, remover sedimento (Stafford-Smith & Ormond 1992). Lo anterior permite inferir que durante las primeras 2 horas de enterramiento el coral responde con un comportamiento activo, expandiendo sus pólipos y usando sus otros mecanismos para limpiarse. No obstante, al no conseguirlo en un período aproximado de 4 horas, cesa esta actividad y retrae los pólipos para evitar que la abrasión destruya su tejido. Dichos aspectos comportamentales debieron haber favorecido la supervivencia y la salud de los corales, cuyo buen estado fue evidente en las revisiones a través del tiempo.

La expansión y retracción de los pólipos, y la secreción y transporte de mucus, no fueron suficientes para los corales sometidos a más de 10 horas de enterramiento y, por lo tanto, no sobrevivieron. Se presume que después de 10 horas de enterramiento las colonias adultas de *P. damicornis* empiezan a tener dificultades por la ausencia de luz y por la anoxia que finalmente conducen a la degeneración y posterior destrucción del tejido, dependiendo del tiempo que se mantenga la perturbación. El crecimiento ha sido una variable de respuesta muy usada para evaluar cómo los corales responden a cambios en las condiciones ambientales y cómo destinan la energía para los diferentes procesos metabólicos (Leuzinger *et al.* 2012, Madin *et al.* 2012, Pratchett *et al.* 2015). Se ha evidenciado una disminución en las tasas de crecimiento de corales que han estado expuestos a condiciones ambientales limitantes como cambios drásticos en la temperatura, la

luz, la concentración de nutrientes y los sedimentos suspendidos (Fabricius 2005, Pratchett *et al.* 2015), entre otros. En este estudio el aumento de peso de las colonias adultas de *P. damicornis* durante aproximadamente un año no se vio afectado por condiciones de enterramiento entre 1 y 8 horas. Esto demuestra que frente a condiciones extremas, breves y no repetitivas de enterramiento, estos corales no se ven obligados a desviar la energía del crecimiento para recuperarse de daños causados por el enterramiento. Estimaciones del aumento de peso realizadas para esta misma especie, en la misma localidad donde fue realizado este trabajo, muestran que colonias de *P. damicornis* entre 200 y 300 g aprox. aumentaron su masa en promedio un 56% (± 13.7 ; rango: 48.1% – 68.6%) en un año (Carlos G. Muñoz; datos sin publicar). Ese promedio y el del presente estudio, aunque con una diferencia del 12%, se encuentran en ámbitos semejantes, evidenciando que el aumento de peso de las colonias de *P. damicornis* de este estudio es consistente con valores registrados anteriormente bajo condiciones normales.

Si los eventos de enterramiento por sedimentos se repitieran en el tiempo, es posible que el crecimiento sí se vea afectado de forma negativa, como se ha demostrado para otras especies. Por ejemplo, Lirman *et al.* (2003) estableció experimentalmente que *Siderastrea radians* reduce su tasa de crecimiento cuando es sometida a condiciones de enterramiento de forma repetida en el tiempo; 24 horas, una vez por semana, durante 1 mes. Los estudios de los impactos de las perturbaciones agudas (como la del presente estudio) o crónicas en los corales

indican que las respuestas pueden depender en gran medida de la especie (Fabricius 2005, Lirman & Manzello 2009), y su capacidad de recuperación puede depender del tipo de perturbación. Sin embargo, existe alguna controversia sobre los impactos de las perturbaciones agudas y crónicas sobre los corales y arrecifes coralinos. Mientras que Erftemeijer *et al.* (2012) señalan que tanto los impactos de una perturbación aguda de sedimentación como la exposición crónica de duración moderada pueden inducir efectos subletales o letales similares, PIANC (2010) afirma que los corales son a menudo capaces de recuperarse de perturbaciones agudas, pero no de perturbaciones crónicas. Esto último con base en 65 casos de estudio con los que se estableció que la cobertura de coral se recupera en 69% de los casos después de una perturbación aguda, mientras solo el 27% se recupera después de una perturbación crónica (Connell 1997).

Las revisiones generales de los cortes histológicos evidenciaron que los daños causados por los tratamientos más severos de enterramiento están más asociados con la degeneración y adelgazamiento de los tres tejidos coralinos (epidermis, gastrodermis y mesoglea) que con la expulsión o reabsorción de estructuras reproductivas o con la expulsión de zooxantelas; incluso los pólipos con los tejidos más degenerados mostraron permanencia tanto de zooxantelas como de estructuras reproductivas. Esto es probablemente debido a que el enterramiento causa daños severos muy rápidamente de manera que no se alcanzan a observar respuestas fisiológicas que tardan más tiempo en ocurrir.

La fecundidad de las colonias adultas de *P. damicornis* no fue variable frente a los eventos de enterramiento entre 0 (control) y 8 horas. Esto indica que dichos eventos no tienen un impacto significativo en el corto plazo que obligue a estos organismos a desviar la energía necesaria para la producción de gametos y por lo tanto para la reproducción. Aunque no existen estudios similares que permitan hacer comparaciones directas de estos resultados, un estudio estableció de forma no experimental una correlación entre la sedimentación y la reducción de la fecundidad (Kojis & Quinn 1984).

Las fechas de mayor producción de gametos femeninos y particularmente de oocitos en estadio IV (julio 2014) en el presente estudio coinciden parcialmente con otros trabajos realizados en el mismo arrecife años atrás. Castrillón-Cifuentes et al. (2015) encontraron los picos de producción de gametos femeninos durante los meses de mayo y julio (2011), habiendo sido mayo el mes con más oocitos en estadio IV. Además, Castrillón-Cifuentes (datos sin publicar) volvió a encontrar en el 2013 el mismo patrón de producción de gametos, con la excepción de que en ese año el pico de los oocitos en estadio IV se presentó en el mes de julio. Dichas coincidencias permiten inferir que ni la producción de oocitos se ve afectada, ni los patrones de producción de estos mismos se ven alterados significativamente por los niveles de enterramientos de hasta 8 horas.

Los resultados de este estudio, específicamente los correspondientes a los tratamientos de ≤ 8 h de enterramiento, sugieren que la relación simbiótica entre

P. damicornis y sus zooxantelas no se afecta como una reacción de estrés inmediato o a corto plazo frente a condiciones de enterramiento. Aunque se ha establecido en varios estudios que la sedimentación ha estado relacionada directamente con la disminución del número de zooxantelas (Vargas-Ángel *et al.* 2006, 2007, Hodel & Vargas-Ángel 2007), las respuestas ante las condiciones de sedimentación extrema o enterramiento pueden ser muy diferentes, pues los daños causados a los corales por estar totalmente cubiertos de sedimento también son distintas. Por ejemplo, un estudio realizado con los corales *Platygyra sinensis* y *Goniopora columna* mostró una tendencia hacia la disminución de la densidad de zooxantelas con el aumento del tiempo de enterramiento. Sin embargo, estos autores argumentan que dicha disminución se debe más a la degradación del tejido que a blanqueamiento (Wong 2001). Estos resultados son congruentes con el presente estudio en el sentido en que no se sugiere una variación en la densidad de simbioses como consecuencia de la degradación de la relación simbiótica entre coral y zooxantelas por causas del enterramiento, sino como el resultado de la degradación del tejido por abrasión y anoxia. De hecho, las discrepancias entre ambos estudios pueden deberse más al método que a las repuestas de los corales como tales, pues Wong (2001) homogeneizó el tejido y realizó el conteo de los simbioses por medio de un hemocitómetro, lo cual no permite contar directamente las zooxantelas dentro de los pólipos y ver el estado de los tejidos, mientras que el conteo en placas histológicas sí permite hacer esto.

La variación de las densidades de las zooxantelas a través del tiempo en este estudio (independiente de los tratamientos de enterramiento), podría reflejar una dinámica poblacional de los simbioses asociada a otro tipo de factores medioambientales. Otros estudios han encontrado resultados similares atribuyendo la variabilidad de las poblaciones de zooxantelas a la variación estacional o a la temperatura (Fagoonee *et al.* 1999, Wong 2001, Erftemeijer *et al.* 2012). Incluso un estudio a largo plazo estableció que la variación en la densidad de las zooxantelas puede ser hasta de tres órdenes de magnitud en pocas semanas y que dicha variabilidad está relacionada principalmente con la temperatura (Fagoonee *et al.* 1999).

El hecho de que la densidad de mucocitos y el área que estos ocupan en la epidermis tampoco hayan variado significativamente frente a los tratamientos de enterramiento, puede estar directamente relacionado con la estabilidad de las densidades de zooxantelas, a pesar de las condiciones de enterramiento a las que fueron sometidas las colonias experimentales. Ante dichas condiciones se espera que haya una demanda mayor de energía para la producción de mucus (Wild *et al.* 2004) y el mantenimiento del número de mucocitos (Piggot *et al.* 2009), condiciones que sólo se pueden sostener si no se altera la disponibilidad de energía proveída por los simbioses del coral (Wild *et al.* 2004, Brown & Bythell 2005), en este caso, por medio la estabilidad de las densidad de las zooxantelas. Aunque no fue evaluado en este estudio, no se puede descartar que la composición del mucus haya cambiado como respuesta a las condiciones de

estrés (en lugar de modificar su cantidad), tal y como se ha encontrado en otras investigaciones similares (Kinchington 1982, Peters & Pilson 1985, Marshall & Wright 1991, 1993, Vargas-Ángel *et al.* 2007). En discrepancia con este estudio, otros investigadores han encontrado cambios en la densidad y tamaño (incluso en la composición bioquímica) de los mucocitos en los corales como respuesta a las condiciones de sedimentación (Peters & Pilson 1985, Vargas-Ángel *et al.* 2006, Hodel & Vargas-Ángel 2007). Las diferencias entre las investigaciones pueden deberse básicamente a la especie de estudio y a las condiciones medioambientales a las que se encuentra expuesta cada una. *P. damicornis* ha demostrado ser, hasta el momento, una especie que tolera en gran medida condiciones de sedimentación sin presentar mayores signos de estrés (Zambrano-Franco 2011).

Este estudio estableció empíricamente que el límite de tolerancia de *P. damicornis* (en estado adulto) al enterramiento total por sedimentos es de hasta 8 horas sin afectar notablemente los aspectos evaluados (porcentaje de tejido vivo, crecimiento, reproducción, densidad de zooxantelas, número y tamaño de mucocitos). Además, existe una respuesta comportamental diferencial, dependiendo del tiempo de enterramiento, que puede ayudar a los corales a sobrellevar las condiciones de enterramiento; hasta las 2 horas de enterramiento los pólipos permanecen extendidos para remover el sedimento y a partir de las 4 horas, estos se retraen para evitar la abrasión. Tanto los resultados del presente estudio como los resultados de una investigación anterior en la que se estableció

que *P. damicornis* tolera hasta $800 \text{ g. m}^{-2} \cdot \text{días}^{-1}$ de sedimentación sin presentar daños visibles a simple vista en su tejido (Zambrano-Franco 2011), permiten clasificar a las poblaciones de *P. damicornis* de la isla Gorgona y posiblemente de otras localidades con condiciones medioambientales similares en el POT, como “muy tolerante” a la sedimentación y a periodos cortos de enterramiento, de acuerdo a los criterios de Erftemeijer *et al.* (2012). Sin embargo, dichos criterios deben ser tenidos en cuenta con cuidado pues se basan en la comparación de múltiples estudios los cuales han sido realizados con diversos métodos.

Aunque *P. damicornis* tolera altas tasas de sedimentación debido principalmente a su capacidad de remover el sedimento, los periodos de tolerancia al enterramiento son relativamente cortos. A pesar de la eficiencia de este coral para limpiarse, cuando las tasas aumentan tanto que la acumulación de sedimento en torno y sobre las colonias es inevitable, éstas son enterradas parcial o totalmente (Figura 1), lo cual, después de 8 horas, conduce a la muerte del tejido afectado.

Evidentemente, qué tanto la sedimentación afecta la cobertura coralina en el arrecife de La Azufrada (Prahl *et al.* 1979, Zapata *et al.* 2008), depende de los niveles de sedimentación. Por un lado, tasas relativamente altas de sedimentación no afectan el tejido vivo de *P. damicornis* y por lo tanto se esperaría que no afectaran la cobertura coralina (Zambrano-Franco 2011). Por otro lado, si las tasas de sedimentación son tan altas que el sedimento se acumula e inevitablemente entierran totalmente el coral, la posibilidad de supervivencia de las colonias se ve limitada a 8 horas. En este caso la cobertura coralina se vería ampliamente

afectada y se podría decir que en las zonas del arrecife donde se acumula sedimento, la baja cobertura coralina se puede deber al enterramiento como resultado de una alta sedimentación. Adicionalmente, observaciones de casos de enterramiento parcial, también son comunes en esta isla y sugieren que esas colonias tienen potencial para seguir aportando cobertura coralina al arrecife, ya que aunque muera parte de la colonia y ésta sea colonizada por algas, la parte sobreviviente puede crecer y llegar hasta tamaños de una colonia adulta.

Este estudio es pionero en documentar el efecto del enterramiento por sedimentos en la fecundidad de los corales y por lo tanto no es posible hacer comparaciones de los presentes resultados con otros trabajos. Esto refleja la necesidad de generar más información acerca de los efectos que pueden causar las diferentes fases del proceso de sedimentación, desde el transporte y/o suspensión hasta la deposición, resuspensión y/o acumulación del sedimento, en la producción gamética de los corales considerando tanto perturbaciones agudas como crónicas.

CONCLUSIONES

Las colonias adultas de *P. damicornis* sobreviven hasta 8 h de enterramiento sin perder más del 5 % de tejido vivo y sin presentar blanqueamiento, ni inmediatamente después de ser enterradas ni en el corto plazo. Tampoco se ven afectadas en su crecimiento, de hecho, los valores de incremento de peso de este estudio concuerdan con estimativos hecho a esta misma especie en el mismo arrecife en condiciones normales.

El enterramiento entre 1 y 8 horas tampoco afecta a las colonias de *P. damicornis*, ni inmediatamente después de aplicar los tratamiento ni en el corto plazo, en aspectos como la reproducción, las barreras de protección fisiológica por medio de la producción de mucus y la capacidad fotosintética (densidad de zooxantelas). Sin embargo, estos corales sí exhiben una respuesta comportamental diferencial dependiendo de la duración del enterramiento; durante los enterramientos entre 1 y 2 horas los pólipos permanecen extendidos para remover el sedimento y a partir de 4 horas los pólipos se retraen para evitar la abrasión.

Los resultados de este estudio y los de un trabajo anterior (Zambrano-Franco 2011) donde se encontró que *P. damicornis* sobrelleva altos niveles de sedimentación (hasta $800 \text{ g. m}^{-2} \cdot \text{días}^{-1}$) sin presentar daño en su tejido, permite clasificar a esta especie como “muy tolerante” a la sedimentación y a periodos cortos de enterramiento, basado en los criterios de la revisión más reciente sobre la sedimentación (Erftemeijer *et al.* 2012). No obstante, si los corales en la parte norte del arrecife de La Azufrada se enfrentan a enterramiento como resultado de una alta sedimentación (como lo han sugerido Prah *et al.* 1979 y Zapata *et al.* 2008), se esperaría que la cobertura coralina se viera ampliamente afectada.

LITERATURA CITADA

- Anthony, K.R.N. & P. Larcombe. 2000. Coral reefs in turbid waters: sediment-induced stresses in corals and likely mechanisms of adaptation. *Proc. 9th Int. Coral Reef Symp.* 1: 239–244.
- Babcock, R. & P. Davies. 1991. Effects of sedimentation on settlement of *Acropora millepora*. *Coral Reefs* 9: 205–208.
- Babcock, R. & L. Smith. 2000. Effects of sedimentation on coral settlement and survivorship. *Proc. 9th Int. Coral Reef Symp.* 23 – 27.
- Bak, R.P.M. & J.H.B.W. Elgershuizen. 1976. Patterns of Oil-Sediment rejection in corals. *Mar. Biol.* 37: 105–113.
- Bellwood, D.R. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429: 827–833.
- Birkeland, C. 1997. Introduction, p. 1 – 12. *In* C. Birkeland (ed.). *Life and Death of Coral Reefs*. Chapman & Hall.
- Bridge, T.C.L., T.P. Hughes, J.M. Guinotte & P. Bongaerts. 2013. Call to protect coral reefs. *Nat. Clim. Chang.* 3: 528–530.
- Brown, B. & J. Bythell. 2005. Perspectives on mucus secretion in reef corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 296: 291–309.
- Brown, B.E. & L.S. Howard. 1985. Assessing the effects of “stress” on reef corals. *Adv. Mar. Biol.* 22: 1–63.
- Castrillón-Cifuentes, A.L., C.G. Muñoz & F.A. Zapata. 2015. Reproductive patterns of the coral *Pocillopora damicornis* at Gorgona Island, Colombian Pacific Ocean. *Mar. Biol. Res.* 1–11.
- Chávez-Romo, H.E. & H. Reyes-Bonilla. 2007. Reproducción sexual del coral *Pocillopora damicornis* al sur del Golfo de California, México. *Ciencias Mar.* 33: 495–501.
- Connell, J.H. 1997. Disturbance and recovery of permafrost terrain. *Coral Reefs* 16: 101–113.
- Cortés, J. 2003. *Latin American coral reefs*. Elsevier Science B.V., Amsterdam, The Netherlands.
- Dahl, A. 1985. Status and conservation of South Pacific coral reefs. *Proceedings. 5th Int. Coral Reef Congr.* 6: 509–513.
- Díaz, J.M., L.M. Barrios, M.H. Cendales, M. López-Victoria, G.H. Ospina, F. Parra-

- Velandia, J. Pinzon, B. Vargas-Ángel, F.A. Zapata & S. Zea. 2000a. Áreas coralinas de Colombia. INVEMAR, Santa Marta.
- Díaz, J.M., L.M. Barrios, M.H. Cendales, M. López-Victoria, G.H. Ospina, F. Parra-Velandia, J. Pinzon, B. Vargas-Ángel, F.A. Zapata & S. Zea. 2000b. Áreas coralinas del Pacífico, p. 176. *In* Áreas Coralinas de Colombia. INVEMAR, Santa Marta.
- Díaz, J.M., Pinzon, J.H. Pinzon, A.M. Perdomo, L.M. Barrios & L.-V. M. 2001. Generalidades, p. 17–26. *In* L.M. Barrios & M. López-Victoria (eds.). Gorgona Marina: Contribución Al Conocimiento de Una Isla Única. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andréis, INVEMAR.
- Done, T.J. 1992. Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Ecol. Mangrove Relat. Ecosyst.* 247: 121–132.
- Erftemeijer, P.L. a, B. Riegl, B.W. Hoeksema & P. a Todd. 2012. Environmental impacts of dredging and other sediment disturbances on corals: a review. *Mar. Pollut. Bull.* 64: 1737–1765.
- Fabrizius, K.E. 2005. Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis. *Mar. Pollut. Bull.* 50: 125–146.
- Fagoonee, I., H.B. Wilson, M.P. Hassel & J.R. Turner. 1999. The dynamics of zooxanthellae populations: a long-term study in the field. *Science* (80-). 283: 843–845.
- Gilmour, J.P., T.F. Cooper, K.E. Fabrizio & L.D. Smith. 2006. Early warning indicators of change in the condition of corals and coral communities in response to key anthropogenic stressors in the Pilbara, Western Australia: Executive Summary and Future Recommendations.
- Giraldo, A., E. Rodríguez-Rubio & F. Zapata. 2008. Condiciones oceanográficas en isla Gorgona, Pacífico oriental tropical de Colombia. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 36: 121–128.
- Glynn, P.W. & J.S. Ault. 2000. A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs* 19: 1–23.
- Glynn, P.W., H. von Prahl & F. Guhl. 1982. Coral reef of Gorgona Island, Colombia, with special reference to corallivores and the influence on community structural reef development. *Boletín Investig. Mar. y Costeras* 12: 185–214.
- Glynn, P.W., D.B. Smith & H.M. Guzman. 1991. Reef coral reproduction in the eastern Pacific : 368: 355–368.
- Hodel, E. & B. Vargas-Ángel. 2007. Histopathological Assessment and

- Comparison of Sedimentation and Phosphate Stress in the Caribbean Staghorn Coral, *Acropora cervicornis*. *Microsc. Microanal.* 13: 220–221.
- Hodgson, G. 1990. Tetracycline reduces sedimentation damage to corals. *Mar. Biol.* 104: 493–496.
- Hubbard, B.J.A.E.B. & Y.P. Pocock. 1972. Sediment rejection by recent scleractinian corals : a key to palaeo-environmental reconstruction. *Geol. Rundschau* 61: 598–626.
- Hudson, J.H., E.A. Shinn & D.M. Robbin. 1982. Effects of offshore oil drilling on Philippine reef corals. *Bull. Mar. Sci.* 32: 890–908.
- Hughes, T.P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Sci. Pap. Ed.* 265: 1547–1551.
- Hughes, T.P., A.H. Baird, D.R. Bellwood, M. Card, S.R. Connolly, C. Folke, R. Grosberg, O. Hoegh-Guldberg, J.B.C. Jackson, J. Kleypas, J.M. Lough, P. Marshall, M. Nyström, S.R. Palumbi, J.M. Pandolfi, B. Rosen & J. Roughgarden. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301: 929–933.
- Jackson, J.B.C., M.K. Donovan, K.L. Cramer & W. Lam. 2012. Status and Trends of Caribbean Coral Reefs: 1970-2012. Global Coral Reef Monitoring Network, IUCN, Gland, Switzerland.
- Johannes, R.E. & S. Betzer. 1975. Introduction: Marine Communities Respond Differently to Pollution in the Tropics than at Higher Latitudes, p. 191. *In* E.J. Ferguson Wood & R.E. Johannes (eds.). *Tropical Marine Pollution*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, The Netherlands.
- Jokiel, P.L., J.E. Maragos & L. Franzisket. 1978. Coral growth: buoyant weight technique, p. 529–541. *In* D.R. Stoddart & R.E. Johannes (eds.). *Coral Reefs: Research Methods*. UNESCO, Paris.
- Kinchington, D. 1982. Organic matrix synthesis by scleractinian coral larval and post-larval stages during skeletogenesis. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp.* 2: 107 – 113.
- Kojis, B.L. & N.J. Quinn. 1984. Seasonal and Depth Variation in Fecundity of *Acropora-Palifera* at 2 Reefs in Papua New Guinea. *Coral Reefs* 3: 165–172.
- Larcombe, P., A. Costen & K.E.N.J. Woolfe. 2001. The hydrodynamic and sedimentary setting of nearshore coral reefs, central Great Barrier Reef shelf, Australia: Paluma Shoals, a case study. *Sedimentology* 48: 811 – 835.
- Larcombe, P., P. V. Ridd, a. Prytz & B. Wilson. 1995. Factors controlling suspended sediment on inner-shelf coral reefs, Townsville, Australia. *Coral*

Reefs 14: 163–171.

Larcombe, P. & K.J. Woolfe. 1999. Increased sediment supply to the Great Barrier Reef will not increase sediment accumulation at most coral reefs. *Coral Reefs* 18: 163–169.

Leuzinger, S., B.L. Willis & K.R.N. Anthony. 2012. Energy allocation in a reef coral under varying resource availability. *Mar. Biol.* 159: 177–186.

Lirman, D. & D. Manzello. 2009. Patterns of resistance and resilience of the stress-tolerant coral *Siderastrea radians* (Pallas) to sub-optimal salinity and sediment burial. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 369: 72–77.

Lirman, D., B. Orlando, S. Maciá, D. Manzello, L. Kaufman, P. Biber & J. Tahzay. 2003. Coral communities of Biscayne Bay, Florida and adjacent offshore areas: Diversity, abundance, distribution, and environmental correlates. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 13: 121–135.

Lozano-cortés, D.F., A. Giraldo & V. Izquierdo. 2014. Short-term assessment of the sediment deposition rate and water conditions during a rainy season on La Azufrada coral reef, Gorgona Island, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 62: 107–116.

Madin, J.S., M.O. Hoogenboom & S.R. Connolly. 2012. Integrating physiological and biomechanical drivers of population growth over environmental gradients on coral reefs. *J. Exp. Biol.* 215: 968–976.

Marshall, a. T. & O.P. Wright. 1993. Confocal laser scanning light microscopy of the extra-thecal epithelia of undecalcified scleractinian corals. *Cell Tissue Res.* 272: 533–543.

Marshall, A. & O. Wright. 1991. Freeze-substitution of scleractinian coral for confocal scanning laser microscopy and X-ray microanalysis. *J. Microsc.* 162: 341–354.

McClanahan, T., J. Maina, R. Moothien-Pillay & A. Baker. 2005. Effects of geography, taxa, water flow, and temperature variation on coral bleaching intensity in Mauritius. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 298: 131–142.

McClanahan, T.R. & D. Oburab. 1997. Sedimentation effects on shallow coral communities Kenya. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 209: 103–122.

McCook, J.L. 1999. Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral reefs* 18: 357–367.

McKenna, S. 2001. Assessing the effects of sewage on coral reefs: developing techniques to detect stress before coral mortality. *Bull. Mar. Sci.* 69: 517–523.

- Mejía, A. 2015. Impacto de una quebrada sobre el crecimiento y cobertura coralina en el arrecife de La Azufrada, Isla Gorgona, Colombia. Tesis de pregrado, Universidad de Valle, Cali.
- Nyström, M., C. Folke & F. Moberg. 2000. Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends Ecol. Evol.* 15: 413–417.
- Pastorok, R. & G. Bilyard. 1985. Effects of sewage pollution on coral-reef communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 21: 175–189.
- Peters, E.C. & M.E.Q. Pilson. 1985. A comparative study of the effects of sedimentation on symbiotic and asymbiotic colonies of the coral *Astrangia danae* Milne Edwards and Haime 1849. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 92: 215–230.
- Philipp, E. & K.E. Fabricius. 2003. Photophysiological stress in scleractinian corals in response to short-term sedimentation. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 287: 57–78.
- PIANC. 2010. Dredging and Port Construction around Coral Reefs, Report of Working Group of the Environmental Commission N° 108.
- Piggot, A.M., B.W. Fouke, M. Sivaguru, R. a. Sanford & H.R. Gaskins. 2009. Change in zooxanthellae and mucocyte tissue density as an adaptive response to environmental stress by the coral, *Montastraea annularis*. *Mar. Biol.* 156: 2379–2389.
- Piniak, G. a. 2007. Effects of two sediment types on the fluorescence yield of two Hawaiian scleractinian corals. *Mar. Environ. Res.* 64: 456–68.
- Piniak, G.A. & E.K. Brown. 2008a. Growth and Mortality of Coral Transplants (*Pocillopora damicornis*) along a Range of Sediment Influence in Maui, Hawaii. *Pacific Sci.* 62: 39–55.
- Piniak, G.A. & E.K. Brown. 2008b. Growth and mortality of coral transplants (*Pocillopora damicornis*) along a range of sediment influence in Maui, Hawai ' i. *Pacific Sci.* 62: 39 – 55.
- Prahl, H. von & M. Alberico. 1986. Isla Gorgona. Biblioteca Banco Popular, Bogotá, Colombia.
- Prahl, H. von, F. Guhl & M. Grögl. 1979. Gorgona. Futura Grupo Editorial, Bogotá.
- Pratchett, M.S., K.D. Anderson, M.I. a O. Hoogenboom, E. Widman, A.H. Baird, J.M. Pandolfi, P.J. Edmunds & J.M. Lough. 2015. Spatial, temporal and taxonomic variation in coral growth - implications for the structure and function of coral reef ecosystems, p. 215–296. *In* *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*.
- Restrepo, J. & B. Kjerfve. 2000. Water discharge and sediment load from the

- western slopes of the Colombian Andes with focus on Rio San Juan. *J. Geol.* 108: 17–33.
- Rice, S.A. 1984. Effects of suspended sediment and burial upon survival and growth of eastern Gulf of Mexico corals. Camp Dresser & McKee, Inc., Sarasota, Florida.
- Rice, S.A. & C.L. Hunter. 1992. Effects of suspended sediment and burial on Scleractinian corals from West Central Florida patch reefs. *Bull. Mar. Sci.* 51: 429–442.
- Richmond, R.H. 1985. Variation in the population biology of *Pocillopora damicornis* across the Pacific. *Proc. 5th Int. Coral Reef Congr.* 6: 101–106.
- Richmond, R.H. 1987. Energetic relationship and biogeographical differences among fecundity, growth and reproduction in the reef coral *Pocillopora damicornis*. *Bull. Mar. Sci.* 41: 594–604.
- Richmond, R.H. 1997. Reproduction and recruitment in Corals: Critical links in the Persistence of Reefs, p. 175–197. *In* Life and Death of Coral Reefs. Chapman & Hall, New York.
- Riegl, B. 1995a. Effects of sand deposition on scleractinian and alcyonacean corals. *Mar. Biol.* 121: 517–526.
- Riegl, B. 1995b. Effects of sediment on the energy budgets of four scleractinian (Bourne 1900) and five alcyonacean (Lamouroux 1816) corals. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 186: 259–275.
- Riegl, B. & J. Bloomer. 1995. Tissue damage in scleractinian and alcyonacean corals due to experimental exposure to sedimentation. *Beitr. Palaeontol* 20: 51–63.
- Riegl, B. & M. Branch. 1995. Effects of sediment on the energy budgets of four scleractinian (Bourne 1900) and five alcyonacean (Lamouroux 1816) corals. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 186: 259–275.
- Rodríguez-Troncoso, A.P., E. Carpizo-Ituarte, G.E. Leyte-Morales, G. Chi-Barragán & O. Tapia-Vázquez. 2011. Sexual reproduction of three coral species from the Mexican South Pacific. *Mar. Biol.* 158: 2673–2683.
- Rogers, C.S. 1985. Degradation of Caribbean and Western Atlantic coral reefs and decline of associated fisheries. *Proc. 5th Int. Coral Reef Symp.* 6: 491–496.
- Rogers, C.S. 1990. Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 62: 185–202.
- Sakai, K., M. Nishihira & J.I. Sony. 1989. A short term field experiment on the

- effect of siltation on survival and growth of transplanted *Pocillopora damicornis* branchlets. *Galaxea* 8: 143 – 156.
- Schuhmacher, H. 1979. Experimentelle Untersuchungen zur Anpassung von Fungiiden (Scleractinia, Fungiidae) an unterschiedliche Sedimentations- und Bodenverhältnisse. *Int. Rev. der gesamten Hydrobiol.* 64: 207–243.
- Stafford-Smith, M. 1993. Sediment-rejection efficiency of 22 species of Australian scleractinian corals. *Mar. Biol.* 243: 229–243.
- Stafford-Smith, M. & R. Ormond. 1992. Sediment-rejection mechanisms of 42 species of Australian scleractinian corals. *Mar. Freshw. Res.* 43: 683–705.
- Stoddart, J.A. & R. Black. 1985. Cycles of gametogenesis and plantation in the coral *Pocillopora damicornis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 23: 153–164.
- Thompson, J.H., E.A. Shinn & T.J. Bright. 1980. Effects of Drilling Mud on Seven Species of Reef-Building Corals as Measured in the Field and Laboratory. *Elsevier Oceanogr. Ser.* 27: 433–453.
- Vargas-Ángel, B., E.C. Peters, E. Kramarsky-Winter, D.S. Gilliam & R.E. Dodge. 2007. Cellular reactions to sedimentation and temperature stress in the Caribbean coral *Montastraea cavernosa*. *J. Invertebr. Pathol.* 95: 140–5.
- Vargas-Ángel, B., B. Riegl, D. Gilliam & R. Dodge. 2006. An experimental histopathological rating scale of sedimentation stress in the Caribbean coral *Montastraea cavernosa*. *Proc. 10th Int. Coral Reef Symp. Int. Coral Reef Symp.* 1173: 1168–1173.
- Wear, S.L. & R. Vega Thurber. 2015. Sewage pollution: Mitigation is key for coral reef stewardship. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1355: 15–30.
- Wesseling, I., A.J. Uychiaoco, P.M. Aliño, T. Aurin & J.E. Vermaat. 1999. Damage and recovery of four Philippine corals from short-term sediment burial. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 176: 11–15.
- Wild, C., M. Huettel, A. Klueter & S. Kremb. 2004. Coral mucus functions as an energy carrier and particle trap in the reef ecosystem. *Nature* 66–70.
- Wilkinson, C. 2008. Status of coral reefs of the world: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, Australia.
- Wong, C. 2001. The responses of two scleractinian corals, *Platygyra sinensis* and *Goniopora columna*, to Sedimentation and Burial. Tesis de maestría, The Chinese University of Hong Kong, Hong Kong.
- Zambrano-Franco, V. 2011. Impacto de la sedimentación sobre corales en un

- arrecife del Parque Nacional Isla Gorgona (Colombia). Tesis de pregrado, Universidad del Valle, Cali.
- Zapata, F. 2001. Formaciones coralinas de isla Gorgona. Gorgona marina: contribución al conocimiento de una isla única. INVEMAR. Ser. Publicaciones Espec. 7.
- Zapata, F., A. Alzate, A. Rodrigues-Ramirez & J. Garzón Ferreira. 2008. Variación durante una década en la cobertura de corales y algas, y la abundancia y diversidad de peces en un arrecife coralino del Parque Nacional Natural Isla Gorgona, Resultados de la Implementación del Sistema Nacional de Monitoreo de los Arrecifes Coralinos en Colombia (SIMAC) entre 1998 y 2007. Informe sin publicar.
- Zapata, F.A. & B. Vargas-Ángel. 2003. Corals and coral reefs of the Pacific coast of Colombia, p. 419–448. *In* J. Cortés (ed.). Latin American Coral Reefs. Elsevier Science B.V.
- Zapata, F.A.A., B. Vargas-Ángel & J. Garzón-Ferreira. 2001. Salud y conservación de las comunidades coralinas, p. 41–50. *In* L.M. Barrios & M. López-Victoria (eds.). Gorgona Marina: Contribución Al Conocimiento de Una Isla Única. INVEMAR.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey.
- Zavala, D.A. 2010. Reproducción sexual de *Pocillopora damicornis* (Linnaeus 1758) (Anthozoa: Scleractinia) en la costa de Oaxaca, México. Tesis de pregrado, Universidad del Mar, Puerto Ángel.