

RECLUTAMIENTO SEXUAL Y ASEJUAL DE CORALES DEL GÉNERO *POCILLOPORA* SOBRE SUSTRATO NATURAL EN EL ARRECIFE LA AZUFRAJA, ISLA GORGONA.

Eliana Cristina Céspedes Rodríguez

Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.

correo electrónico: eliana_cr11@hotmail.com

Fernando A. Zapata

Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.

correo electrónico: fernando.zapata@correounivalle.edu.co

RESUMEN

El reclutamiento coralino es la entrada de nuevos individuos a las poblaciones locales y determina el reemplazo, mantenimiento y estructura de las poblaciones y comunidades coralinas en el tiempo. Los nuevos individuos (reclutas) pueden ingresar a las poblaciones tanto por el asentamiento sobre el sustrato de larvas derivadas de la reproducción sexual, como por reproducción asexual por fragmentación. Este es el primer estudio que documenta la variación temporal tanto del reclutamiento sexual como asexual de *Pocillopora* spp. sobre sustrato natural y la contribución de cada tipo de reclutamiento en un arrecife de Isla Gorgona, Pacífico colombiano. Para esto, diez transectos permanentes de (10 x 2 m) fueron muestreados periódicamente durante diez meses entre 2012 y 2013 y en ellos se marcaron los reclutas nuevos en cada fecha y se siguieron a través del tiempo. Se observó un pico de reclutamiento en el mes de junio en ambos tipos de reclutas, con 1,6 y 15,2 ind. mes^{-1} 20 m^{-2} , respectivamente. Sin embargo, la variación temporal fue significativa sólo en la tasa de reclutamiento asexual. La mortalidad de reclutas fue aumentando hacia finales del estudio (julio de 2013) y en los de origen sexual esta tasa tuvo una variación temporal significativa. Un balance entre el reclutamiento y la mortalidad de juveniles indica que esta población de Pocilloporidos puede mantenerse gracias al reclutamiento ya sea por reclutas sexuales o asexuales (o por ambos tipos) y se reafirma que *Pocillopora* spp. se reproduce en gran medida asexualmente ya que el abastecimiento por parte de reclutas asexuales fue de 91,8% mientras que el resto eran juveniles sexuales.

Palabras clave: abastecimiento, dinámica poblacional, fragmentos, Juveniles de coral, mortalidad, Pacífico Oriental tropical, tasa.

ABSTRACT

Coral recruitment is the entrance of new individuals to local populations and determines the replacement, maintenance, and structure of the coral communities over time. It can result from either sexual reproduction via settlement of the larvae to the substrate or through asexual reproduction via fragmentation. This is the first study that reports the patterns of temporal variation of recruitment from sexual origin and of recruits derived from asexual reproduction of *Pocillopora* spp., in a reef flat-matrix in Gorgona Island, Colombia. Recruits were periodically monitored during ten months between 2012 and 2013 on ten permanent transects (10 x 2 m). Recruitment peaks were observed in June for both kind of recruits, with 1,6 and 15,21 ind. mo^{-1} 20 m^{-2} respectively. However, the temporal variation was significant only for the rate of asexual recruitment. Mortality of recruits increased towards the end of the study (July 2013), and there was significant temporal variation for mortality of sexual recruits. The balance between the recruitment and mortality of juveniles indicates that this population of Pocilloporids can maintain itself through recruitment, whether it is sexual, asexual or both, confirming that *Pocillopora* spp. reproduce mainly asexually with 91,8% via asexual recruitment while the rest were sexual recruits.

Key words: Eastern Tropical Pacific, Fragments, juvenile corals, mortality, population dynamics, rate, replenishment.

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos junto con los bosques húmedos tropicales, son considerados los ecosistemas más diversos del planeta. Su importancia radica en que constituyen los mayores reservorios marinos de diversidad, protegen las costas de la erosión, proveen hábitat a gran diversidad de especies y contribuyen a la fijación de gas carbónico atmosférico (Jackson 1991; Levinton 1995). Adicionalmente, poseen una innegable importancia estética y económica al servir como fuente de sustento a las comunidades locales, constituyendo en muchos lugares el principal patrimonio cultural y comunitario (Maragos *et al.* 1996). Sin embargo, estos son particularmente vulnerables a diversas perturbaciones naturales e impactos antropogénicos (Bellwood *et al.* 2004), lo que ha conducido a que sólo un 46% de los arrecifes coralinos del mundo estén en estado saludable (Wilkinson 2008).

Entre los procesos esenciales de los que depende la persistencia de los arrecifes están la reproducción y el reclutamiento; si la reproducción es el proceso mediante el cual se forman nuevos individuos, el reclutamiento es el proceso mediante el cual éstos llegan a formar parte de la comunidad (Richmond 1997). Aunque el reclutamiento es definido como la entrada de nuevos individuos a una población local, operacionalmente es el avistamiento inicial de un coral juvenil asentado en el hábitat adulto (Harrison & Wallace 1990; Caley *et al.* 1996). Este proceso junto con los procesos de asentamiento, supervivencia y crecimiento de juveniles, es determinante del mantenimiento, la renovación y la estructura futura de las comunidades coralinas (Bak & Engel 1979; Sammarco 1994). Cuando el reclutamiento es de origen sexual aporta nuevos genotipos al sistema, manteniendo la variabilidad genética y minimizando la posibilidad de extinciones locales (Wittemberg & Hunte 1991). En contraste, si es de origen asexual (especialmente por fragmentación), contribuye a una rápida recuperación del arrecife después de un disturbio (Richmond 1990). El Pacífico oriental tropical (POT) presenta condiciones ambientales y oceanográficas marginales para el desarrollo de arrecifes coralinos (Manzello 2008) ya que están expuestos a diferentes perturbaciones naturales como las variaciones de temperatura durante los ciclos de El Niño/La Niña (Glynn 2001), las exposiciones aéreas durante mareas bajas extremas (Glynn 1996) y los huracanes (Glynn *et al.* 1998). Así, estos arrecifes coralinos son pequeños distribuidos en parches y agregaciones densas o espaciadas y con bajo desarrollo estructural (Glynn 2001). En Colombia, varias señales de deterioro han sido documentadas en la mayoría de sus áreas arrecifales (Díaz *et al.* 2000). A pesar de que los arrecifes coralinos de Isla Gorgona (los más grandes y desarrollados del Pacífico colombiano) están relativamente libres de impactos antropogénicos

importantes (Zapata 2001), ellos han mostrado un preocupante deterioro por perturbaciones naturales como la exposición al aire durante mareas bajas extremas. Por ejemplo, en el arrecife de La Azufrada la cobertura coralina promedio disminuyó de 67% en 1998 a 41% en 2007, y más aún en zonas someras (de 61% en 1998 a 15% en 2007; Zapata *et al.* 2008). Sin embargo, se desconoce qué capacidad presentan estos arrecifes para recuperarse de las perturbaciones recurrentes. Por lo tanto, los estudios sobre reclutamiento de corales son importantes porque contribuyen a entender los determinantes de la dinámica de los arrecifes. En el caso de los arrecifes de Isla Gorgona en particular, estos estudios deben enfocarse en corales del género *Pocillopora* Lamarck 1816 ya que es el principal constructor de arrecifes (Zapata 2001; Glynn 2004). Tal información esencial para predecir la existencia futura de estos arrecifes y para la formulación de planes para su manejo y conservación.

El género *Pocillopora* spp., es uno de los mejores estudiados y ampliamente distribuido, y sus poblaciones tienen una estructura típica de organismos con reproducción mixta (sexual y asexual; Myller & Ayre 2004). De este modo, las especies de este género presentan diferencias geográficas en su modo de producción de gametos (Chávez-Romo & Reyes-Bonilla 2007). En el Pacífico oriental (desde la Isla del Caño, Costa Rica, a las Islas Galápagos, Ecuador) *Pocillopora* spp. produce liberaciones sincrónicas de gametos, los cuales maduran durante todo el año e indistintamente durante las lunas nueva y llena (Glynn *et al.* 1991).

Con frecuencia la tasa de reclutamiento es estimada mediante el examen del asentamiento sobre sustratos artificiales de diferentes materiales. En el Pacífico oriental en general y en Gorgona en particular el reclutamiento sobre sustratos artificiales ha sido extremadamente bajo o nulo (Birkeland 1977; Wellington 1982; Richmond 1985; Medina-Rosas *et al.* 2005 y Flórez 2012). En Isla Gorgona es común observar corales reclutas sobre el sustrato natural del arrecife, especialmente en la planicie arrecifal (Jaramillo 2012). Esto provee la oportunidad de hacer un seguimiento a áreas específicas del arrecife y documentar las tasas de reclutamiento de corales juveniles.

En adición al reclutamiento derivado del asentamiento de larvas resultado de la reproducción sexual, los corales ramificados como los del género *Pocillopora* frecuentemente se fragmentan por causa de diferentes agentes de perturbación natural (Highsmith 1982). Los fragmentos resultantes pueden fijarse o no (ya que se observan colonias adultas sueltas en los arrecifes), sobrevivir y formar nuevas colonias, y por lo tanto representan un mecanismo alternativo de reclutamiento. Sin embargo, los estudios sobre fragmentación de coral en el POT se han enfocado en la supervivencia de acuerdo al tamaño (Highsmith 1982; Richmond 1985),

a la densidad de los fragmentos (Glynn *et al.* 1996; Lirman *et al.* 2001) y a la fijación de estos al sustrato (López-Pérez *et al.* 2007) pero en pocos estudios han documentado las tasas de reclutamiento de estos en sustratos naturales.

Este estudio documentó el patrón de variación temporal en el reclutamiento sexual y asexual (por fragmentación) de corales del género *Pocillopora* sobre sustrato natural, y evaluó el potencial de persistencia de la comunidad coralina en el arrecife de La Azufrada, Isla Gorgona. Para ello, se estimaron las tasas de reclutamiento y mortalidad de juveniles de origen sexual y asexual. Este es el primer estudio que evalúa la contribución relativa de los reclutas sexuales y asexuales al abastecimiento de un arrecife del POT considerando el balance entre el reclutamiento y la mortalidad.

MÉTODOS

Área de estudio. Se realizó un monitoreo de las colonias juveniles directamente sobre la planicie del arrecife de La Azufrada, en El Parque Nacional Natural Gorgona (2°58'06"N, 78°10'58"W) ubicado en el Pacífico colombiano. La Isla es montañosa de aproximadamente 9,3 km de largo y un ancho máximo de 2,6 km, localizada aproximadamente a 35 km del continente. La temperatura superficial del mar de la isla oscila entre 26 y 28 °C, dentro de este rango está la temperatura en que se da un normal crecimiento coralino y desarrollo arrecifal. La salinidad (entre 28 y 32) y la transparencia del agua (entre < 5 y 25 m) son disminuidas por la escorrentía local y la cercanía de aguas continentales como lo es el delta del río Patía-Sanquianga (a 50 km) que porta salinidad reducida y sedimentos en suspensión (Díaz *et al.* 2000; Giraldo *et al.* 2008). Las mareas son de tipo semi-diurno con grandes fluctuaciones de nivel, desde -0,60 m en las mínimas y 5 m en las máximas (Prah & Alberico 1986).

La Isla de Gorgona posee algunos de los arrecifes coralinos más desarrollados y diversos del POT y los más grandes del Pacífico colombiano, pero éstos presentan una distribución discontinua, cubren una pequeña área, y poseen un desarrollo relativamente modesto en comparación con los arrecifes de otras regiones (Glynn *et al.* 1982); este desarrollo va desde arrecifes incipientes hasta arrecifes franjeantes bien desarrollados (especialmente en el costado oriental [sotavento] de la isla; Díaz *et al.* 2000). El arrecife de La Azufrada es quizás el más grande de la isla, mide cerca de 780 m de largo por 80-180 m de ancho y cubre cerca de 11,2 ha (Za-

pata 2001). El arrecife está dominado por corales del género *Pocillopora* (*Pocillopora damicornis*, *P. capitata* Verrill 1864 y *P. eydouxi* Milne Edwards & Haime 1860) aunque también presenta especies masivas de los géneros *Porites* Link 1807, *Pavona* Lamarck 1801 y *Gardineroseris* Scheer & Pillai 1994 y submasivas del género *Psammocora* Dana 1846 (Zapata 2001).

Actividades de campo. Para estimar las tasas de reclutamiento, mortalidad y desaparición (ver más adelante) de *Pocillopora* spp., se monitorearon 10 transectos permanentes de 10 m de largo x 2 m de ancho paralelos a la línea costera sobre la planicie arrecifal del arrecife de La Azufrada (2°57'12"N, 78°10'38"W) durante 10 meses. En cada uno de los transectos se marcaron (amarrando un rótulo de plástico a cada colonia o fragmento) las colonias procedentes de reproducción sexual que se consideraron juveniles (i.e., con diámetro ≤ 5 cm). Las colonias juveniles se discriminaron entre colonias fijas a la matriz arrecifal (FM) o fijas a trozos de cascajo (FC). También se marcaron los reclutas procedentes de reproducción asexual, en este caso los fragmentos, sin discriminar su talla. Los reclutas procedentes de reproducción sexual se diferenciaron de los asexuales porque los primeros tienen una base aplanada y asimétrica que se extiende en el eje horizontal y sobre la cual se da el crecimiento vertical sobre el sustrato (Richmond 1985). Mientras que la gran mayoría de los fragmentos se encuentran libres (como ramas sueltas del coral; Glynn *et al.* 1996) y fueron considerados reclutas porque a pesar de que potencialmente pueden fijarse al sustrato, libres también podrían llegar a crecer hasta formar una colonia adulta (observación de colonias adultas de *Pocillopora* spp. que no están fijas al sustrato en los arrecifes de Isla Gorgona) y de igual forma serán parte de la población. Así, en este estudio los reclutas se clasificaron en 3 categorías: sexual fijo a matriz (FM), sexual fijo a cascajo (FC) y fragmentos.

La posición espacial de los reclutas dentro del transecto fue registrada en cada muestreo utilizando un cuadrante de 1 m² con una rejilla interna de 100 cuadros de 10 x 10 cm cada uno. La ubicación del cuadrante a uno de los lados y a lo largo de una cuerda marcada cada metro que definía el trayecto del transecto, en conjunto con la rejilla del cuadrante, permitió hacer el seguimiento de cada juvenil marcado a lo largo del periodo de estudio. Este proceso se realizó durante seis muestreos a intervalos de tiempo irregulares, el primero en noviembre del 2012, y los siguientes cinco muestreos en marzo, abril, junio, julio y septiembre del 2013.

Fase de Análisis. Para cada tipo de recluta se calcularon las tasas de reclutamiento, mortalidad y desaparición (Tabla 1).

Tabla 1. Categorización de reclutas de *Pocillopora* spp. para este estudio y las tasas estimadas para cada uno de ellos.

Reclutas	Tipo	Tamaño	Casos	Tasa hallada
Procedentes de reproducción sexual	fijos a matriz arrecifal (FM)	≤ 5 cm	nuevo sobre el transecto	reclutamiento
		diámetro	visto muerto o desaparecido	mortalidad
	Fijos a cascajo (FC)	≤ 5 cm	nuevo sobre el transecto	reclutamiento
		diámetro	visto muerto desaparecido del transecto	mortalidad desaparición
Procedentes de reproducción asexual	Fragmentos (Frag)	cualquiera	nuevo sobre el transecto	reclutamiento
			visto muerto	mortalidad
			desaparecido del transecto	desaparición

La tasa de reclutamiento se definió como el número de juveniles derivados de reproducción sexual o asexual que aparecieron entre dos muestreos consecutivos dentro de un área de 20 m².

La tasa de mortalidad se estimó como el número de juveniles derivados de reproducción sexual fijos a la matriz arrecifal o a cascajo que se observaron muertos (sin tejido vivo) entre un muestreo y otro y el mismo cálculo se realizó en los fragmentos. También se incluyeron aquellos juveniles fijos a la matriz que no se volvieron a observar (por ejemplo, aquellos que fueron sobrecrecidos por algas). En todos los casos la tasa de mortalidad se estandarizó a número de juveniles por mes por 20 m².

Con los reclutas FC y fragmentos, adicionalmente se determinó una tasa de desaparición ya que al estar libres (no fijos a la matriz arrecifal) podrían ser desplazados fuera del área de estudio por las corrientes y el oleaje. Sin embargo, su ausencia de los transectos no implicaba su muerte. La tasa de desaparición se calculó como el número de reclutas FC o de fragmentos que desaparecieron entre dos muestreos consecutivos en 20 m² y se expresó en número de juveniles o fragmentos desaparecidos por mes por 20 m².

Para examinar el patrón de variación temporal de las tasas de reclutamiento, mortalidad y desaparición, se realizaron Análisis de Varianza (ANOVA) de medidas repetidas, considerando el tiempo como un factor con cinco niveles (las cinco fechas de muestreo a partir del mes de marzo de 2013) y una variable dependiente (reclutamiento, mortalidad o desaparición en cada caso). Para ello se usó la prueba multivariada de Wilks, ya que ésta no depende de los supuestos estadísticos de simetría compuesta ni esfericidad. Cuando existieron diferencias significativas, se usó una prueba post hoc de Tukey para determinar entre qué medias existían dichas diferencias. La prueba de Tukey se basa en los resultados univariados del ANOVA de medidas

repetidas.

Para determinar qué sucede con el abastecimiento del arrecife, se estimó el porcentaje absoluto de las tasas de reclutamiento, mortalidad y desaparición para reclutas sexuales en general y para los fragmentos. Además, se calculó la tasa de incremento de la población de *Pocillopora* spp. en este arrecife por medio del balance entre reclutamiento y mortalidad. En general el crecimiento (C) de la población es $C = R$ (Reclutamiento) - M (mortalidad). Debido a que la suerte de colonias fijas a cascajo y de fragmentos libres es incierta, se estimó independientemente el incremento de la población debido a cada uno de los tres tipos de reclutas. En el caso de los reclutas fijos a matriz (FM) el crecimiento es simplemente igual a la tasa de reclutamiento (R) menos su tasa de mortalidad (M), de manera que $C_{FM} = R_{FM} - M_{FM}$. En el caso de los reclutas fijos a cascajo y fragmentos el incremento de la población se calculó como el reclutamiento menos la mortalidad observada menos la desaparición, de manera que C_{FC} o $C_{FRAG} = R_{FC}$ o $R_{FRAG} - M_{FC}$ o $M_{FRAG} - D_{FC}$ o D_{FRAG} . De este modo, el crecimiento total de esta población es la sumatoria de los tres componentes ($C_{TOTAL} = C_{FM} + C_{FC} + C_{FRAG}$).

RESULTADOS

Abundancia. Durante los 10 meses de monitoreo se halló un total de 1172 reclutas en un área total estudiada de 200 m², de los cuales 100 fueron juveniles procedentes de reproducción sexual (60 juveniles fijos a la matriz arrecifal y 40 fijos a cascajos) y 1072 fueron fragmentos producidos asexualmente. Así, en cada transecto se encontró un promedio (media $\pm$ D.E) de $10,0 \pm 0,4$ reclutas de procedencia sexual y $107,2 \pm 3,5$ reclutas procedentes de fragmentación (Tabla 2).

Tabla 2. Abundancia (media $\pm$ desviación estándar) de reclutas de *Pocillopora* spp. procedentes de reproducción sexual y fragmentos en 20 m² de la planicie del arrecife La Azufrada, Isla Gorgona.

Tipo recluta	Nov	Mar	Abr	Jun	Jul	Sep
Juv. FM	1,2 $\pm$ 1,7	1,3 $\pm$ 1,4	1,4 $\pm$ 1,5	0,9 $\pm$ 0,9	0,6 $\pm$ 0,7	0,7 $\pm$ 0,1
Juv. FC	0,5 $\pm$ 1,3	0,3 $\pm$ 0,7	0,4 $\pm$ 0,7	1,3 $\pm$ 1,8	0,9 $\pm$ 0,1	0,6 $\pm$ 0,1
Frag	17,2 $\pm$ 11,1	16,8 $\pm$ 9,6	22,6 $\pm$ 16,4	21,3 $\pm$ 13,4	13,4 $\pm$ 4,8	15,9 $\pm$ 8,8

La abundancia tanto de los reclutas sexuales como de los fragmentos varió temporalmente, con un pico hacia la mitad del estudio y una subsecuente disminución. El número de fragmentos fue aproximadamente entre 9 y 12 veces mayor al número de reclutas sexuales y el mayor número de fragmentos fue encontrado en abril (226 en 200 m²; Fig. 1a). Los reclutas sexuales presentaron un pico en abundancia en el mes de junio de 2013 con un total de 22 colonias en 200 m² (Fig. 1). En cuanto a la dinámica temporal de los reclutas sexuales, durante la primera mitad del estudio (noviembre, marzo y abril) los reclutas fijos a la matriz arrecifal (FM) sobrepasaron a los reclutas fijos a cascajos (FC), mientras que en los meses de Junio y Julio no. En el mes de Septiembre tanto los FM como los FC se encontraron en igual proporción (Fig. 1b).

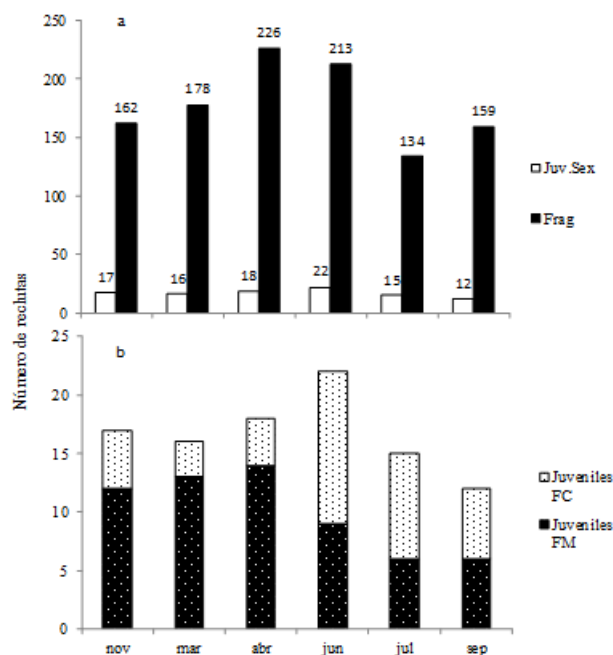


Figura 1. Variación temporal en la abundancia de reclutas procedentes de reproducción sexual y fragmentos de *Pocillopora* spp. (a); reclutas sexuales fijos a la matriz arrecifal (b) y sexuales fijos a cascajo (c) en 200 m² de la planicie del arrecife La Azufrada, Isla Gorgona.

Estimación de tasas. Tanto la tasa promedio de reclutamiento sexual como la asexual varió temporalmente en forma de U invertida. En ambos casos, la tasa más alta fue en Junio de 2013, con $1,6 \pm 1,4$ ind. mes⁻¹ 20 m⁻² para los reclutas sexuales (aunque el pico de reclutamiento sobre la matriz fue en Abril mientras que sobre cascajo fue en Junio) y $15,2 \pm 9,6$ ind. mes⁻¹ 20 m⁻² para los reclutas asexuales (Fig. 2 y 3). La variación temporal en la tasa de reclutamiento sexual no varió significativamente en el tiempo (ANOVA, $F(4, 36) = 2,30$, $P = 0,17$). En contraste, la tasa de reclutamiento asexual sí varió significativamente (ANOVA, $F(4, 36) = 16,81$, $P = 0,0021$). Esta variación fue debida a diferencias entre el mes de marzo ($3,9 \pm 2,2$ ind. mes⁻¹ 20 m⁻²) con respecto a abril, junio y julio de 2013 ($13,8 \pm 9,5$; $15,2 \pm 9,5$ y $11,8 \pm 4,2$ ind. mes⁻¹ 20 m⁻², respectivamente) que fueron los meses con mayores tasas de reclutamiento de fragmentos.

Las tasas de mortalidad para los reclutas sexuales y asexuales tendieron a aumentar hacia finales del estudio (Fig. 4). Específicamente, los reclutas FM presentaron la mayor mortalidad en septiembre de 2013 ($0,66 \pm 0,7$ ind. mes⁻¹ 20 m⁻²), y la tendencia al aumento de esta tasa fue marginalmente significativa entre los meses (ANOVA, $F(4, 36) = 4,76$, $P = 0,045$). La tasa de mortalidad promedio de los fragmentos fue de $0,4 \pm 0,5$ ind. mes⁻¹ 20 m⁻², con la mayor mortalidad en julio de 2013 $1,1 \pm 2,2$ ind. mes⁻¹ 20 m⁻² al igual que la mayor variabilidad. A pesar de esto, no se pudo realizar el ANOVA debido a que en la mortalidad del mes de abril de 2013 no hubo variación (Fig. 4).

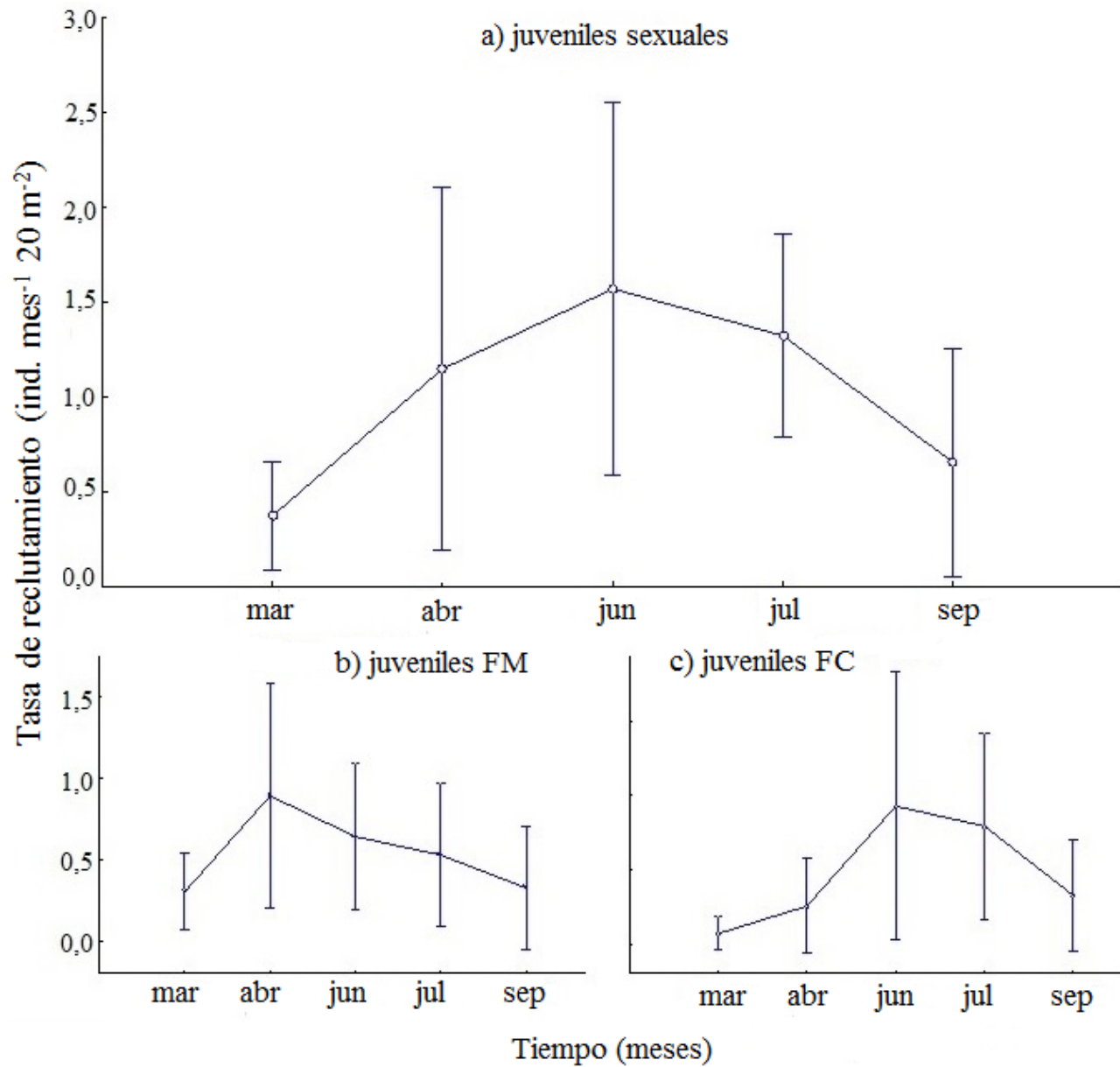


Figura 2. Variación temporal del promedio ($\pm 95\%$ IC) de la tasa de reclutamiento ($\text{ind. a}^{-1} 20 \text{ m}^{-2}$) de juveniles procedentes de reproducción sexual (a), tanto fijos a la matriz arrecifal (b), como fijos a cascajos de *Pocillopora* spp. (c), en el arrecife La Azufrada, Isla Gorgona.

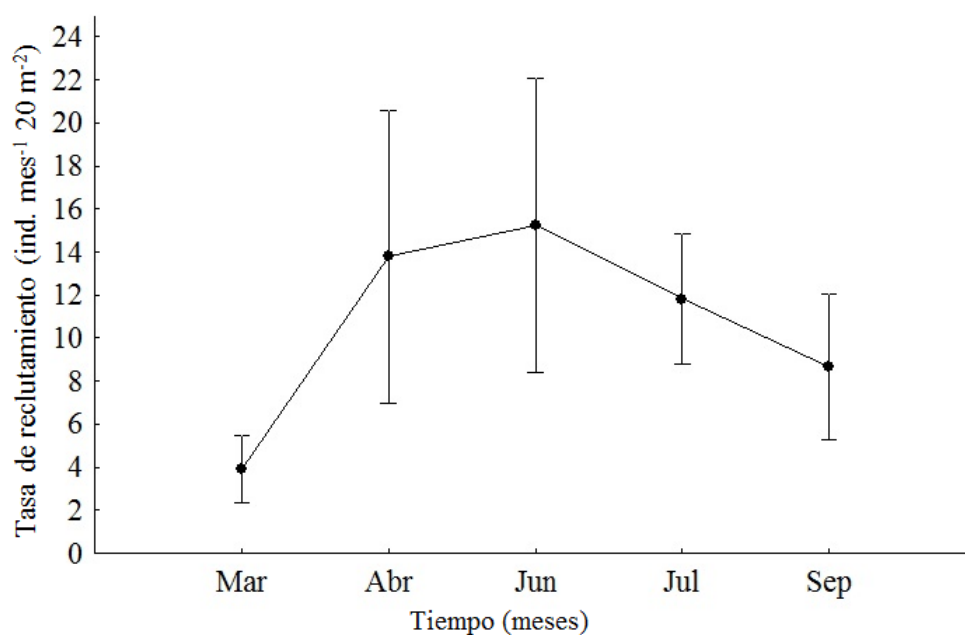


Figura 3. Variación temporal del promedio ($\pm$ 95% IC) de la tasa de reclutamiento (ind. año⁻¹ 20 m⁻²) de juveniles procedentes de fragmentación de *Pocillopora* spp. en el arrecife La Azufrada, Isla Gorgona

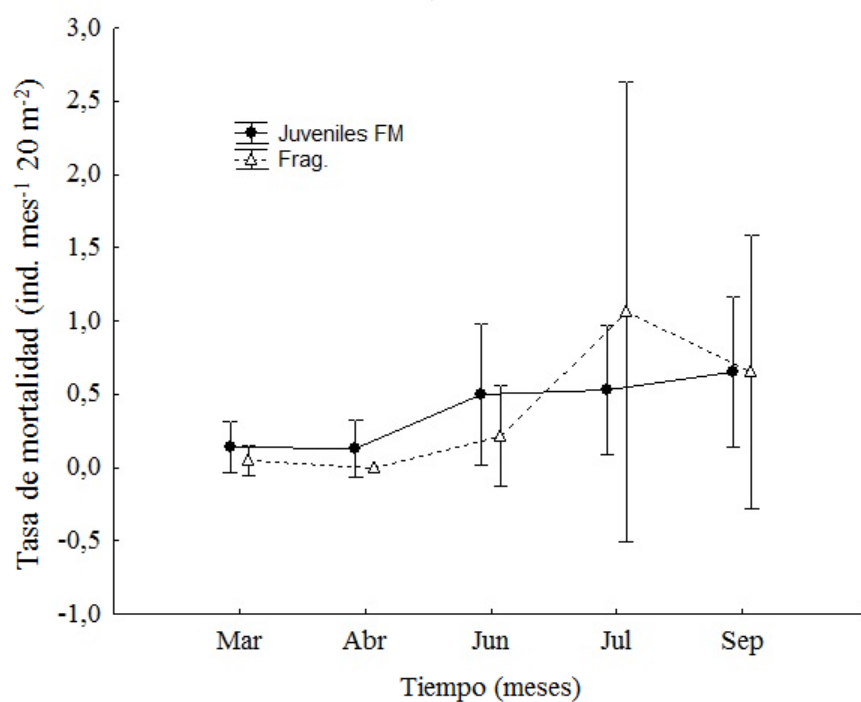


Figura 4. Variación temporal del promedio ($\pm$ 95% IC) de la tasa de mortalidad (ind. año⁻¹ 20 m⁻²) de juveniles procedentes de reproducción sexual fijos a la matriz arrecifal (FM) y de fragmentación de *Pocillopora* spp. en el arrecife La Azufrada, Isla Gorgona.

La tasa de desaparición de reclutas fijos a cascajo y de fragmentos presentó una tendencia similar a la observada en las tasas de mortalidad. Aunque no fue posible realizar el ANOVA para los juveniles FC (por la misma razón que en la tasa de mortalidad de los fragmentos), la tasa de desaparición promedio fue de $0,3 \pm 0,3$ ind. $\text{mes}^{-1} 20 \text{ m}^{-2}$ y su pico se dio en julio de 2013 con $0,8 \pm 1,3$ ind. $\text{mes}^{-1} 20 \text{ m}^{-2}$ (Fig. 5). La tasa de desaparición de los fragmentos (Fig. 5) presentó diferencias significativas a través del tiempo (ANOVA, $F(4, 36) =$

$7,11$, $P = 0,0184$) y se observó, al igual que en la tasa de mortalidad de los FM, una tendencia a aumentar, con un mayor número de fragmentos desaparecidos en septiembre de 2013 ($11,7 \pm 6,1$ ind. $\text{mes}^{-1} 20 \text{ m}^{-2}$). Hubo diferencias entre los meses de Julio ($8,8 \pm 7,2$ ind. $\text{mes}^{-1} 20 \text{ m}^{-2}$) y Marzo ($2,3 \pm 1,4$ ind. $\text{mes}^{-1} 20 \text{ m}^{-2}$), y entre Septiembre con respecto a Marzo, Abril ($4,9 \pm 4,1$ ind. $\text{mes}^{-1} 20 \text{ m}^{-2}$) y Junio ($6 \pm 2,3$ ind. $\text{mes}^{-1} 20 \text{ m}^{-2}$).

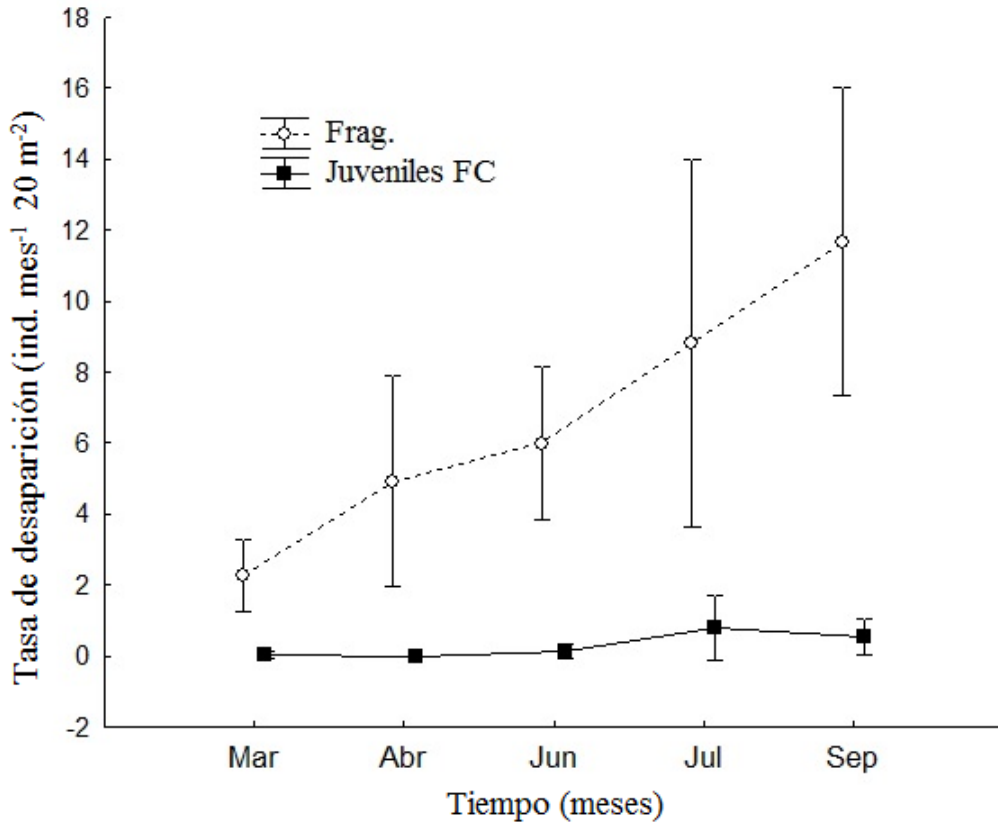


Figura 5. Variación temporal del promedio ($\pm 95\%$ IC) de la tasa de desaparición (ind. $\text{año}^{-1} 20 \text{ m}^{-2}$) de juveniles procedentes de reproducción sexual fijos a cascajo (FC) y de fragmentación de *Pocillopora* spp. en el arrecife La Azufrada, Isla Gorgona.

En relación a las tasas promedio obtenidas de reclutamiento, mortalidad y desaparición, la tasa de reclutamiento mensual procedente de reproducción sexual fue de $1,0 \pm 0,5$ ind. $\text{mes}^{-1} 20 \text{ m}^{-2}$ ($0,5 \pm 0,2$ ind. $\text{mes}^{-1} 20 \text{ m}^{-2}$ FM y $0,5 \pm 0,4$ ind. $\text{mes}^{-1} 20 \text{ m}^{-2}$ FC) y la de los fragmentos de $10,7 \pm 4,5$ ind. $\text{mes}^{-1} 20 \text{ m}^{-2}$. La tasa de mortalidad promedio de los reclutas FM y fragmentos fue similar, esta fue de $0,4 \pm 0,2$ y $0,5$ (respectivamente) ind. $\text{mes}^{-1} 20 \text{ m}^{-2}$. En cuanto a la tasa de desaparición, desaparecen más reclutas procedentes de fragmentación ($6,7 \pm 3,6$ ind. $\text{mes}^{-1} 20 \text{ m}^{-2}$) que los reclutas FC al mes ($0,3 \pm 0,3$ ind. $\text{mes}^{-1} 20 \text{ m}^{-2}$).

Porcentajes absolutos de las tasas en cada tipo de recluta. Del total de reclutas de Pocilloporidos que aparecieron en los transectos, el 91,3% fue aportado por fragmentación y el 8,7% por reclutas sexuales (Fig. 6). Aunque los fragmentos fueron los que más contribuyeron a la adición de colonias, también presentaron una mayor desaparición que los reclutas sexuales. En particular, 30,4% del total de reclutas fueron fragmentos que sobrevivieron y permanecieron dentro de los transectos hasta el final del estudio. En contraste, sólo 2,7% del total de reclutas era de origen sexual y sobrevivió hasta el final del estudio (Fig. 6). En términos absolutos, la contribución a la mortalidad fue

similar en reclutas sexuales (3,3%) que en asexuales (3,4%; Fig. 6). Finalmente, la desaparición de reclutas de origen sexual fue diferente a la de los fragmentos, donde del total de reclutas observados en los transectos,

el 2,6% fueron de origen sexual que desaparecieron, mientras que 57,6% fueron de origen asexual que desaparecieron (Fig. 6).

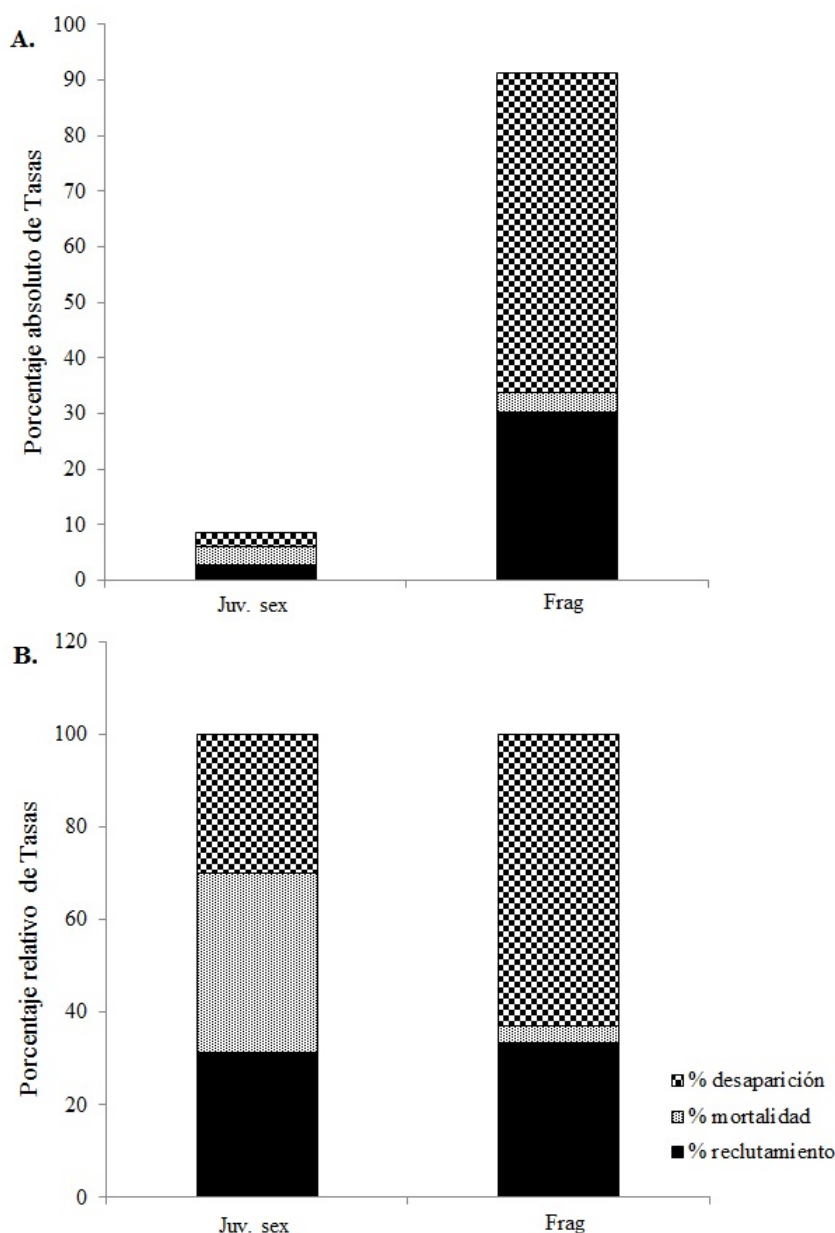


Figura 6. Contribución relativa y absoluta de reclutas de procedencia sexual y de fragmentación de *Pocillopora* spp. al mantenimiento del arrecife La Azufrada, Isla Gorgona, considerando los procesos de reclutamiento, mortalidad y desaparición durante diez meses

Crecimiento de la población. Nuestros estimativos de la tasa de crecimiento de la población de *Pocillopora* spp. en la planicie del arrecife de La Azufrada con base en el balance entre las tasas de reclutamiento, mortalidad y desaparición fueron siempre positivos (Tabla 3). El incremento de menor valor de la población fue el aportado por los juveniles de origen sexual FM (0,1

ind. mes^{-1} 20 m^{-2}) seguido por el de los juveniles sexuales FC (0,2 ind. mes^{-1} 20 m^{-2}), y el mayor valor fue el aportado por los fragmentos (3,6 ind. mes^{-1} 20 m^{-2}). Así, el crecimiento total de la población fue de 3,9 ind. mes^{-1} 20 m^{-2}). Así, al cabo de 5,2 meses se tiene un recluta por m^2 .

Tabla 3. Tasas promedio de reclutamiento, mortalidad y desaparición de reclutas de *Pocillopora* spp (ind. año⁻¹ 20 m⁻² ± D.E). Crecimiento total ($C_{TOTAL} = C_{FM} + C_{FC} + C_{FRAG}$) de la población a partir del balance ($C = R - M - D$) entre reclutamiento (R), Mortalidad (M) y desaparición (D) de cada tipo de recluta al cabo de diez meses, en el arrecife La Azufrada, Isla Gorgona. – = no aplica.

Tipo Recluta	Reclutamiento (R)		Mortalidad (M)		Desaparición (D)		R-M-D
	Promedio	D.E.	Promedio	D.E.	Promedio	D.E.	
Juv. FM.	0,537	0,244	0,390	0,241	-	-	0,149
Juv. FC.	0,475	0,368	-	-	0,306	0,348	0,169
Frag.	10,681	4,512	0,395	0,452	6,733	3,628	3,553
Sumatoria	11,695	-	0,785	-	7,039	-	3,871

DISCUSIÓN

Las especies del género *Pocillopora* han sido estudiadas con mayor frecuencia en el POT por ser los corales más abundantes y consecuentemente los más importantes en términos de construcción de arrecifes en esta región. Los primeros estudios reproductivos se enfocaron en *P. elegans* Dana, 1846 y *P. damicornis*, en las que se observó un bajo reclutamiento y ausencia de gónadas y larvas, por lo que se sugirió que probablemente estas poblaciones eran estériles y que los reclutas hallados eran producto de larvas liberadas desde el Pacífico Central (Birkeland 1977; Richmond 1985). Estudios histológicos más recientes han demostrado una actividad reproductiva estacional, y aunque aún no se ha observado expulsión de gametos *in situ* (aunque sí en el laboratorio; Glynn *et al.* 1991), hay evidencia de juveniles adheridos a placas artificiales de asentamiento en Isla Toboguilla, Panamá (Birkeland 1977). También sobre el sustrato natural, en la matriz arrecifal en Costa Rica, Islas Galápagos, Panamá (Glynn 1991) y en Isla Gorgona, Colombia (Jaramillo 2012).

Heyward & Negri (1999) evidenciaron *in vitro* que inductores bioquímicos presentes en las algas calcáreas fueron importantes en el proceso de metamorfosis de las larvas de una especie de coral duro. Las algas calcáreas son un componente común en la matriz de la planicie arrecifal de La Azufrada (30% de la planicie; Díaz *et al.* 2000), donde se observaron 60 reclutas sexuales fijos a esta matriz y 40 reclutas sexuales fijos a cascajos, en su mayoría fijos a este tipo de alga (Fig. 1), de este modo, la fijación de estos reclutas sexuales posiblemente la fijación de estos reclutas sexuales posiblemente fue facilitado por el tipo de sustrato.

La tasa promedio de reclutamiento de juveniles de procedencia sexual fue tres veces más alta que la observada en el estudio de Jaramillo (2012) para los años 2010-2011 (0,38 ind. mes⁻¹ 20 m⁻²) en este arrecife. Al igual que Jaramillo (2012), no se reportó diferencias significativas en la variación temporal de la tasa de reclutamiento sexual, y el pico de reclutamiento sexual también fue el mes de junio (Fig. 2a).

Probablemente este pico esté relacionado con la sincronía de maduración gonadal del género reportada por Castrillón-Cifuentes (2012), donde los dos picos de sincronía de maduración gonadal de *P. damicornis* se dan en mayo y julio, siendo mayo la fecha donde existió mayor cantidad de gametos maduros en estadio IV.

A pesar de que el arrecife de La Azufrada puede mantenerse a través del tiempo por el reclutamiento sexual, (Tabla 3), se observó una tasa baja de este reclutamiento en comparación con las tasas halladas para Pocilloporidos en La Gran Barrera de Coral australiana (GBC [Pacífico occidental]), las cuales varían desde 2,2 ind. mes⁻¹ m⁻² hasta más de 100 ind. mes⁻¹ m⁻² (Harriot & Simpson 1997; Dunstan & Johnson 1998). En el POT, en la Costa de Oaxaca (México), el reclutamiento sexual en losas de terracota fue debido mayormente al género *Porites* con una tasa de 0,1 a 1,7 ind. mes⁻¹ m⁻², mientras que sólo se halló un recluta de *Pocillopora* en el año que duró su estudio (López-Pérez *et al.* 2007). En la costa de Ixtapa (México), García-Ocampo (2005) reportó para *Pocillopora* una tasa de reclutamiento sexual de 0,1 a 0,82 ind. mes⁻¹ m⁻² sobre la matriz arrecifal. Las diferencias metodológicas y geográficas que presentan estos estudios podrían influenciar los diferentes valores de estas tasas. Pero generalmente el esfuerzo reproductivo de las colonias adultas, la habilidad de la larva para encontrar donde asentarse y después de asentada poder crecer y sobrevivir (Harrison & Wallace 1990), podrían explicar estas diferencias. En Isla Gorgona al igual que en el resto del POT, *Pocillopora* spp. libera sus gametos. Esta estrategia es beneficiosa cuando la probabilidad de encuentro de los gametos es alta (Harrison & Wallace). Para la población de La Azufrada, esto está relacionado con el hallazgo de que la maduración de estos gametos es sincrónica. Sin embargo, existe un bajo número de espermarios en cada colonia hermafrodita, donde la proporción espermarios: oocitos variaron entre 1: 1,4 y 1: 19,4 en este arrecife (Castrillón-Cifuentes 2012). Esta desproporción, posiblemente implica menor fertilización y por ende un bajo suministro de larvas que posteriormente podrían reclutarse en el arrecife.

En contraste, la tasa promedio de reclutamiento asexual observada (Fig. 3), reafirma que las especies de *Pocillopora* tienen como estrategia predominante este tipo de reproducción y este ha sido propuesto como responsable de su importancia en el POT (Highsmith 1982). Las altas tasas de fragmentación en Pocilloporídeos se asocian a su forma ramificada (por lo tanto frágil), a sus altas tasas de crecimiento, y a los efectos mecánicos del oleaje y la coralivoría por peces e invertebrados. López-Pérez *et al.* (2002) aseguró que *P. damicornis* es el principal constructor de arrecifes en Bahías de Hautulco (Costa de Oaxaca, México) gracias a su mecanismo de reproducción asexual, cuya tasa de reclutamiento asexual fue de dos a 25 veces mayor ($1,3$ a $13,15 \text{ ind. mes}^{-1} \text{ m}^{-2}$) a la reportada en este estudio. En contraste, la tasa reportada por Highsmith (1982) en Isla Uva (Panamá) fue tres veces menor ($0,18 \text{ ind. mes}^{-1} \text{ m}^{-2}$) a la nuestra.

La reproducción sexual y asexual no son estrategias mutuamente excluyentes en los corales (Richmond 1997), y ambas contribuyen al aumento de las poblaciones. Los reclutas derivados de la reproducción sexual aumentan la variabilidad genética (Harrison & Wallace 1990), asegurando la supervivencia de los genotipos más aptos ante cambios en los componentes físicos y biológicos del ambiente. También facilita la colonización de nuevos sitios a través de la dispersión de las larvas. En contraste, la reproducción asexual, por ejemplo, por fragmentación, aumenta el número de individuos de la población y propaga localmente (porque tienen dispersión limitada) los genotipos bien adaptados, aunque se pierde la diversidad genética (Richmond & Hunter 1990). En este estudio los fragmentos fueron la mayor fuente del abastecimiento (91,8%) del arrecife de La Azufrada, de manera que el aporte de reclutas sexuales es bajo (8,2%) (Fig. 6), y la población de La Azufrada podría ser vulnerable frente a cambios drásticos en los factores físicos o biológicos del ambiente.

La alta contribución de la reproducción asexual al reclutamiento también podría explicar las bajas tasas de reclutamiento sexual observadas en este estudio. La fragmentación puede provocar un impacto negativo en la reproducción sexual, reduciendo la cantidad de pólipos (que podrían contener gónadas) cercanos a las lesiones causadas por esta fragmentación (Zacai *et al.* 2000). Tan sólo con la remoción del 25% de una colonia vía fragmentación, se reduce temporalmente la capacidad de reproducción sexual de ésta. Aunque este estudio no estimó la pérdida de tejido vía fragmentación, en estudios posteriores se podría dilucidar este aspecto en *Pocillopora* spp. de esta zona.

Además, se ha observado en Panamá que *P. damicornis* cuando presenta reproducción asexual dominante y no es incubadora tiene menor cantidad de juveniles, presenta tasas de crecimiento altas, las colonias adultas

presentan gran tamaño y una expectativa de vida larga (Highsmith 1982). Lo mismo podría estar ocurriendo con los Pocilloporídeos en nuestro estudio, ya que al no usar la energía exclusivamente para producción de larvas (que es lo que ocurre con *P. damicornis* en Hawaii donde la reproducción sexual es su estrategia dominante), puede usarla para su crecimiento (Bikeland 1977; Wellington 1981) y al hacerse más frágil puede promover su posterior fragmentación.

En general la tasa promedio de mortalidad de reclutas fue baja (Fig. 4) y representó un porcentaje moderado (38,5%) de los reclutas sexuales y bajo (3,7%) de los asexuales (Fig. 6b). Estos valores son relativamente bajos en comparación con otros estudios. Por ejemplo, en la GBC la mortalidad de reclutas sexuales fijos a sustrato artificial fue de un 60-70% en 12 meses (Sammarco 1991) y de más del 95% después de tres meses en Isla Split Solitary, Australia (Harriot 1999). En la costa de Oaxaca, México (POT) en sólo seis meses un 95% de reclutas murieron (Mora-Pérez 2002). Las variaciones en estos porcentajes, se pueden atribuir a las diferencias en la magnitud de los factores bióticos y abióticos que afectan la supervivencia de los reclutas en cada localidad.

Tanto reclutas sexuales FM, reclutas sexuales FC y fragmentos contribuyeron al crecimiento de la población de *Pocillopora* spp. en el arrecife de La Azufrada (Tabla 3). La contribución más baja al abastecimiento de la población fue debida al reclutamiento sexual sobre la matriz arrecifal, pero a pesar de esto el balance entre reclutamiento y mortalidad sigue siendo positivo. Sin embargo, los fragmentos abastecen en gran medida al arrecife (la tasa promedio de reclutamiento mensual de los fragmentos fue 11 veces mayor que la tasa de reclutamiento de origen sexual; Tabla 3). Con esta evidencia se podría asegurar que ciertamente la población de este arrecife tiene la capacidad de mantenerse como producto del reclutamiento sexual pero en mayor medida por reclutamiento asexual. Por tal motivo se ha argumentado que la recuperación de los corales en Gorgona frente a disturbios es buena (Zapata *et al.* 2010). Un ejemplo fue el evento del Niño de 1982-83, el cual causó un 85% de mortalidad en los corales (Vargas-Ángel *et al.* 2001). Los niveles de cobertura viva documentados antes de este evento (Glynn *et al.* 1982) fueron recuperados en máximo 10 años (Zapata *et al.* 2010). Es de esperarse que la fragmentación haya contribuido en gran medida a esta recuperación ya que por su facilidad de dispersión y ser una copia exacta de la colonia a la cual pertenecía, probablemente esté duplicando las estrategias de la población frente a eventos que generan estrés.

En conclusión, la tasa promedio mensual de reclutamiento sexual fue 11 veces menor que la tasa de reclutamiento de los fragmentos, pero aun así los picos de reclutamiento se dieron en junio en ambos casos. El

pico del reclutamiento sexual posiblemente está asociado con los meses de mayor desarrollo gonadal de *P. damicornis*. Específicamente, los picos de la tasa promedio de reclutamiento sexual sobre la matriz arrecifal y sobre cascajo fueron en abril y junio, respectivamente. Y el reclutamiento en esta zona no se ve afectado por la mortalidad, pero la tasa de mortalidad fue subestimada ya que posiblemente reclutas desaparecidos pudieron haber muerto. De este modo, desaparecen más reclutas de origen asexual que los reclutas sexuales FC. De cualquier manera, se observó un crecimiento de la población de Pocillopóridos, ya que el balance entre el reclutamiento y la mortalidad siempre fue positivo. Este es el primer estudio que examina la contribución relativa del reclutamiento tanto de procedencia sexual como de procedencia asexual (fragmentación) al reclutamiento total de corales Pocillopóridos sobre sustrato natural en Isla Gorgona. Este estudio demuestra que el 91.8% del abastecimiento de las poblaciones de Pocillopora spp. en el arrecife de La Azufrada, Isla Gorgona, es de origen asexual y un 8,2% es de origen sexual. En futuros estudios, se debería evaluar cómo se afecta la producción de gametos en colonias adultas de *Pocillopora* spp. a causa de la fragmentación, y comprobar si la baja tasa de reclutamiento sexual observada

en estas poblaciones es consecuencia de este hecho. Finalmente, es necesario realizar un seguimiento más detallado de los fragmentos para conocer su suerte y establecer su posible fijación y desarrollo de nuevas colonias.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los funcionarios de Parques Nacionales Naturales de Colombia por su apoyo en campo en Isla Gorgona, al Grupo de Investigación en Ecología de Arrecifes Coralinos de la Universidad del Valle, a la bióloga Estefanía del Mar Flórez por su apoyo en campo y al estudiante de doctorado Carlos G. Muñoz por sus sugerencias en la revisión de este documento. También, a la bióloga Sandra M. Velasco por su asesoría en el manejo de la herramienta LATEX. Finalmente agradecemos al Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación (COLCIENCIAS) y a la Universidad del Valle por la cofinanciación de este proyecto. E.C.C.R agradece a su familia por su comprensión y apoyo incondicional.

LITERATURA CITADA

- Babcock, R. C. (1991). "Comparative demography of three species of scleractinian corals using age and size-dependent classifications". *Ecological monographs*, 61(3): 225-244.
- Bak, R.P & M.S. Engel. (1979). "Distribution, abundance and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractinia) and the importance of life history strategies in the Parent Coral Community". *Mar. Biol.*, 54: 341-352.
- Bak, R.P & E.H. Meesters. (1998). "Coral population structure: The hidden information of colony size-frequency distributions". *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 15: 225-230.
- Bellwood, D.R., T.P. Hughes, C. Folke & M. Nyström. (2004). "Confronting the coral reef crisis". *Nature*, 429: 827-833.
- Birkeland, C. (1977). "The importance of rate of biomass accumulation in early successional stages of benthic communities to the survival of coral recruits". *Proc 3rd Int Coral Reef Sym.*, 1: 15-21.
- Caley, M.J., H.M. Carr, M.A. Hixon, T.P. Hughes, G.P. Jones & B.A. Menge. (1996). Recruitment and the Local Dynamics of Open Marine Populations". *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 477-500.
- Carleton, J.H. & P.W. Sammarco. (1987). "Effects of substratum irregularity on success of coral settlement: quantification by comparative geomorphological techniques". *Bull. Mar. Sci.*, 40: 85-98.
- Castrillón-Cifuentes, A.L. (2012). *Desarrollo gonadal del coral Pocillopora damicornis en el arrecife de la Azufrada, Isla Gorgona*. Tesis de pregrado, Universidad del Valle.
- Chávez-Romo, H. E & H. Reyes-Bonilla. (2007). "Reproducción sexual del coral *Pocillopora damicornis* al sur del Golfo de California, México". *Ciencias Marinas*, 33(4): 495-501.
- Connell, J.H. (1973). *Population ecology of reef-building corals. Biology and Geology of corals reefs*, Vol. 2. Jones y R. Endean (Eds), Academic press, New York.
- Díaz, J.M., L.M. Barrios, M.H. Cendales, J. Garzón-Ferreira, J. Geister, M. López-Victoria, G. H. Ospina, F. Parra-Velandia, J. Pinzon, B. Vargas-Ángel, F.A. Zapata & S. Zea. (2000). *Áreas coralinas de Colombia*. INVEMAR, Serie de Publicaciones Especiales 5, Santa Marta.
- Dunstan, P.K. & C.R. Johnson. 1998. "Spatio-temporal variation in coral recruitment at different scales on Heron Reef, southern Great Barrier Reef". *Coral Reefs*, 17:71-81.

- Flórez, E. (2012). *Reclutamiento de organismos marinos sobre sustratos arrecifales artificiales en el arrecife de la Azufrada, Isla Gorgona, Pacífico colombiano*. Tesis de pregrado, Universidad del Valle.
- García-Ocampo, M.R. (2005). *Patrones de reclutamiento de las colonias juveniles del género Pocillopora Lamark 1816 (Anthozoa: Scleractinia), en cinco localidades de Ixtapa- Zihuatanejo, Guerrero, México*. Tesis de pregrado, Universidad del Mar.
- Giraldo, A., E. Rodríguez-Rubio & F. Zapata. 2008. "Condiciones oceanográficas de isla Gorgona, Pacífico oriental tropical de Colombia". *Latin American Journal of Aquatic Research*, 36: 121-128.
- Glynn, P.W., H. Von prahl & F. Guhl. (1982). "Coral reefs of Gorgona Island, with special reference to corallivores and their influence on community structure and reef development". *An. Inst. Inv. Mar. Punta Betín*, 12: 185-214.
- Glynn, P.W., N. J. Gassman, C. M. Eakin, J. Cortés, D. B Smith & H. M Guzmán. (1991). "Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá, and Galápagos Islands (Ecuador). I. *Pocilloporidae*". *Marine Biology*, 109: 355-368.
- Glynn, P.W., S.B. Colley, N.J. Gassman, K. Black, J. Cortés & J.L. Maté. (1996). "Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá, and Galápagos Islands (Ecuador). III. *Agariciidae (Pavona gigantea and Gardineroseris planulata)*". *Marine Biology*, 125: 579-601.
- Glynn, P. W. (2004). "High complexity food webs in low-diversity Eastern Pacific reef-coral communities". *Ecosystems*, 7: 358-367.
- Gunkel, F. (1997). "Effects of different substrate surface roughness on sessile invertebrate recruitment off Lee Stoking Island, Exuma Cays, Bahamas—preliminary results". *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*, 2: 1185-1190.
- Guzmán, H.M & J. Cortés. 1989. "Growth rates of eight species of scleractinian corals in the Eastern Pacific (Costa Rica)". *Bull. Mar. Sci.*, 44: 1186-1194.
- Hall, V.R. & T.P. Hughes. (1996). "Reproductive Strategies of Modular Organisms: Comparative Studies of Reef-Building Corals". *Ecology*, 77:950-963.
- Harriot V.J. & C.J. Simpson. (1997). "Coral recruitment on a tropical and subtropical reefs in Western Australia". *Proc 8th Int Coral Reef Sym*, 2: 1191-1196.
- Harriot, V.J. (1999). Coral recruitment at a high latitude pacific site: a comparisons with Atlantic reefs. *Bull. Mar.Sci.* 65(3): 881-891.
- Harrison, P. & C. Wallace. (1990). "Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals". En: *Coral Reefs*. (Ed. Dubinsky, Z). Elsevier. The Netherlands. pp.133-207.
- Heyward, A.J & A.P. Negri. (1999). "Natural inducers of coral larval metamorphosis". *Coral Reefs*, 18: 273-279.
- Highsmith, R.C. (1982). "Reproduction for fragmentation in corals". *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 7: 207-226.
- Hughes, T.P. & B.C. Jackson. (1985). "Population dynamics and life histories of foliaceous corals". *Ecological monographs*, 52(2):141-166.
- Hughes, T.P. & J.H. Connell. (1987). "Population dynamics based on size or ages? A reef-coral analysis". *American Naturalist*, 129: 818-829.
- Jackson, J.B.C. (1991). "Adaptation and diversity of reef corals". *BioScience*, 41:475-482.
- Jaramillo, J. (2012). *Variación espacial y temporal del reclutamiento coralino en dos arrecifes del Parque Nacional Natural Gorgona (pacífico colombiano)*. Tesis de maestría, Universidad del Valle.
- Levinton, J.S. (1995). *Marine biology: Function, biodiversity, ecology*. Oxford University Press, New York.
- Lirman, D., P.W. Glynn., A.C. Baker & G.E. Morales. (2001). "Combined effects of three sequential storms on the Huatulco coral reef tract, México". *Bull. Mar. Sci.*, 69: 267-278.
- Maragos, J.E., M. P. Crosby, & J. W. Mcmanus. (1996). "Coral reefs and biodiversity: a critical and threatened relationship". *Oceanography*, 9: 83-99.
- Medina-Rosas, P., J.D. Carriquiry & A.L. Cupul-Magaña. (2005). "Reclutamiento de *Porites* (scleractinia) sobre sustrato artificial en arrecifes afectados por El Niño 1997-98, en Bahía de Banderas, Pacífico mexicano". *Ciencias Marinas*, 31: 103-109.
- Mora-Pérez, M.G. (2002). "Reclutamiento sexual y asexual de corales pétreos (Anthozoa: Scleractinia), en seis arrecifes coralinos de la costa de Oaxaca, Mexico". Tesis de licenciatura, Universidad del Mar.

- Myller, K. J & D. J. Ayre. (2004). "The role of sexual and asexual reproduction in structuring high latitude populations of the reef coral *Pocillopora damicornis*". *Heredity*, 92: 557-568.
- Ostrander, G.K., K. Armstrong-Meyer, E.T. Knobble, D. Gerace & E.P. Scully. (2000). "Rapid transition in the structure of coral reef community: the effects of coral bleaching and physical disturbance. Proceedings of the National academy of sciences". *U.S.A.*, 97:5297 – 5302.
- Prahl, H. & M. Alberico. (1986). *Isla de Gorgona*. Biblioteca Banco de la República, Textos universitarios. Bogotá.
- Prahl, H. von, E.J. Peña & J.C. Escobar. (1986). "Crecimiento del coral *Pocillopora damicornis* en la Isla de Gorgona, Colombia". *Resúmenes XXI Congreso nacional de ciencias biológicas*, Cali, Set. 25-27. 34 pp.
- Richmond, R.H. (1985). "Variations in the population biology of *P.* across the Pacific". *Proc 491 5th Int coral Reef Congr.*, 6:101-106.
- Richmond, R.H. (1987). "Energetic relationships and biogeographical differences among fecundity, growth and reproduction in the reef coral *Pocillopora damicornis*". *Bulletin of Marine Science*, 41(2): 594-604.
- Richmond, R.H. & C. L. Hunter. (1990). "Reproduction and recruitment of corals: comparisons among the Caribbean, the Tropical Pacific, and the Red Sea". *Marine Ecology Progress Series*, 60: 185-203.
- Richmond, R.H. (1997). "Reproduction and recruitment in corals: critical links in the persistence of reefs". En: Birkeland, C. (Ed). *Life and death in coral reefs*. Chapman & Hall, Nueva York.
- Sammarco, P.W. (1991). "Geographically specific recruitment and postsettlement mortality as influence on coral communities: the cross continental shelf transplant experiment". *Limnol. Oceanogr.*, 36 (3):496-514.
- Sammarco, P.W. (1994). "Larval dispersal and recruitment processes in Great Barrier Reef corals: Analysis and synthesis. En Sammarco, P. W. & M. L. Heron, eds. *The biophysics of marine larval dispersal*. American Geophysical Union, Washington, D.C.
- Vargas-Ángel, B., F.A. Zapata, H. Hernández & J. M. Jiménez. (2001). "Coral and coral reef responses to the 1997-98 El Niño event on the Pacific coast of Colombia". *Bull. Mar. Sci.* 69: 111-132
- Ward, S. (1995). "The effect of damage on the growth, reproduction and storage of lipids in the scleractinian coral *Pocillopora damicornis* (Linnaeus)". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 187, 193 – 206.
- Wellington, G. M. (1981). *The role of competition, niche diversification and predation on the structure and organization of a fringing coral reef in the Gulf of Panama*. Tesis de doctorado, Universidad de California.
- Wellington, G. M. (1982). "Depth Zonation of Corals in the Gulf of Panama: Control and Facilitation by Resident Reef Fishes". *Ecological Monographs*, 52: 224-241.
- Wilkinson, C. (2008). "Status of coral reefs of the world: 2008". *Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre*, Townsville, Australia.
- Wittemberg, M. & W. Hunte. (1991). "Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals: abundance, mortality and community structure". *Mar. Biol.*, 112: 131-138.
- Zacai, D., O. Levy & N.E. Chadwick-Furman. (2000). "Experimental fragmentation reduces sexual reproductive output by the reef-building coral *Pocillopora damicornis*". *Coral reefs*, 19: 185-188.
- Zapata, F.A. (2001). "Formaciones coralinas de Isla Gorgona". En: Barrios, L. M. & López-Victoria (eds.): *Gorgona marina: Contribución al conocimiento de una isla única*. INVEMAR-Serie Publicaciones Especiales No. 7, Santa Marta.
- Zapata, F.A., A. Rodríguez-Ramírez & R. Navas-Camacho. (2008). "Decade-Long (1998-2007) trends in live coral cover in a Tropical Eastern Pacific coral reef at Gorgona Island, Colombia". En: *Abstracts of the 11th International Coral Reef Symposium, International Society for Reef Studies, Fort Lauderdale, USA*.
- Zapata F.A., A. Rodríguez-Ramírez, C. Caro-Zambrano & J. Garzón-Ferreira. (2010). "Mid-term coral-algal dynamics and conservation status of a Gorgona Island (Tropical Eastern Pacific) coral reef". *Rev. Biol. Trop.*, 58:81-94.