



Desarrollo temprano del coral amenazado *Acropora cervicornis* en el Caribe colombiano

Dayana Rada Osorio

Universidad Magdalena

Facultad de Ciencias Básicas

Programa de Biología

Santa Marta, Colombia

2020



Desarrollo temprano del coral amenazado *Acropora cervicornis* en el Caribe colombiano

Dayana Rada Osorio

Trabajo presentado como requisito parcial para optar al título de:
Biólogo

Director: Luis Alonso Gómez Lemos, Ph.D

Codirectora: Rocío García Urueña, Ph.D

Línea de Investigación:

Biología Marina

Grupo de Investigación:

Ecología y Diversidad de Algas Marinas y Arrecifes Coralinos - EDAMAC

Universidad del Magdalena

Facultad de Ciencias Básicas

Programa de Biología

Santa Marta, Colombia

2020

Nota de aceptación:

Aprobado por el Consejo de Programa en cumplimiento de los requisitos exigidos por el Acuerdo Superior N° 11 de 2017 y Acuerdo Académico N° 41 de 2017 para optar al título de Biólogo

Jurado

Jurado

Santa Marta, ____ de ____ de _____

A Dios, a mis padres y a Jesús Montenegro (q.e.p.d)

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Universidad del Magdalena por permitirme formarme como profesional y darme las herramientas para poder llevar a cabo este proceso. A Fonciencias por el apoyo financiero para la ejecución del proyecto. Al grupo de investigación Ecología y Diversidad de Algas Marinas y Arrecifes Coralinos (EDAMAC) por brindarme las condiciones necesarias para la realización de este trabajo. A mi director Luis Alonso Gómez Lemos por enseñarme con paciencia y mucha dedicación. A mi codirectora Rocío García Urueña por transmitirme todos sus conocimientos. A los biólogos marinos Israel Caicedo Torrado por su gran apoyo en el análisis de resultados y Silvia Sierra Escribas por la elaboración del mapa del área de estudio. En general agradezco a todos los integrantes del grupo de investigación EDAMAC.

Contenido

	Pág
1. Introducción.....	13
2. Materiales y métodos	17
2.1 Recolección de gametos	17
2.2 Fertilización asistida y desarrollo embrionario.....	18
2.3 Levante larval	19
2.4 Determinación de parámetros físico-químicos	20
2.5 Asentamiento larval	21
2.6 Supervivencia post-asentamiento	21
2.7 Análisis de datos	22
3. Resultados	23
3.1 Embriogénesis y desarrollo larval	23
3.2 Asentamiento larval	29
3.3 Supervivencia post-asentamiento	33
4. Discusión	35
4.1 Embriogénesis y desarrollo larval	35
4.2 Asentamiento larval	37
4.3 Supervivencia post-asentamiento	38
5. Conclusiones.....	40
6. Referencias Bibliográficas.....	41

Lista de figuras

Pág.

Figura 1. Área de estudio en el Parque Nacional Natural Corales del Rosario y San Bernardo (PNNCRSB) (mapa elaborado por Sierra-Escrigas, 2020).	17
Figura 2. Trampas de gametos de nailon usadas durante el desove para la recolección del material reproductivo de <i>Acropora cervicornis</i> (a). Gametos almacenados en los tubos Falcon (b). Proceso de fertilización asistida y lavado para evitar poliespermia (c).	18
Figura 3. Embriones de <i>Acropora cervicornis</i> durante los primeros clivajes (a). Larvas de <i>Acropora cervicornis</i> (b).	19
Figura 4. Ensaladeras plásticas para el levante larval de <i>Acropora cervicornis</i> (a). Recambio de agua con jarras separadoras de grasa (b). Recambio de agua con mangueras (c).	20
Figura 5. Determinación de parámetros físico-químicos del agua de mar (a). Prueba para determinar la concentración de amonio (b).	20
Figura 6. Placas de asentamiento en proceso de acondicionamiento en el arrecife (a). Larva de <i>Acropora cervicornis</i> asentada en un área dominada por algas filamentosas (b).	21
Figura 7. Porcentaje de embriones de <i>Acropora cervicornis</i> en los diferentes estadios de desarrollo entre 2 y 13 h después de la fertilización asistida.	26
Figura 8. Porcentaje de embriones de <i>Acropora cervicornis</i> en los diferentes estadios de desarrollo entre 17 y 40 h después de la fertilización asistida.	27
Figura 9. Porcentaje de embriones de <i>Acropora cervicornis</i> en los diferentes estadios de desarrollo entre tres y ocho días después de la fertilización asistida.	28
Figura 10. Desarrollo temprano de <i>Acropora cervicornis</i> desde la fertilización hasta la adquisición de zooxantelas. Ovocito no fertilizado (a), embrión de dos células (b), inicio de la segunda división del embrión (c), embrión de cuatro células (d), embrión de ocho células (e), estadio de mórula (f), prawn chip temprano y tardío (g-h), blástula (i), gastrulación media, el inicio de invaginación del blastoporo (+) (j), gástrula (k), plánula temprana (l), plánula en forma de pera (m), plánula elongada con ectodermo translucido visible (n), plánula irregular con movimiento (o), larva recién asentada sobre un alga coralina incrustante (p), pólipo con principios de calcificación (q), pólipo con zooxantelas (r).	29
Figura 11. Porcentaje de asentamiento larval de <i>Acropora cervicornis</i> en placas con superficie acanalada y lisa. Los valores son promedios y las barras de error la desviación estándar.	30
Figura 12. Patrones de asentamiento larval de <i>Acropora cervicornis</i> en placas con superficie acanalada (áreas con ACC, áreas desnudas y áreas con algas filamentosas) (a). Asentamiento a las 12, 24 y 48 h sin relacionar el tipo de sustrato (b). Las barras de error son la desviación estándar.	32
Figura 13. Patrones de asentamiento larval de <i>Acropora cervicornis</i> en placas con superficie lisa (áreas desnudas y áreas con algas filamentosas) (a). Asentamiento a las 12, 24 y 48 h sin relacionar el tipo de sustrato (b). Las barras de error son la desviación estándar.	33

Figura 14. Supervivencia post-asentamiento en placas con superficie lisa y acanalada.
Las líneas corresponden al valor promedio y las barras de error a la desviación estándar.

..... 34

Lista de tablas

Pág.

Tabla 1. Etapas del desarrollo embrionario y larval de <i>Acropora cervicornis</i> . Los datos corresponden al tiempo en el cual se encontró el mayor porcentaje de embriones en cada estadio. hdf significa horas después de la fertilización.	25
Tabla 2. Prueba t para determinar diferencias significativas de asentamiento entre los tratamientos experimentales. Gl significa grados de libertad y Des. desviación estándar.	30

LISTA DE SÍMBOLOS

Símbolo	Significado
°C	Grados centígrados
d	Días
h	Horas
L	Litros
m	Metros
ml	Mililitros
pH	Escala de acidez de 0 a 14. Indica la acidez o alcalinidad de una sustancia.
ppm	Partes por millón

Resumen

La mortalidad masiva de *Acropora cervicornis* ha sido documentada en el Caribe colombiano y sus poblaciones no han logrado recuperarse después de varias décadas. Este trabajo tuvo como objetivo documentar la historia de vida de *A. cervicornis* desde la embriogénesis, hasta el reclutamiento temprano. Los gametos fueron recolectados en las Islas del Rosario y en el laboratorio se realizó la fertilización asistida. Se monitoreo el desarrollo embrionario y larval durante ocho días y se realizó un experimento de asentamiento que incluyó dos tratamientos (placas de cerámica con superficies lisas y acanaladas). El asentamiento se cuantificó en tres categorías de sustrato: áreas dominadas por algas coralinas costrosas (ACC), por algas filamentosas y sustrato desnudo. La sobrevivencia post-asentamiento se estimó con base en las larvas asentadas en dichos sustratos. El desarrollo embrionario tuvo una duración de 63:10 horas y las larvas fueron competentes para asentarse a los 8 días. No se presentaron diferencias significativas de asentamiento entre las placas acanaladas ($32\% \pm 16,59$) y lisas ($21\% \pm 11,45$). Las placas lisas tuvieron un asentamiento de $16\% \pm 11,30$ en sustrato desnudo y $5\% \pm 7,30$ en áreas con algas filamentosas. En las placas acanaladas el asentamiento fue de $12\% \pm 6,91$ sobre áreas con algas filamentosas, $10\% \pm 10$ en la placa desnuda y $9\% \pm 11,87$ en áreas dominadas por ACC. En las placas lisas sobrevivió un $47\% \pm 35,02$ de los reclutas y en las acanaladas un $29\% \pm 11,71$. El método de reproducción asistida en laboratorio permitió obtener un número importante de larvas competentes para el asentamiento. Se comprobó que las larvas de *A. cervicornis* tienen un asentamiento exitoso en sustratos acondicionados biológicamente, pero presentan alta mortalidad después del asentamiento, por lo cual se requieren más estudios para mejorar la sobrevivencia.

Palabras clave: embriogénesis, asentamiento larval, sobrevivencia post-asentamiento.

ABSTRACT

Mass mortality of *Acropora cervicornis* has been documented in the Caribbean Sea and the Colombian Caribbean, and its populations have failed to recover after several decades. This work aimed to document the life history of *A. cervicornis*, from embryogenesis to early recruitment. Gametes were collected in Islas del Rosario and assisted fertilization was performed in the laboratory. Embryonic and larval development were monitored for eight days and a settlement experiment was carried out including two treatments (ceramic plates with smooth and rugose surfaces). Settlement was quantified in three substrate categories: areas dominated by crustose coralline algae (CCA), by filamentous algae or by bare substrate. Post-settlement survival was estimated based on the larvae settled on the mentioned substrates. Embryonic development lasted for 63:10 hours and larvae became competent for settlement after 8 days. There were no significant differences in settlement between rugose ($32\% \pm 16.59$) and smooth plates ($21\% \pm 11.45$). Smooth plates had $16\% \pm 11.30$ of settlement on bare substrate and $5\% \pm 7.30$ in areas with filamentous algae. In rugose plates settlement was $12\% \pm 6.91$ in areas with filamentous algae, $10\% \pm 10$ on the bare plate and $9\% \pm 11.87$ in areas dominated by CCA. In smooth plates survived $47\% \pm 35.02$ of recruits and $29\% \pm 11.71$ in the rugose plates. The method of assisted reproduction in the laboratory, allowed obtain an important number of competent larvae for settlement. We confirmed that *A. cervicornis* larvae successfully settle on biologically conditioned substrates, but there is high post-settlement mortality, therefore more studies are required to improve survival.

Keywords: embryogenesis, larval settlement, post-settlement survival.

1. Introducción

Los arrecifes de coral constituyen uno de los ecosistemas con mayor biodiversidad y complejidad en el mundo (Veron, 2000). En ellos habitan cerca del 25% de las especies marinas, desempeñando un papel fundamental en la conservación de la biodiversidad; además, tienen gran importancia a nivel económico y ecológico (McField & Kramer, 2007). Económicamente son importantes porque brindan bienes y servicios como la pesca, proveen materiales para la construcción, proporcionan productos químicos, farmacéuticos, son un gran atractivo turístico (Moberg & Folke, 1999; Brander et al., 2007) y ecológicamente son relevantes porque participan en los ciclos biogeoquímicos (Schrimm et al., 2004).

Los corales son los principales captadores de CO₂ de la atmosfera para fijarlo en sus esqueletos y crean sustrato arrecifal por medio de la calcificación, favoreciendo la permanencia de muchos organismos marinos (Guzmán & Guevara, 1998; De'ath et al., 2009). No obstante, son ecosistemas vulnerables porque necesitan condiciones específicas para permanecer en buen estado tales como: luz solar, sustratos estables, aguas transparentes y temperaturas entre 25 y 30 °C (Wilkinson, 2000). Estas condiciones están siendo alteradas por factores bióticos y abióticos ocasionando la pérdida de gran parte de los arrecifes de coral a nivel mundial (Coffroth et al., 1990).

La especie de coral *A. cervicornis* ha presentado una mortalidad masiva en todo el Mar Caribe (NMFS, 2006), y esta mortandad también ha sido documentada en Colombia. Por ejemplo, en el Parque Nacional Natural Tayrona se registraron mortalidades del 60 %, ocasionadas por la enfermedad de la banda blanca (Garzón-Ferreira & Cano, 1991). *A. cervicornis* actualmente se encuentra incluida en el Libro rojo de invertebrados marinos de Colombia, en la categoría de “peligro crítico” (Ardila et al., 2002). Las poblaciones de esta especie no han podido recuperarse después de cuatro décadas, debido a enfermedades como la banda blanca y el blanqueamiento, además de la proliferación de macroalgas que a su vez ha sido estimulada por fenómenos locales de eutroficación (Garzón-Ferreira & Cano, 1991; Díaz et al., 2000; Garzón-Ferreira et al., 2004; Hogarth, 2006). La

sobreexplotación de peces herbívoros es otra causa del deterioro de los arrecifes, ya que ellos contribuyen al equilibrio ecológico ayudando a controlar la cobertura de las macroalgas y manteniendo los arrecifes saludables (Hoegh-Guldberg et al., 2007).

Las especies del género *Acropora*, dependen de la fertilización externa y del desarrollo de las larvas después de los desoves anuales, lo que permite la permanencia de estas especies en el arrecife (Harrison & Wallace, 1990). El desarrollo temprano de estos corales es rápido y los primeros clivajes ocurren una o dos horas después de la fertilización, desarrollándose simétricamente las primeras tres a cuatro divisiones (Barnes & Chalker, 1990). Posteriormente, los embriones comienzan un desarrollo asincrónico hasta la etapa de gastrulación, iniciando una diferenciación progresiva y ciliación que les permite desplazarse (Negri et al., 2007). Las larvas de *Acropora* se vuelven competentes para el proceso de asentamiento después de cuatro a ocho días de ocurrida la fertilización (Szmant & Miller, 2006).

El asentamiento de los corales es fundamental porque permite el mantenimiento y la renovación de las comunidades marinas (Bak & Engel, 1979). El asentamiento es la etapa en la cual las larvas se adhieren al bentos y experimentan metamorfosis estableciéndose de forma permanente (Heyward & Negri, 1999). Los patrones de asentamiento de las larvas pueden influir directamente en la estructura y función del ecosistema. También puede contribuir a la permanencia de las especies mediante el reemplazamiento de individuos que mueren, aportando nuevos genotipos para mantener la variabilidad genética y así evitar las extinciones locales (Caley et al., 1996; Porter & Tougas, 2001). La presencia de los corales depende en gran medida de la reproducción sexual, ya que ésta no solo ayuda a mantener la diversidad genética en las poblaciones, sino que también permite la colonización de nuevos ambientes (Harrison & Wallace, 1990). Como los arrecifes coralinos se están degradando a nivel mundial por múltiples razones, es imperativo ampliar el conocimiento sobre la historia de vida temprana de los corales, para implementar programas de restauración basados en la reproducción sexual (Ritson-Williams et al., 2009).

En el proceso de asentamiento, las larvas de coral pueden detectar factores físicos y químicos para encontrar el sustrato adecuado para asentarse (Tran & Hadfield, 2013). Entre los factores físicos que influyen en el asentamiento están la presión hidrostática (Stake & Sammarco, 2003) y la incidencia de la luz solar (Gleason et al., 2006). Pero el asentamiento de las larvas es principalmente inducido por compuestos producidos por las algas coralinas costrosas (ACC) (Morse & Morse, 1996; Harrington et al., 2004; Gómez-Lemos et al., 2018).

Las ACC constituyen uno de los sustratos que más facilitan el asentamiento de las larvas de coral, por esto se han realizado múltiples estudios sobre el tema. Harrington et al. (2004), Ritson-Williams et al. (2014) y Ritson-Williams et al. (2016), determinaron las tasas de asentamiento, compararon la preferencia de sustrato y la supervivencia post-asentamiento de larvas de corales formadores de arrecifes. Para ello utilizaron diferentes especies de ACC y determinaron que algunas de éstas son esenciales para el asentamiento, indicando que los patrones de distribución de los corales están estrechamente relacionados con la distribución de estas algas.

Los sustratos naturales son esenciales para el establecimiento de las larvas de coral, en especial las ACC ya que estas al ser calcificadas le proporcionan estabilidad a los ecosistemas arrecifales (Harrington et al., 2004). También se ha experimentado con sustratos artificiales, por ejemplo, Patterson et al., (2016) realizaron un experimento de asentamiento con *A. cervicornis*, utilizando placas de cerámica con una superficie lisa y otra rugosa. Estas placas fueron acondicionadas y se determinó que la orientación y la textura eran esenciales para el asentamiento y la sobrevivencia de los reclutas. Calle-Triviño et al. (2018) en República Dominicana, lograron realizar la fertilización asistida de *A. cervicornis* con el fin de complementar los procesos de restauración por fragmentación. Hicieron comparaciones del desarrollo embrionario y larval, el asentamiento, la sobrevivencia y la adquisición de zooxantelas entre diferentes años, concluyendo que el método de reproducción asistida puede ser usado para la recuperación de la especie. En Colombia se realizó por primera vez el proceso de reproducción asistida de *A. cervicornis*

en PNNCRSB. En este estudio lograron documentar 10 estadios del desarrollo temprano, lo que permitió generar información que contribuye al conocimiento de la embriogénesis en *A. cervicornis* (Zárate et al., 2018).

Un aspecto indispensable para la resiliencia de los arrecifes es la sobrevivencia post-asentamiento, esta es la fase más crítica del ciclo de vida de los corales, debido al pequeño tamaño y a la alta mortalidad de los individuos (Werner & Gilliam, 1984). A pesar de que las ACC son importantes para el asentamiento, algunas especies pueden afectar a los reclutas de coral. Ciertas ACC tienen la capacidad de eliminar epibiontes mediante el desprendimiento del tejido superficial (Keats et al., 1997), o presentan mecanismos alelopáticos (Gómez-Lemos & Díaz-Pulido, 2017).

Este proyecto examinó tres procesos independientes pero secuenciales en el ciclo de vida de los corales: la embriogénesis, el asentamiento larval y la sobrevivencia post-asentamiento temprana. Se describe el desarrollo embrionario, larval y las preferencias de asentamiento de *A. cervicornis* en diferentes sustratos. También se evalúa la sobrevivencia post-sentamiento. Todo lo anterior con el fin de generar información útil para ser usada en planes de restauración coralina, ya que la mayoría de las actividades de restauración de *A. cervicornis* en la región se basan en su reproducción asexual, pero la reproducción sexual es necesaria para promover la diversidad genética y aumentar las posibilidades de sobrevivencia de la especie frente a cambios ambientales (Cooper et al., 2014).

2. Materiales y métodos

2.1 Recolección de gametos

Este estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Natural Corales del Rosario y San Bernardo (PNNCRSB) durante la época de desove coralino [agosto-septiembre, según Chamberland et al., (2016)]. Para ello, se seleccionaron ejemplares de *A. cervicornis* en el sitio de buceo denominado Luis Guerra (Latitud: 10°10'16.67"N Longitud: 75°45'44.43"O) y en las guarderías de coral del Oceanario (Latitud: 10°10'36"N Longitud: 75°46'19"O) (Figura 1). Las colonias fueron monitoreadas durante la noche hasta que ocurrió el desove. El monitoreo se realizó en parejas y utilizando equipo de buceo Scuba.

Para la recolección de los gametos se utilizaron 10 trampas elaboradas con bolsas de polietileno y 5 trampas de nailon (Figura 2a), las cuales tenían una forma cónica y en la parte superior fueron ubicados tubos Falcon plásticos (de 50 ml) removibles, donde se almacenaban los gametos (Figura 2b). El desove de *A. cervicornis* en Luis Guerra ocurrió el 21 de agosto del 2019 a las 8:58 pm y en el Oceanario 8:50 pm. Los paquetes de gametos fueron llevados al laboratorio para realizar una fertilización asistida.

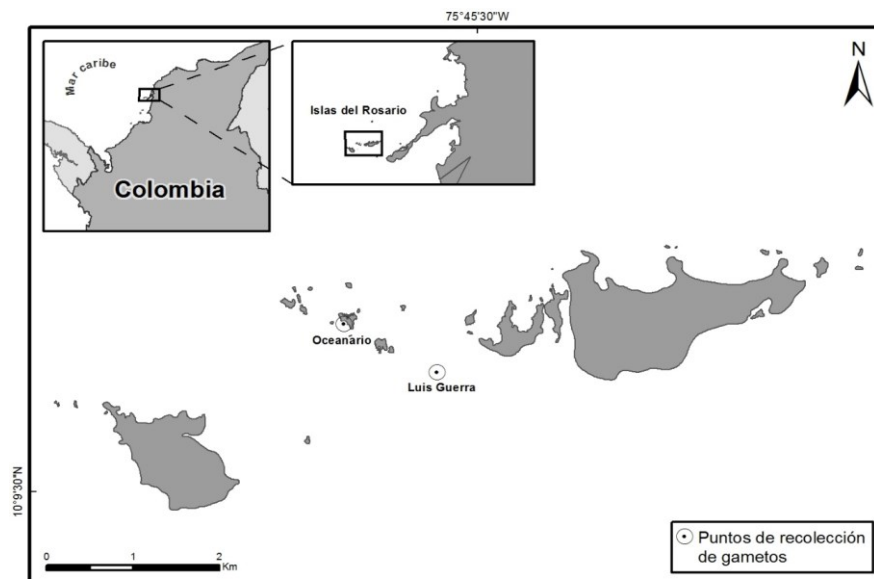


Figura 1. Área de estudio en el Parque Nacional Natural Corales del Rosario y San Bernardo (PNNCRSB) (mapa elaborado por Sierra-Escrigas, 2020).

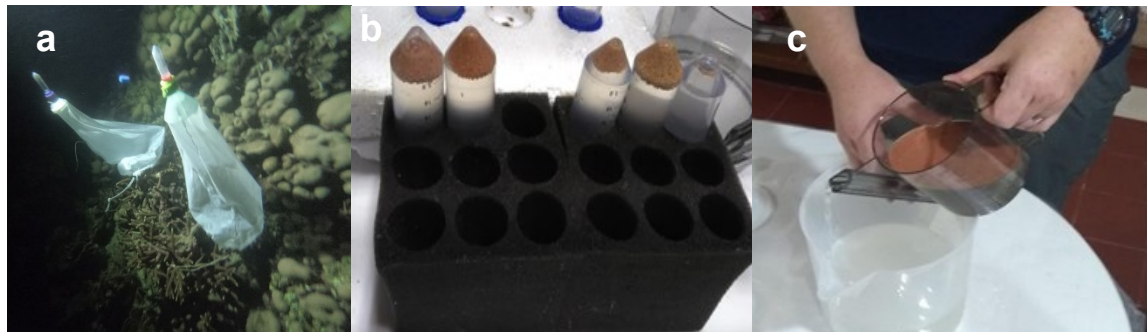


Figura 2. Trampas de gametos de nailon usadas durante el desove para la recolección del material reproductivo de *Acropora cervicornis* (a). Gametos almacenados en los tubos Falcon (b). Proceso de fertilización asistida y lavado para evitar poliespermia (c).

2.2 Fertilización asistida y desarrollo embrionario

La fertilización asistida se realizó con gametos provenientes de diferentes colonias y comenzó a las 10:45 pm, hora y media después de la recolección de los gametos. Los ovocitos y espermatozoides fueron extraídos de su envoltura y mezclados en jarras separadoras de grasa de 1 L (Norpro® WA, USA) con agua de mar previamente esterilizada (en un autoclave por 1 h). La fertilización fue confirmada 2 h después por medio del estereoscopio (Figura 3). Posteriormente, los gametos se lavaron tres veces con agua de mar esterilizada para eliminar el exceso de espermatozoides y evitar los efectos negativos de la poliespermia (Gómez-Lemos, 2017). Debido a que los ovocitos quedan en la superficie (por presentar flotabilidad positiva), se eliminó el agua con exceso de espermatozoides por el canal del separador de grasa (Figura 2c) y se realizó el recambio de agua de mar por el mismo canal hasta lograr un color translucido, indicando que ya no había exceso de espermatozoides (Chamberland et al., 2017).

Con los embriones obtenidos se procedió a caracterizar el desarrollo embrionario y larval. Los primeros dos días se escogieron al azar 30 individuos cada 2 horas (cuando los

cambios son más rápidos), y posteriormente cada 4 horas durante siete días. Los individuos se observaron bajo el estetoscopio para determinar el estadio específico en que se encontraban (Figura 3) y se cuantificó el número de individuos en cada estadio. Los datos se expresaron en porcentaje siguiendo lo sugerido por Chamberland et al. (2016).

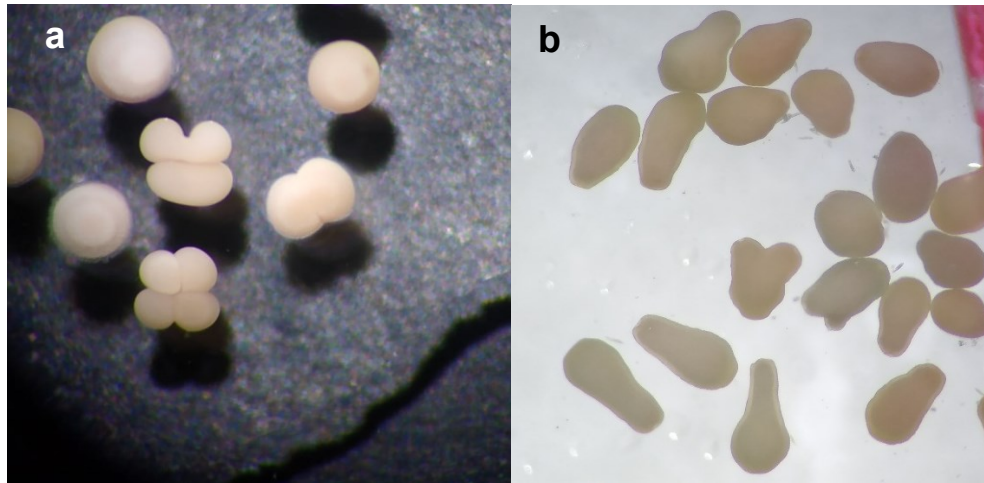


Figura 3. Embriones de *Acropora cervicornis* durante los primeros clivajes (a). Larvas de *Acropora cervicornis* (b).

2.3 Levante larval

Los embriones fueron distribuidos usando pipetas Pasteur plásticas de 2 mL en 39 ensaladeras plásticas de 1000 mL con agua de mar esterilizada (Figura 4). La esterilización se hizo para mantener niveles bacterianos bajos y evitar la mortalidad de las larvas. Adicionalmente, para evitar la muerte larval causada por infecciones, los ovocitos no fecundados y los embriones muertos fueron retirados frecuentemente de las ensaladeras con pipetas y papel vinipel. Durante los ocho días posteriores a la fertilización se realizaron recambios de agua cada 4 h con el fin de mantener una buena calidad. Los primeros 4 días se realizaron con las jarras separadoras de grasa ya que los embriones flotaban en la superficie. Posteriormente y debido a que las larvas adquirieron cilios y se desplazaban por todo el recipiente. Para los recambios de agua se utilizaron mangueras de silicona de 0,8 mm de diámetro, en las que se colocó un filtro de nailon de 55 micras en uno de sus extremos para evitar la pérdida de larvas (Figura 4 C). Las larvas fueron mantenidas en las

ensaladeras hasta que adquirieron competencia para ser usadas en los experimentos de asentamiento.

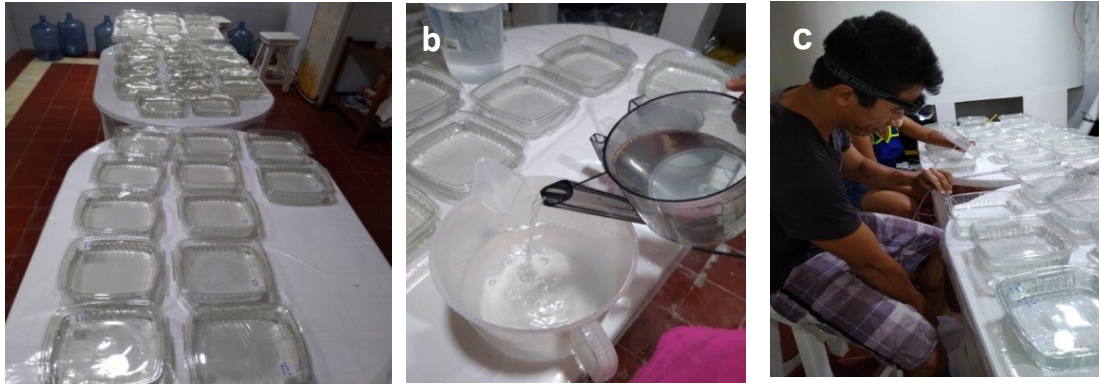


Figura 4. Ensaladeras plásticas para el levante larval de *Acropora cervicornis* (a). Recambio de agua con jarras separadoras de grasa (b). Recambio de agua con mangueras (c).

2.4 Determinación de parámetros físico-químicos

En el transcurso del levante larval y los experimentos se registró la temperatura del agua de mar, la salinidad y se midieron los parámetros de amonio, pH, nitritos, nitratos utilizando el Saltwater Master Test kit (API®, marine) (Figura 5).

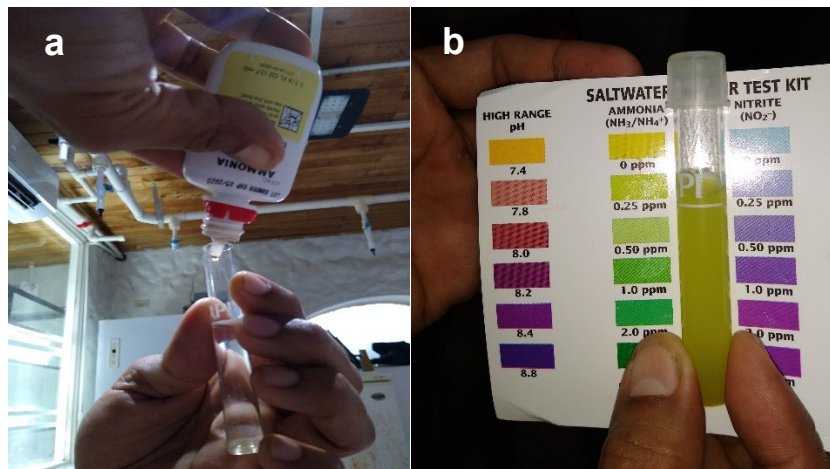


Figura 5. Determinación de parámetros físico-químicos del agua de mar (a). Prueba para determinar la concentración de amonio (b).

2.5 Asentamiento larval

Los experimentos de asentamiento se realizaron ocho días después de la fertilización, cuando las larvas ya eran competentes para asentarse. Para determinar las preferencias de asentamiento larval se utilizaron placas cerámicas, las cuales fueron acondicionadas en el arrecife por un mes (Figura 6 a). Una vez retiradas del arrecife, se colocaron en ensaladeras plásticas con 500 mL de agua de mar esterilizada y se realizaron dos tratamientos: placas con superficies lisas y placas con superficies acanaladas, cada tratamiento tuvo 5 réplicas en donde se agregaron 30 larvas por replica. Los recambios de agua se realizaron cada 6 h para evitar la muerte de las larvas. Las observaciones se realizaron cada 12, 24 y 48 h y se estimó el número de larvas asentadas en cada placa, además se contaron las larvas no asentadas y muertas (Figura 6 b). Se distinguió entre las larvas asentadas en áreas dominadas por ACC, por algas filamentosas, sobre la placa desnuda, o sobre el recipiente experimental. Los datos fueron expresados en porcentajes.

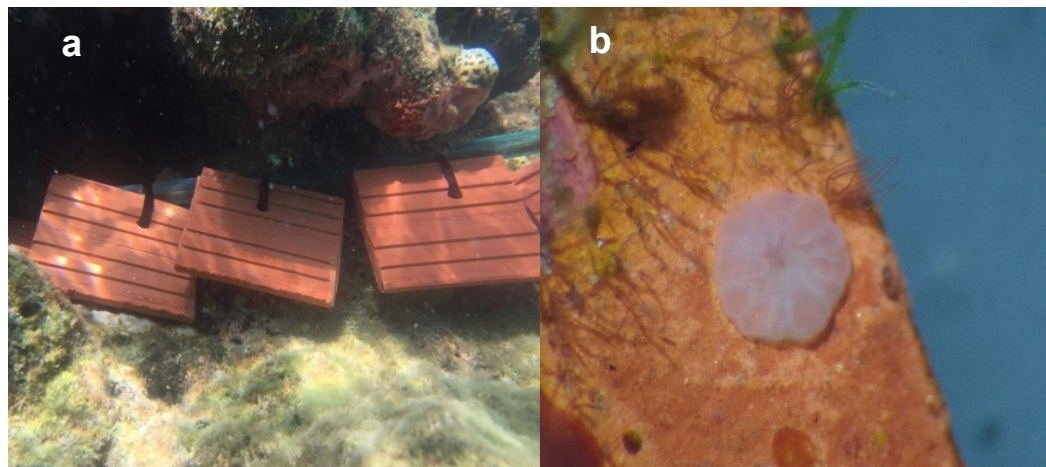


Figura 6. Placas de asentamiento en proceso de acondicionamiento en el arrecife (a). Larva de *Acropora cervicornis* asentada en un área dominada por algas filamentosas (b).

2.6 Supervivencia post-asentamiento

Una vez finalizado el experimento de asentamiento se elaboraron mapas de la ubicación de los reclutas en cada placa con el fin de evaluar y facilitar el seguimiento de la supervivencia post-asentamiento. Las placas con los reclutas de *A. cervicornis* fueron

colocadas en el arrecife en una canasta plástica a 2 m de profundidad. Cada dos días eran retiradas, colocadas en ensaladeras con agua de mar y llevadas laboratorio para realizar las observaciones en el estereoscopio. Después de contabilizar el número de reclutas que permanecían vivos, las placas fueron regresadas al arrecife y se realizó el seguimiento durante un mes.

2.7 Análisis de datos

Para determinar si había diferencias en el asentamiento sobre las placas lisas y acanaladas, se realizó una prueba t para muestras independientes previa comprobación de los supuestos de normalidad (prueba de Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianzas (prueba de Levene). El asentamiento larval en las placas acanaladas con los tres sustratos presentes (áreas dominadas por ACC, por algas filamentosas o sustrato desnudo) se analizó mediante Anova de una vía. Por otro lado, para las placas lisas solo se obtuvieron dos sustratos (áreas dominadas por algas filamentosas o sustrato desnudo) para lo cual se realizó la prueba W de Mann-Whitney (Wilcoxon). Las diferencias entre los tiempos de asentamiento (12, 24, 48 horas) para los dos tipos de placas (acanaladas y lisas) se analizó por medio de la prueba de Kruskal-Wallis y la prueba pareada de Dunn, al no cumplir el supuesto de normalidad ($P < 0,05$). La sobrevivencia post-asentamiento en cada tipo de placa (lisas y acanaladas) se analizó con la prueba t, previa comprobación de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Los análisis se realizaron con los programas Statgraphics Centurion XVIII y SPSS.

3. Resultados

3.1 Embriogénesis y desarrollo larval

Los embriones fueron mantenidos durante el desarrollo embrionario y larval con una temperatura de 26 ± 1.92 °C, salinidad de $40,25 \pm 3,59$, pH $8,1 \pm 0,11$, amonio $0,25 \pm 0$ ppm, nitratos $1,25 \pm 2,5$ ppm y nitritos 0 ppm. Los cambios en el desarrollo embrionario fueron rápidos, desde el momento en que ocurrió el proceso de fertilización de los ovocitos y apareció el embrión de dos células, hasta la gastrulación media. Las transformaciones de los embriones de 2, 4, 8, 16-32 células, mórula, estadio prawn chip temprano, prawn chip tardío, blástula y gastrulación media, ocurrieron dentro de las primeras 21:10 horas después de la fertilización (hdf) (Tabla 1). Posteriormente, las transformaciones que experimentaron los embriones se hicieron más lentas; al segundo día solo se observaron los estadios de gástrula y gástrula tardía y algunos embriones comenzaron a adquirir movimiento. Las plánulas se empezaron a observar el tercer día, estas nadaban verticalmente y tenían un comportamiento exploratorio, lo cual es un indicativo de que han desarrollado cilios para la locomoción. El día cuatro las larvas tenían forma de pera (por su traducción del inglés pear shape) y al quinto día algunas larvas estaban elongadas (Tabla 1).

Se observó que los embriones sufrieron transformaciones asincrónicas, ya que en una muestra de 30 individuos se pudieron encontrar diferentes etapas. Dos horas después de la fertilización asistida, la mitad de los embriones no estaban fertilizados y el 30% se encontraba experimentando el primer clivaje (Figura 7a). 5:40 hdf se observó que el 10% los ejemplares se encontraban en la división de dos y cuatro células, mientras que el 33% eran embriones de ocho células (Figura 7b). Posteriormente, 8:40 hdf se identificó un mayor número de estadios, donde el de mórula y prawn chip temprano tuvieron un porcentaje de 14 y 23 % respectivamente (Figura 7c). 12:40 hdf el porcentaje de ovocitos no fecundados fue de 37% y el estadio de prawn chip temprano presentó un porcentaje del 57% (Figura 7d).

Luego, 17:10 hdf el estadio de prawn chip temprano se redujo a más de la mitad (20%) y se empezaron a observar los estadios de blástula y gastrulación media (17% y 3% respectivamente) (Figura 8a). Posteriormente el porcentaje de embriones en estado de blástula aumento (40%) (Figura 8b), 32:40 hdf desaparecieron los ovocitos no fertilizados y se empezaron a encontrar algunos embriones muertos (u ovocitos no fertilizados en descomposición) así como un porcentaje mayor de embriones en estadio de gástrula (63-93%) (Figura 8c, d).

A las 58:10 hdf el 80% de los individuos estaban en estadio de plánula temprana y el 20% gástrula tardía (Figura 9a), mientras que a los tres días el 100% eran plánula temprana (Figura 9b). El cuarto y quinto día se encontraron estadios de plánula temprana, larvas con forma de pera, elongadas y aparecieron algunos embriones con diferentes irregularidades; se observó que el estadio de pera tuvo un mayor porcentaje en cada una de las muestras (Figura 9 c, d, e, f). Al séptimo día el 60% de las plánulas estaban en estadio de pera y se encontró un mayor porcentaje de larvas con forma irregular (23%), también se pudo evidenciar un 17% de embriones muertos (Figura 9 g). Finalmente, el octavo día de observaciones se encontraron larvas con forma de pera, elongadas, irregulares y muertas (67, 10, 17 y 7% respectivamente) (Figura 9 f). El octavo día las larvas adquirieron competencia para realizar los experimentos de asentamiento (Figura 10).

Tabla 1. Etapas del desarrollo embrionario y larval de *Acropora cervicornis*. Los datos corresponden al tiempo en el cual se encontró el mayor porcentaje de embriones en cada estadio. hdf significa horas después de la fertilización.

Estadios del desarrollo temprano	Fecha/ hora
	<u>21 de agosto del 2019</u>
Fertilización asistida	10:45pm- 12:45am
	<u>22 de agosto del 2019</u>
Embrión de 2 células	2:25 (hdf)
Embrión de 8 células	5:40 (hdf)
Embrión de 16-32 células	7:10 (hdf)
Estadio de mórula	8:40 (hdf)
Estadio prawn chip temprano	15:10 (hdf)
Estadio prawn chip tardío	17:10 (hdf)
Blástula	19:10 (hdf)
Gastrulación media	21:10 (hdf)
	<u>23 de agosto del 2019</u>
Gástrula	24:10 (hdf)
Gástrula tardía	48:10 (hdf)
	<u>24 de agosto del 2019</u>
Plánula temprana	3 días
	<u>25 de agosto del 2019</u>
Plánula con forma de pera	4 días
	<u>26 de agosto del 2019</u>
Plánula elongada	5 días

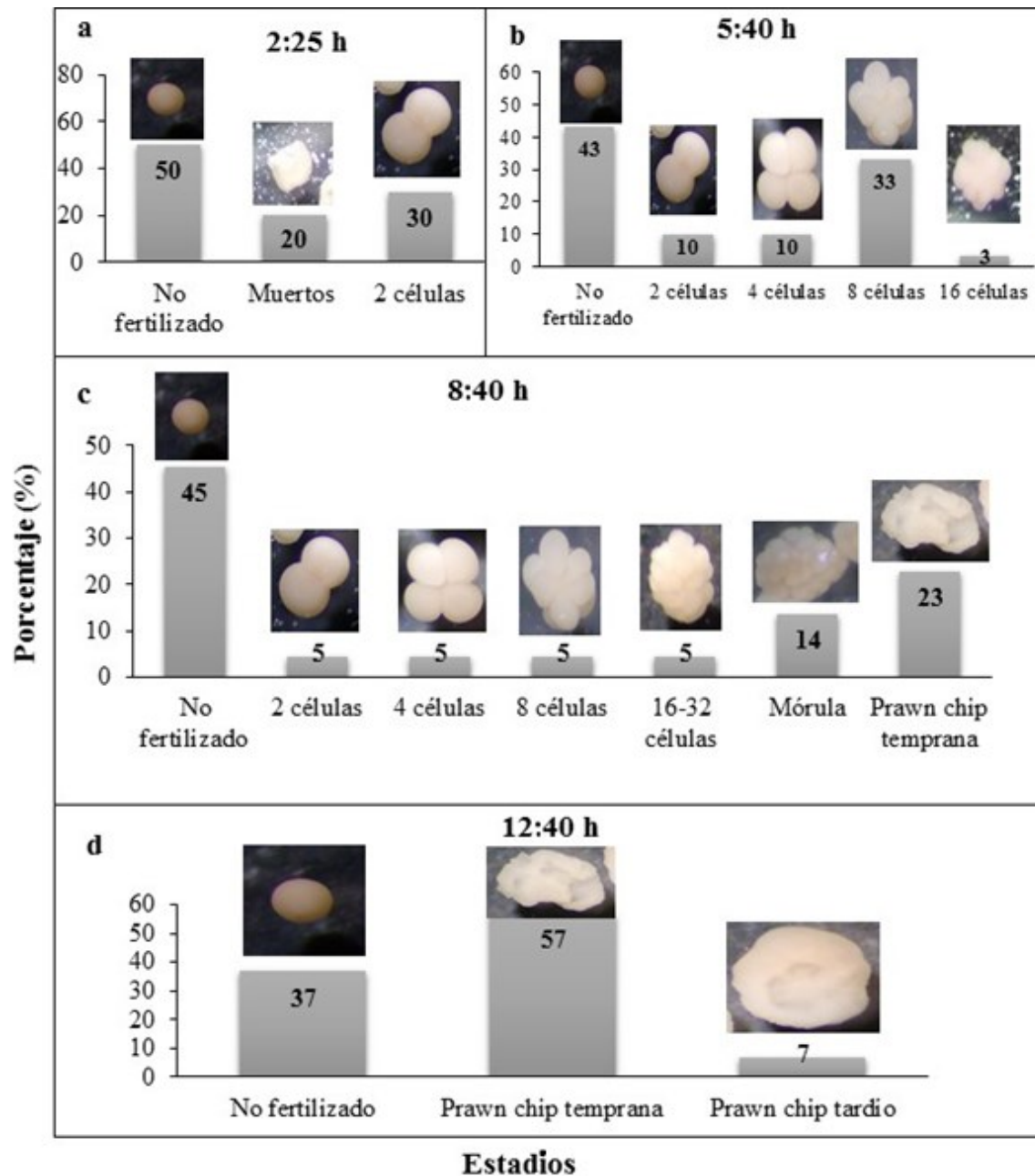


Figura 7. Porcentaje de embriones de *Acropora cervicornis* en los diferentes estadios de desarrollo entre 2 y 13 h después de la fertilización asistida.

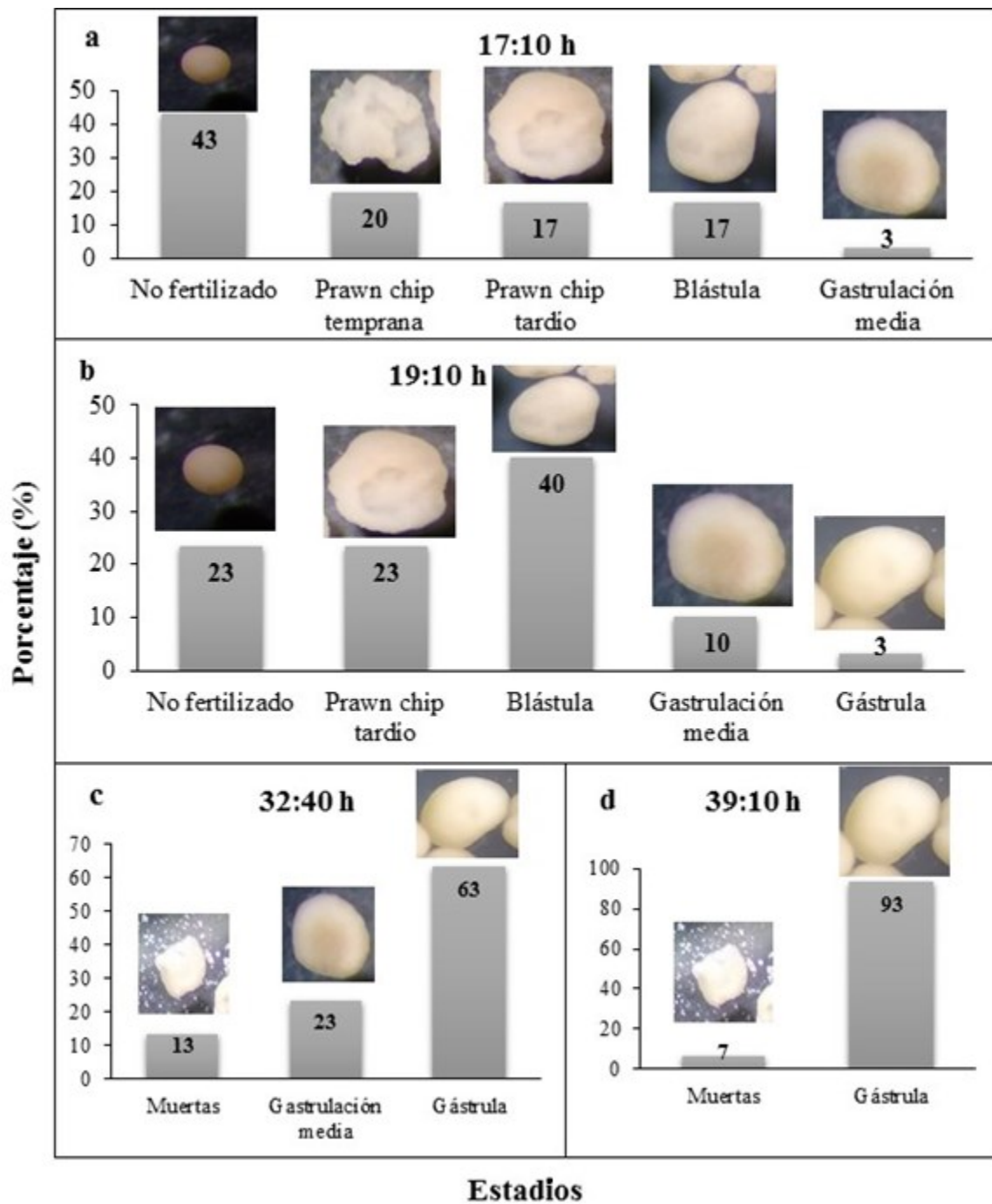


Figura 8. Porcentaje de embriones de *Acropora cervicornis* en los diferentes estadios de desarrollo entre 17 y 40 h después de la fertilización asistida.

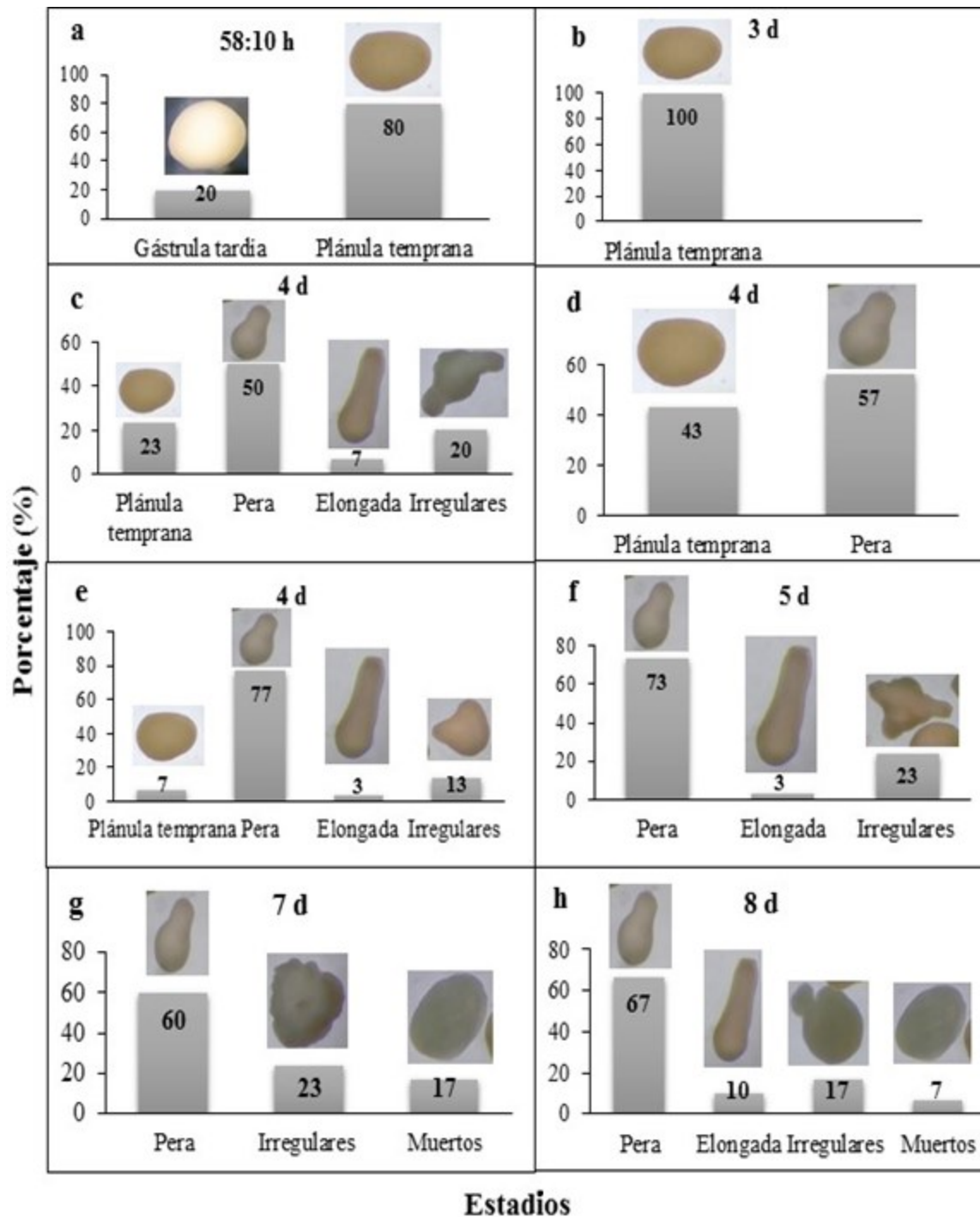


Figura 9. Porcentaje de embriones de *Acropora cervicornis* en los diferentes estadios de desarrollo entre tres y ocho días después de la fertilización asistida.

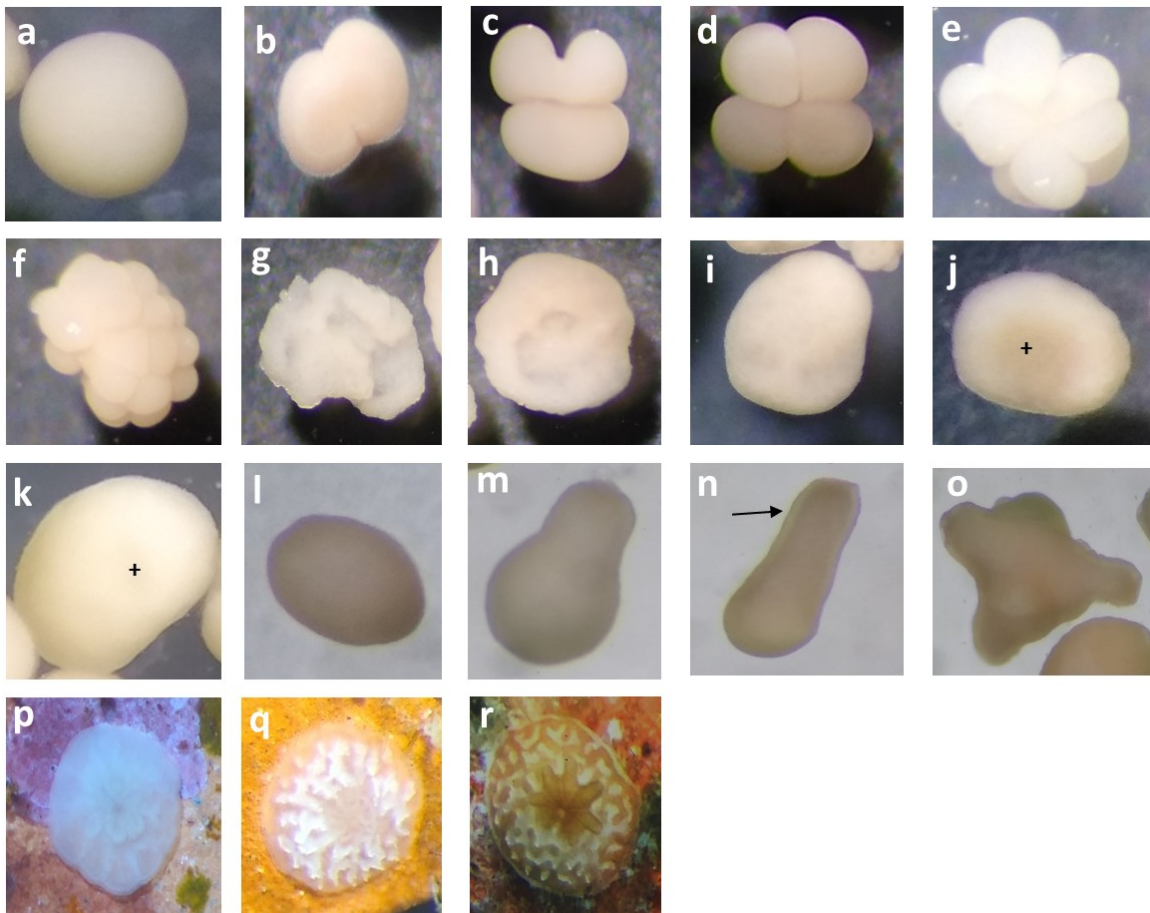


Figura 10. Desarrollo temprano de *Acropora cervicornis* desde la fertilización hasta la adquisición de zooxantelas. Ovocito no fertilizado (a), embrión de dos células (b), inicio de la segunda división del embrión (c), embrión de cuatro células (d), embrión de ocho células (e), estadio de mórula (f), prawn chip temprano y tardío (g-h), blástula (i), gastrulación media, el inicio de invaginación del blastoporo (+) (j), gástrula (k), plánula temprana (l), plánula en forma de pera (m), plánula elongada con ectodermo translucido visible (n), plánula irregular con movimiento (o), larva recién asentada sobre un alga coralina incrustante (p), pólipo con principios de calcificación (q), pólipo con zooxantelas (r).

3.2 Asentamiento larval

El asentamiento se registró 48 h después del inicio del experimento y se observó como todas las larvas optaron por asentarse en la parte superficial de las placas. En las placas

con superficie acanalada el porcentaje de asentamiento fue del $32\% \pm 16,59$ y en las placas lisas fue del $21\% \pm 11,45$ (Figura 11). No se encontraron diferencias significativas en los porcentajes de asentamiento larval de *A. cervicornis* entre los tratamientos ($P=0,274$, tabla 5).

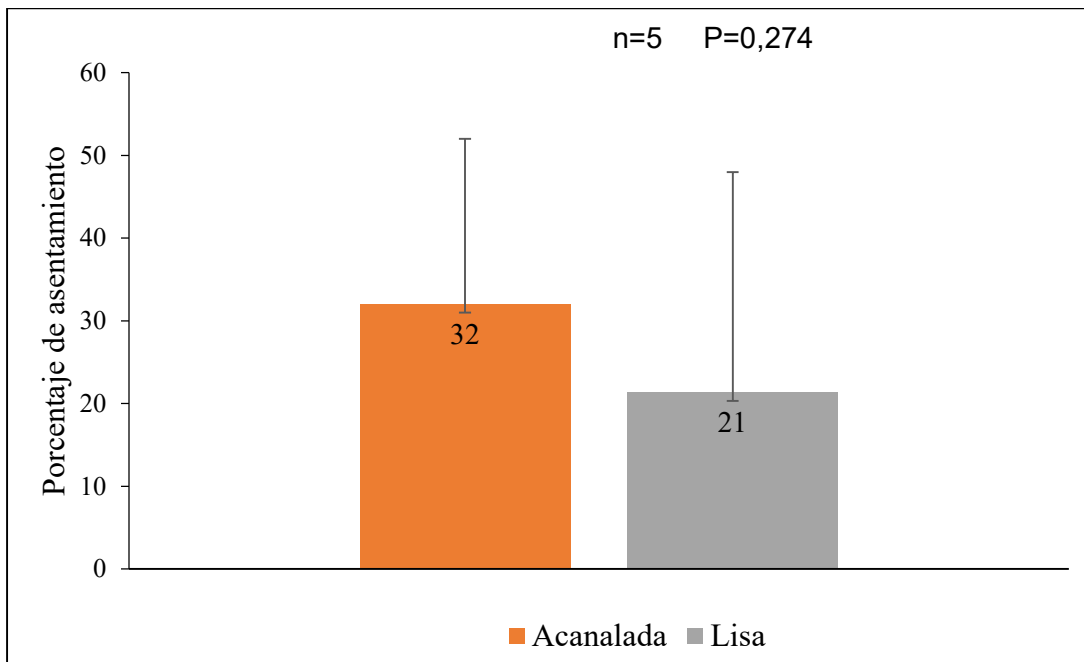


Figura 11. Porcentaje de asentamiento larval de *Acropora cervicornis* en placas con superficie acanalada y lisa. Los valores son promedios y las barras de error la desviación estándar.

Tabla 2. Prueba t para determinar diferencias significativas de asentamiento entre los tratamientos experimentales. Gl significa grados de libertad y Des. desviación estándar.

Tratamientos	n	Gl	Promedio	Des.	Coeficiente de variación	P
Placas lisas	5	4	21,4	11,58	54,15	0,274
Placas acanaladas	5	4	32	16,56	51,77	

Para las placas de superficie acanalada se analizó el asentamiento larval en áreas dominadas por ACC, algas filamentosas y sustrato desnudo cada 12, 24 y 48 h después de iniciado el experimento. El porcentaje final de asentamiento a las 48 h fue similar entre los sustratos: ACC ($9\% \pm 11,87$), sustrato desnudo ($10\% \pm 10$) y algas filamentosas ($12\% \pm 6,91$) (Figura. 12a). La Anova no mostró diferencias significativas ($P=0,905$) entre los sustratos evaluados. Para el tiempo de asentamiento (12, 24 y 48 h) sin tener en cuenta el tipo de sustrato, la prueba de Kruskal-Wallis arrojó diferencias entre los tiempos ($P = 0,001$) y estas fueron diferentes a las 12 y 48 h (Figura. 12b) de acuerdo a la prueba pareada de Dunn.

Para las placas de superficie lisa se encontraron áreas dominadas por algas filamentosas y sustrato desnudo (no se presentaron ACC). A las 48 h el porcentaje de asentamiento sobre las áreas desnudas fue del $16\% \pm 11,30$ y en áreas dominadas por algas filamentosas fue del $5\% \pm 7,30$ (fig. 13a). La prueba de W de Mann-Whitney no mostró diferencias significativas ($P=0,090$) entre los dos sustratos. Además, para los tiempos de asentamiento (12, 24 y 48 h) la prueba de Kruskal-Wallis no mostró diferencias significativas ($P=0,174$) (Figura. 13b).

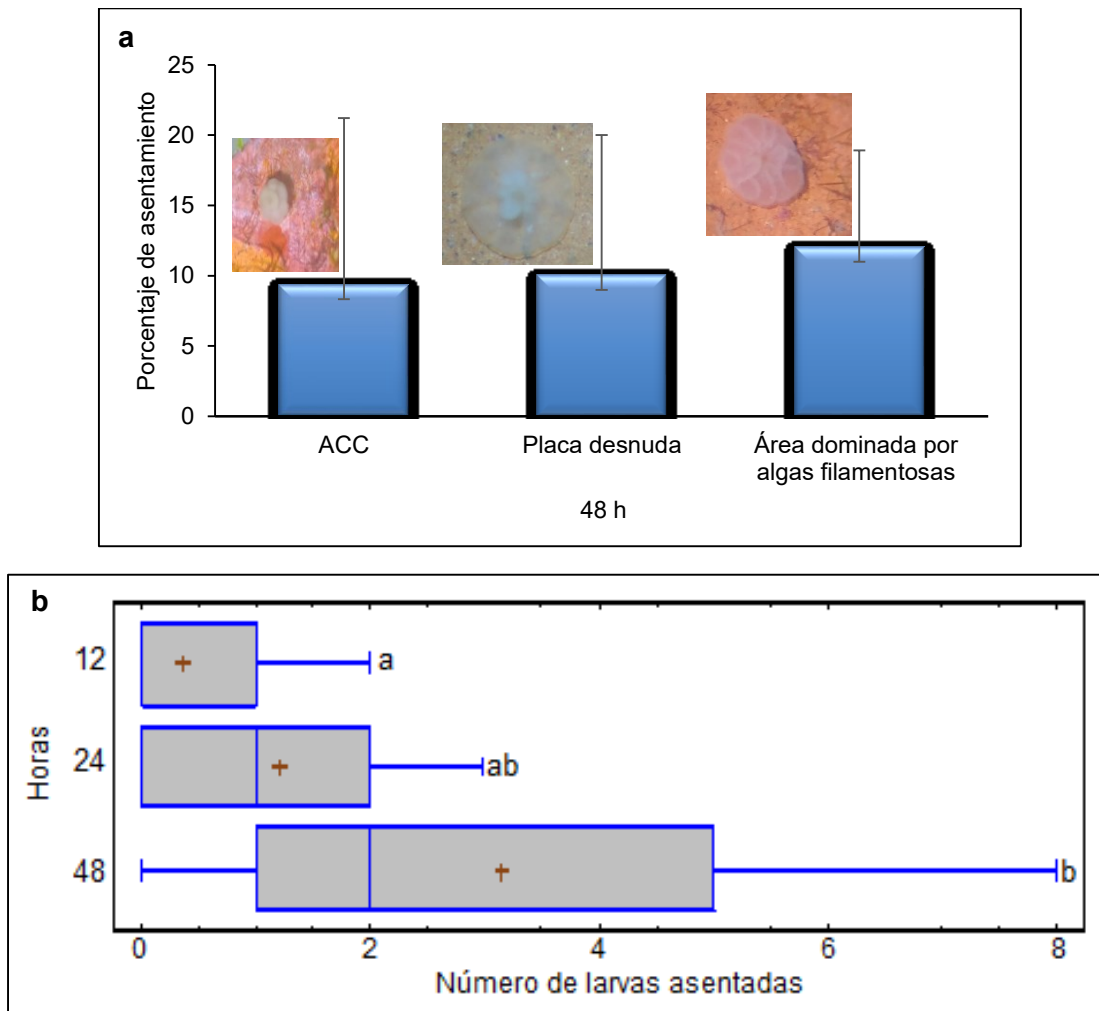


Figura 12. Patrones de asentamiento larval de *Acropora cervicornis* en placas con superficie acanalada (áreas con ACC, áreas desnudas y áreas con algas filamentosas) (a). Asentamiento a las 12, 24 y 48 h sin relacionar el tipo de sustrato (b). Las barras de error son la desviación estándar.

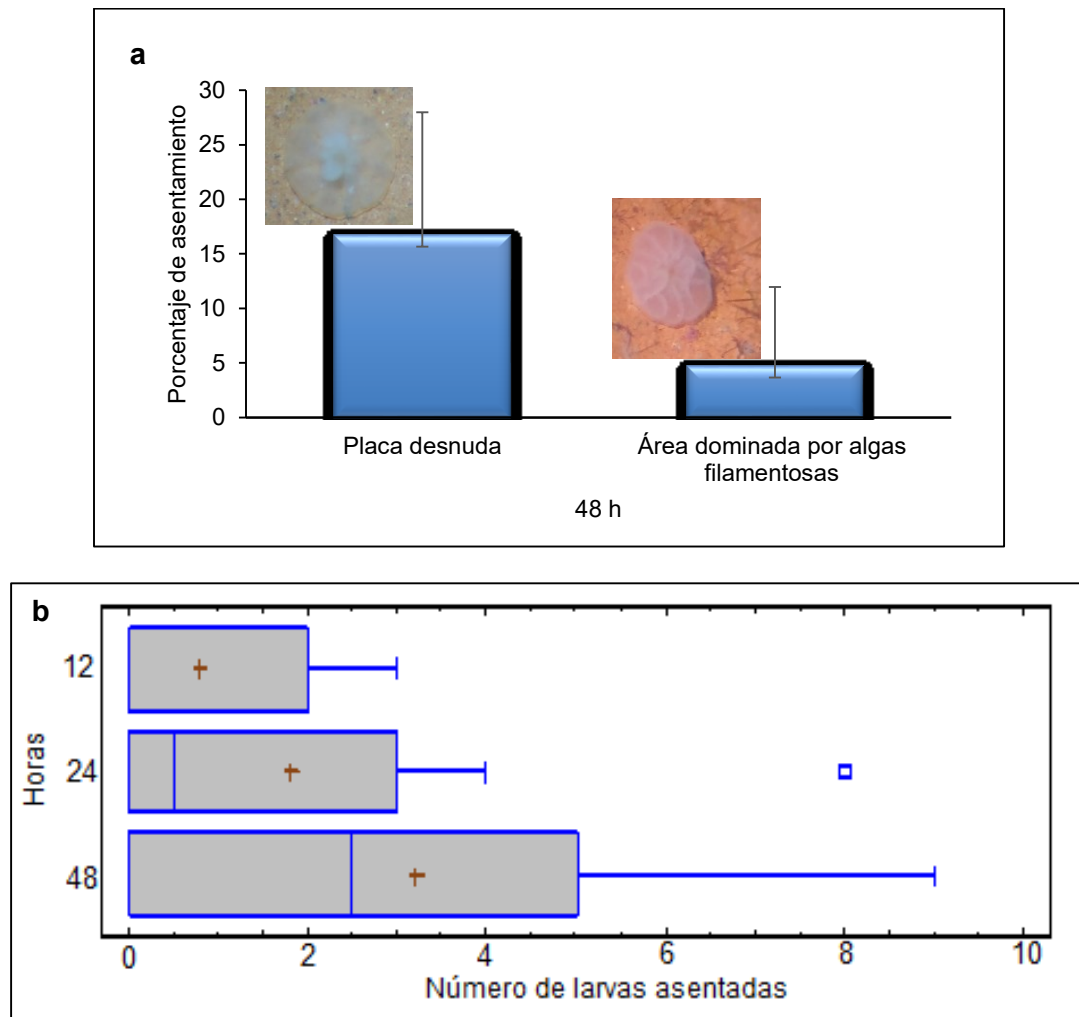


Figura 13. Patrones de asentamiento larval de *Acropora cervicornis* en placas con superficie lisa (áreas desnudas y áreas con algas filamentosas) (a). Asentamiento a las 12, 24 y 48 h sin relacionar el tipo de sustrato (b). Las barras de error son la desviación estándar.

3.3 Supervivencia post-asentamiento

La supervivencia comenzó a disminuir a partir del quinto día en los tratamientos de placas con superficie lisa y acanalada. A los ocho días en las placas lisas la supervivencia fue del

76% \pm 15,19 y en las acanaladas del 62% \pm 29,61; la segunda semana disminuyó a 57% \pm 31,22 y 31% \pm 20,17 respectivamente. Posteriormente, a los 17 días la sobrevivencia continuó disminuyendo, en las placas con superficie lisa sobrevivió el 47% \pm 35,02 y en las acanaladas el 29% \pm 11,71 (Figura 14). No se presentaron diferencias significativas en la sobrevivencia post-asentamiento entre los dos tratamientos (placas lisas y placas acanaladas) ($p=0,925$).

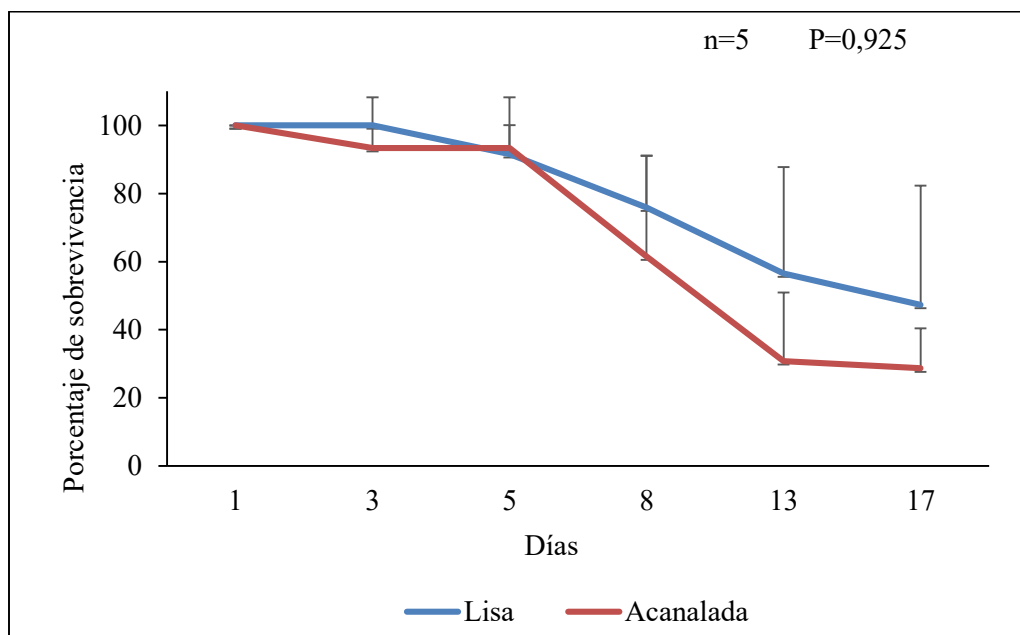


Figura 14. Sobrevivencia post-asentamiento en placas con superficie lisa y acanalada. Las líneas corresponden al valor promedio y las barras de error a la desviación estándar.

4. Discusión

4.1 Embriogénesis y desarrollo larval

La reproducción sexual y el desarrollo temprano de los corales es una fase fundamental para la recuperación de los arrecifes coralinos (Harrison, 2011). Este es el primer trabajo en Colombia que logra documentar todo el desarrollo temprano de *A. cervicornis*, desde la fertilización asistida hasta el reclutamiento temprano. En el proceso de embriogénesis se observaron 15 estadios de desarrollo, lo que difiere de lo encontrado por Zárate et al., (2018) quienes documentaron solo 10 estadios debido a la mortalidad de los embriones en estado de gástrula. La mortalidad fue atribuida a cambios en la temperatura del agua en los recipientes experimentales.

Para hacer el seguimiento del desarrollo temprano de *A. cervicornis*, se mantuvo una temperatura promedio de 26 ± 1.92 °C, que se considera una amplitud adecuada para obtener mayor número de embriones en buen estado y larvas competentes (Negri, et al., 2007). Randall & Szmant (2009) sometieron embriones de *A. palmata* a diferentes temperaturas y encontraron que valores superiores a 30 °C ocasionaban irregularidades; estas se observaron entre 3 y 52 hdf, mientras que en este estudio se presentaron a 70 hdf. Cuando Randall & Szmant (2009) mantuvieron temperaturas de 28 °C los embriones se desarrollaron normalmente y sus observaciones concuerdan con el tiempo de desarrollo registrado en el presente estudio, donde 15 hdf los embriones aún no habían alcanzado la etapa de blástula y el proceso de invaginación comenzó 27 hdf. Negri et al., (2007), encontraron que *A. millepora* es sensible a temperaturas elevadas, ya que aumentos en la temperatura (>2 °C) causan la mortalidad de los embriones, por lo cual se deben mantener temperaturas inferiores a 30 °C para aumentar la fertilidad y reducir las anomalías en los embriones.

Los resultados de los parámetros físico-químicos (pH $8,1 \pm 0,11$, amonio $0,25 \pm 0$ ppm, nitratos $1,25 \pm 2,5$ ppm y nitritos 0 ppm), fueron similares a los reportados por Petersen et al. (2005) y Humphrey et al. (2008), quienes indican que dichos valores favorecen la reproducción y el desarrollo temprano en los corales. La salinidad presentó un promedio de $40,25 \pm 3,59$ debido a que el agua al ser esterilizada en un autoclave se evaporaba aumentando la salinidad; dicho valor es alto y podría tener efectos negativos como el desarrollo de embriones irregulares que no son competentes para el asentamiento (Petersen et al., 2005; Chui & Ang, 2015; Chui et al., 2016). En este estudio se observaron larvas con irregularidades que posiblemente fueron causadas por la elevada salinidad, pero no se estableció si dichas irregularidades afectaron negativamente el asentamiento. Al respecto Conaco & Cabaitan (2020), realizaron un experimento para determinar la influencia de la salinidad en el asentamiento y supervivencia de larvas del octocoral *Heliopora coerulea* y encontraron que en salinidades entre 25 y 35 ppm se observó mayor asentamiento y supervivencia.

Los embriones de *A. cervicornis* experimentaron el primer clivaje 2 h después de la fertilización asistida, a partir de ese momento se empezaron a notar cambios rápidos en el desarrollo. El primer día los embriones completaron ocho estadios, entre estos se observó la etapa de prawn chip temprana 8:40 hdf, la etapa de gastrulación 21:10 y plánulas tempranas a partir de los tres días. Estos resultados concuerdan con los tiempos de desarrollo determinados por Calle-Triviño et al. (2018) en *A. cervicornis*. Al comparar el desarrollo embrionario con algunas especies del género *Acropora* como *A. tenuis*, se observó que el proceso de división puede ser ligeramente más rápido, ya que esta especie alcanza la etapa de mórula 6 hdf y prawn chip 7 hdf (Okubo & Motokawa, 2007), pero en este estudio se encontró el estadio de mórula 8:40 hdf y prawn chip 15:10 hdf. Además, en este estudio las larvas de *A. cervicornis* empezaron a moverse y desplazarse al fondo del recipiente experimental después de las 50 h.

4.2 Asentamiento larval

A pesar de que no se encontraron diferencias en el asentamiento larval de *A. cervicornis* entre los sustratos experimentales evaluados ($32\% \pm 16,59$ en placas acanaladas y $21\% \pm 11,45$ en placas lisas), las placas acanaladas presentaron un porcentaje mayor de asentamiento posiblemente por la presencia de ACC. Se ha documentado ampliamente que las ACC inducen el asentamiento de las larvas de coral (Harrington et al., 2004; Ritson-Williams et al., 2014). Por otro lado, el asentamiento en las placas lisas pudo haberse dado por el desarrollo de una biopelícula en la parte superficial de los sustratos. Webster et al., (2004), Petersen et al. (2005) y Golbuu & Richmond (2007) demostraron que las biopelículas bacterianas presentes en los sustratos bentónicos inducen el asentamiento larval, incluso en ausencia de ACC. Al respecto Patterson et al. (2016) quienes utilizaron los mismos sustratos de asentamiento para *A. cervicornis* (placas cerámicas acanaladas y lisas), tampoco encontraron diferencias en el porcentaje de asentamiento y determinaron que el asentamiento en las placas estaba dado por la formación de las biopelículas ya que éstas en la fase de acondicionamiento no lograron ser colonizadas por ACC.

La orientación del sustrato es otro aspecto importante para el asentamiento de las larvas de coral en sustratos artificiales (Patterson et al., 2016). En este estudio las larvas prefirieron asentarse en la superficie de la placa independientemente de la textura (acanalada o lisa) y de la composición del sustrato (áreas dominadas por ACC, por algas filamentosas o sustrato desnudo). Petersen et al. (2005), Szmant & Miller (2006) y Suzuki & Hayashibara (2011) obtuvieron resultados similares, donde las larvas expuestas a sustratos con diferente orientación prefirieron asentarse en la parte superficial con incidencia de luz. Se ha demostrado que la luz es un factor importante para que las larvas seleccionen el hábitat, y contribuye en la localización de sustratos óptimos para el asentamiento (Mundy & Babcock, 1998; Strader et al., 2015; Ricardo et al., 2017). Los corales del género *Acropora* habitan aguas poco profundas y necesitan luz para que los simbios (zooxantelas) alojados en sus tejidos realicen procesos fotosintéticos, brindándoles los nutrientes necesarios para el crecimiento y la supervivencia (Ricardo et al., 2017).

Por otro lado, la evaluación del asentamiento en el tiempo (a las 12, 24 y 48 h) en las placas lisas no mostró diferencias, mientras que en las placas acanaladas si se presentaron diferencias entre 12 y 24 h. En todos los tratamientos se evidenció que el porcentaje de larvas asentadas aumentaba a medida que transcurría el tiempo alcanzando su máximo valor a las 48 h, lo que es consistente con lo encontrado por Nozawa & Harrison (2007) donde observaron que el asentamiento de las larvas de *Acropora solitaryensis* y *Favites chinensis* sometidas a diferentes tratamientos de temperatura aumentaba gradualmente. Heyward & Negri (1999) también encontraron que el asentamiento de larvas de *Acropora millepora* expuestas a diferentes especies de ACC aumentaba con el transcurso de los días.

4.3 Sobrevivencia post-asentamiento

La sobrevivencia después del asentamiento es considerada la fase más crítica del ciclo de vida de los corales, por su reducido tamaño y por la alta mortalidad de los individuos recién asentados (Werner & Gilliam, 1984). Todas las etapas del ciclo de vida de los corales presentan un cuello de botella, pero es en la sobrevivencia post-asentamiento donde se da la mayor pérdida de individuos (Gosselin & Qian, 1997). En el presente estudio se observó una sobrevivencia del $47\% \pm 35,02$ en las placas lisas y $29\% \pm 11,71$ en las acanaladas durante los primeros 17 días, sin diferencias entre los tratamientos. Sin embargo, la mortalidad fue mayor en las placas acanaladas, posiblemente debido a que los canales acumulaban más sedimentos, lo que puede reducir la sobrevivencia de los pólipos (Birrell et al., 2005). Se ha demostrado que los sedimentos depositados sobre el arrecife inhiben el asentamiento de las larvas de coral y sofocan a los reclutas recientemente asentados (Babcock & Davies, 1991; Babcock & Mundy, 1996). Hodgson (1990) y Babcock & Smith (2002), demostraron que en las especies de coral *A. millepora* y *Pocillopora damicornis* las tasas de asentamiento se ven reducidas por aumentos relativamente pequeños de la sedimentación.

Adicionalmente, la sobrevivencia en las placas lisas pudo haber sido mayor que en las acanaladas, posiblemente porque la colonización de organismos fue más baja y acumularon menos sedimentos. Sin embargo, las placas al haber sido acondicionadas durante un mes en el arrecife fueron colonizadas por algunos organismos bentónicos, entre ellos algas filamentosas las cuales tienen rápido crecimiento y compiten por espacio con los corales (Szmant & Miller, 2006). Las algas filamentosas usualmente contribuyen a la acumulación de sedimentos, y como se mencionó anteriormente los sedimentos inhiben el asentamiento y reducen la sobrevivencia post-asentamiento (Birrell et al., 2005). Además, se ha sugerido que las algas filamentosas pueden producir compuestos alelopáticos que matan el tejido de corales del género *Porites* (Jompa & McCook, 2003) y causan la muerte de larvas de *Pocillopora acuta* (Fong et al., 2019). Ritson-Williams et al. (2010) encontraron que la sobrevivencia post-asentamiento en campo de *A. palmata* y *A. cervicornis* es bastante baja, por lo cual es necesario tener en cuenta la composición de los sustratos acondicionados ya que los céspedes algales y otros organismos bentónicos reducen la sobrevivencia.

5. Conclusiones

Las primeras etapas de la embriogénesis de *A. cervicornis* ocurren rápidamente, desde el primer clivaje hasta la gastrulación media (21 h); mientras que las etapas del desarrollo larval transcurren más lentamente entre el tercer y octavo día. Sin embargo, para un desarrollo embrionario y larval óptimo en condiciones controladas, es importante mantener valores adecuados de parámetros físico-químicos como la temperatura, el pH y la salinidad.

Las larvas de *A. cervicornis* requieren sustratos biológicamente acondicionados para su asentamiento y optan por establecerse en la parte superficial de los sustratos independientemente de la composición de estos, probablemente como una estrategia para la captación de luz. Además, poseen la capacidad de asentarse en diferentes tipos de sustrato (áreas dominadas por ACC, por algas filamentosas o sustrato desnudo), y pueden hacerlo en ausencia de ACC, posiblemente debido a la presencia de biopelículas microbianas en los sustratos experimentales que actúan como inductoras del asentamiento. También se evidenció que el asentamiento de las larvas de *A. cervicornis* en los diferentes tratamientos ocurre de forma gradual en el transcurso del tiempo.

Se evidenció una alta mortalidad en la etapa posterior al asentamiento que puede deberse a la presencia de algas filamentosas y sedimentos, por lo cual es necesario realizar más investigaciones para determinar los factores que influyen en la mortalidad de los pólipos primarios y poder aumentar los niveles de sobrevivencia post-asentamiento.

Conocer detalladamente las fases del desarrollo temprano de *Acropora cervicornis* es importante para la recuperación de esta especie por medio de actividades de restauración basadas en la reproducción sexual *ex situ*. El método de reproducción asistida en laboratorio permitió obtener un gran número de larvas competentes para los procesos de asentamiento.

6. Referencias Bibliográficas

- Ardila, N. E., Navas, G. R., & Reyes, J. (2002). Libro rojo de invertebrados marinos de Colombia. Bogotá, Colombia: INVEMAR y Ministerio del Medio Ambiente, 2002. 180 p. (serie de libros rojos de especies amenazadas de Colombia).
- Babcock, R. C., & Mundy, C. (1996) Coral recruitment: consequences of settlement choice for early growth and survivorship in two scleractinian corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (206), 179-201
- Babcock, R. C., & Smith, L. (2002). Effects of sedimentation on coral settlement and survivorship. In *Proceedings of the Ninth International Coral Reef Symposium, Bali, 23-27 October 2000*, (Vol. 1, pp. 245-248).
- Babcock, R. C., & Davies, P. (1991) Effects of sedimentation on settlement of *Acropora millepora*. *Coral Reefs* 9:205-208
- Bak, R. P., & Engel, M.S. (1979). Distribution, abundance and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractinia) and the importance of life history strategies in the parent coral community. *Marine Biology*, (54), 341-352.
- Barnes, D. J., & Chalker, B. E. (1990). *Ecosystems of the World: Coral Reefs*, ed Dubinsky Z. vol. 25, Elsevier, Amsterdam, p. 109-131.
- Birrell, C. L., McCook, L. J., & Willis, B. L. (2005). Effects of algal turfs and sediment on coral settlement. *Marine Pollution Bulletin*, 51(1-4), 408-414.
- Brander, L. M., Van Beukering, P., & Cesar, H. S. (2007). The recreational value of coral reefs: a meta-analysis. *Ecological Economics*, 63(1), 209-218.
- Caley, M.J., Carr, M.H., Hixon, M.A., Hughes, T.P., Jones, G.P. & Menge, B.A. (1996). Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. (27), 477-500.
- Calle-Triviño, J., Cortés-Useche, C., Sellares-Blasco, R. I., & Arias-González, J. E. (2018). Assisted fertilization of threatened Staghorn Coral to complement the restoration of nurseries in Southeastern Dominican Republic. *Regional Studies in Marine Science*, 18, 129-134.
- Coffroth, M. A., Lasker, H. R., & Oliver, J. K. (1990). Coral mortality outside of the eastern Pacific during 1982-1983: relationship to El Niño. In *Elsevier oceanography series* (Vol. 52, pp. 141-182). Elsevier.

- Conaco, C., & Cabaitan, P. C. (2020). Influence of salinity and temperature on the survival and settlement of *Heliopora coerulea* larvae. *Marine pollution bulletin*, 150, 110703.
- Cooper, W. T., Lirman, D., VanGroningen, M. P., Parkinson, J. E., Herlan, J., & McManus, J. W. (2014). Assessing techniques to enhance early post-settlement survival of corals in situ for reef restoration. *Bulletin of Marine Science*, 90(2), 651-664.
- Chamberland, V. F., Petersen D., Latijnhouwers, K. R., Snowden, S., Mueller B., Vermeij, M. J. (2016). Four-year-old Caribbean *Acropora* colonies reared from field-collected gametes are sexually mature. *Bulletin of Marine Science*. 92(2), 263-264.
- Chamberland, V. F., Snowden, S., Marhaver, K. L., Petersen, D., & Vermeij, M. J. (2017). The reproductive biology and early life ecology of a common Caribbean brain coral, *Diploria labyrinthiformis* (Scleractinia: Faviinae). *Coral reefs*, 36(1), 83-94.
- Chui, A. P. Y., & Ang, P. (2015). Elevated temperature enhances normal early embryonic development in the coral *Platygyra acuta* under low salinity conditions. *Coral Reefs*, 34(2), 461-469.
- Chui, A. P. Y., Yeung, C. W., Tsang, R. H. L., Leung, Y. H., Ng, T. Y., Chai, K. H., & Ang Jr, P. (2016). Lowered temperature and reduced salinity retarded development of early life history stages of *Acropora valida* from the marginal environment. *Regional Studies in Marine Science*, (8), 430-438.
- De'ath, G., Lough, J. M., & Fabricius, K. E. (2009). Declining coral calcification on the Great Barrier Reef. *Science*, 323(5910), 116-119.
- Díaz, J. M., Barrios, L. M., Cendales, M. H., Garzón-Ferreira, J., Geister, J., López-Victoria, M. & Zapata, F. A. (2000). Áreas coralinas de Colombia. INVEMAR, Serie publicaciones especiales, 5, 176p.
- Fong, J., Lim, Z. W., Bauman, A. G., Valiyaveetil, S., Liao, L. M., Yip, Z. T., & Tood, P. A. (2019). Allelopathic effects of macroalgae on *Pocillopora acuta* coral larvae. *Marine Environmental Research*, 151, 104745
- Garzón-Ferreira, J & Cano, M. (1991). Tipos, distribución, extensión y estado de conservación de los ecosistemas marinos costeros del Parque Nacional Natural Tayrona. Séptimo Concurso Nacional de Ecología, Fondo para la Protección del Medio Ambiente - FEN Colombia, Bogotá, 82 p.

- Garzón-Ferreira, J., Moreno-Bonilla, M., & Valderrama Vásquez, J. M. (2004). Current condition of *Acropora palmata* and *A. cervicornis* coral formations in the Tayrona National Natural Park (Colombia). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR*, 33 (1), 117-136.
- Gleason D. F., Edmunds P. J., & Gates R. D., (2006). Ultraviolet radiation effects on the behavior and recruitment of larvae from the reef coral *Porites astreoides*. *Marine Biology* (148), 503-512.
- Golbuu, Y., & Richmond, R. H. (2007). Substratum preferences in planula larvae of two species of scleractinian corals, *Goniastrea retiformis* and *Stylaraea punctata*. *Marine Biology*, 152(3), 639-644.
- Gómez-Lemos LA, Diaz-Pulido G (2017). Crustose coralline algae and associated microbial biofilms deter seaweed settlement on coral reefs. *Coral Reefs* (36), 453-462.
- Gómez-Lemos, L. A. (2017) Ecological interactions between crustose coralline algae and early life stages of seaweeds and corals. Doctoral thesis. Griffith University, Brisbane Australia. 111p.
- Gómez-Lemos, L. A., Doropoulos, C., Bayraktarov, E., & Diaz-Pulido, G. (2018). Coralline algal metabolites induce settlement and mediate the inductive effect of epiphytic microbes on coral larvae. *Scientific Reports*, 8(1), 17557.
- Gosselin, L. A., & Qian, P. Y. (1997). Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, (146), 265-282.
- Guzmán, H. M., & Guevara, C. A. (1998). Arrecifes coralinos de Bocas del Toro, Panamá: II. Distribución, estructura y estado de conservación de los arrecifes de las Islas Bastimentos, Solarte, Carenero y Colón. *Revista de Biología Tropical*, 46(4), 889-912.
- Harrington, L., Fabricius, K., De'Ath, G., & Negri, A. (2004). Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. *Ecology*, 85(12), 3428-3437.
- Harrison, P. L. (2011). Sexual reproduction of scleractinian corals. In *Coral reefs: an ecosystem in transition* (pp. 59-85). Springer, Dordrecht.
- Harrison, P. L., & Wallace, C. C. (1990). Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. *Ecosystems of the world*, 25, 133-207.
- Heyward, A. J., & Negri, A. P. (1999). Natural inducers for coral larval metamorphosis. *Coral reefs*, 18(3), 273-279.

- Hodgson, G. (1990). Sediment and the settlement of larvae of the reef coral *Pocillopora damicornis*. *Coral Reefs*, 9(1), 41-43.
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E. & Knowlton, N. (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318(5857), 1737-1742.
- Hogarth, W. T. (2006). Endangered and threatened species: final listing determinations for elkhorn coral and staghorn coral. *Federal Register*, 71(89), 26852-26861.
- Humphrey, C., Weber, M., Lott, C., Cooper, T., & Fabricius, K. J. (2008). Effects of suspended sediments, dissolved inorganic nutrients and salinity on fertilisation and embryo development in the coral *Acropora millepora* (Ehrenberg, 1834). *Coral Reefs*, 27(4), 837-850.
- Jompa, J., & McCook, L. J. (2003). Coral-algal competition: macroalgae with different properties have different effects on corals. *Marine Ecology Progress Series*, (258), 87-95.
- Keats, D. W., Knight, M. A., & Pueschel, C. M., (1997). Antifouling effects of epithallial shedding in three crustose coralline algae (Rhodophyta, Corallinales) on a coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (213), 281-293.
- McField, M., & Kramer, P. (2007). Healthy reefs for healthy people: A guide to indicators of reef health and social well-being in the Mesoamerican Reef Region. Smithsonian Institution, Washington, DC, EEUU. 208 p
- Moberg, F., & Folke, C. (1999). Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, 29(2), 215-233.
- Morse A. N., & Morse D. E., (1996). Flypapers for coral and other planktonic larvae. *Bioscience* 46:254-262.
- Mundy, C. N., & Babcock, R. C. (1998). Role of light intensity and spectral quality in coral settlement: implications for depth-dependent settlement?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 223(2), 235-255.
- Negri, A. P., Marshall, P. A., & Heyward, A. J. (2007). Differing effects of thermal stress on coral fertilization and early embryogenesis in four Indo Pacific species. *Coral Reefs*, 26(4), 759-763.

- NMFS (2006). Endangered and threatened species: final listing determinations for Elkhorn coral and Staghorn coral. Federal Register 71:26852–26861.
- Nozawa, Y., & Harrison, P. L. (2007). Effects of elevated temperature on larval settlement and post-settlement survival in scleractinian corals, *Acropora solitaryensis* and *Favites chinensis*. Marine Biology, 152 (5), 1181-1185.
- Okubo, N., & Motokawa, T. (2007). Embryogenesis in the reef-building coral *Acropora* spp. Zoological Science, 24(12), 1169-1177.
- Patterson, J. T., Flint, M., Than, J., & Watson, C. A. (2016). Evaluation of substrate properties for settlement of Caribbean staghorn coral *Acropora cervicornis* larvae in a land-based system. North American journal of aquaculture, 78(4), 337-345.
- Petersen, D., Laterveer, M., & Schuhmacher, H. (2005). Innovative substrate tiles to spatially control larval settlement in coral culture. Marine Biology, 146(5), 937-942.
- Porter, J.W., & Tougas, J.I. (2001). Reef ecosystems: threats to their biodiversity. Encyclopedia of Biodiversity. (5), 73-95.
- Randall, C. J., & Szmant, A. M. (2009). Elevated temperature affects development, survivorship, and settlement of the elkhorn coral, *Acropora palmata* (Lamarck 1816). The Biological Bulletin, 217(3), 269-282.
- Ricardo, G. F., Jones, R. J., Nordborg, M., & Negri, A. P. (2017). Settlement patterns of the coral *Acropora millepora* on sediment-laden surfaces. Science of the Total Environment, (609), 277-288.
- Ritson-Williams, R., Arnold, S. N., & Paul, V. J. (2016). Patterns of larval settlement preferences and post-settlement survival for seven Caribbean corals. Marine Ecology Progress Series, (548), 127-138.
- Ritson-Williams, R., Arnold, S. N., Fogarty, N. D., Steneck, R. S., Vermeij, M. J., & Paul, V. J. (2009). New perspectives on ecological mechanisms affecting coral recruitment on reefs. Smithsonian Contributions to the Marine Sciences 38, pp. 437.
- Ritson-Williams, R., Arnold, S. N., Paul, V. J., & Steneck, R. S. (2014). Larval settlement preferences of *Acropora palmata* and *Montastraea faveolata* in response to diverse red algae. Coral Reefs, 33(1), 59-66.

- Ritson-Williams, R., Paul, V. J., Arnold, S. N., & Steneck, R. S. (2010). Larval settlement preferences and post-settlement survival of the threatened Caribbean corals *Acropora palmata* and *A. cervicornis*. *Coral Reefs*, 29(1), 71-81.
- Schrimm, M., Buscail, R., & Adjeroud, M. (2004). Spatial variability of the biogeochemical composition of surface sediments in an insular coral reef ecosystem: Moorea, French Polynesia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 60(3), 515-528.
- Stake J. L., & Sammarco P. W., (2003) Effects of pressure on swimming behavior in planula larvae of the coral *Porites astreoides* (Cnidaria, Scleractinia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (288), 181-201.
- Strader, M. E., Davies, S. W., & Matz, M. V. (2015). Differential responses of coral larvae to the colour of ambient light guide them to suitable settlement microhabitat. *Royal Society open science*, 2(10), 150358.
- Suzuki, G., & Hayashibara, T. (2011). Do epibenthic algae induce species-specific settlement of coral larvae?. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91(3), 677-683.
- Szmant, A. M., & Miller, M. W. (2006). Settlement preferences and post-settlement mortality of laboratory cultured and settled larvae of the Caribbean hermatypic corals *Montastraea faveolata* and *Acropora palmata* in the Florida Keys, USA. *Proceedings of the 10th International Coral Reef Symposium 2*, pp. 43-49.
- Tran C., & Hadfield M. G. (2013). Localization of sensory mechanisms utilized by coral planulae to detect settlement cues. *Invertebrate Biology* (132), 195-206.
- Veron, J. E. N., & Stafford-Smith, M. (2000). *Corals of the World*. Volumes 1-3. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia, 1382pp.
- Webster, N. S., Smith, L. D., Heyward, A. J., Watts, J. E., Webb, R. I., Blackall, L. L., & Negri, A. P. (2004). Metamorphosis of a scleractinian coral in response to microbial biofilms. *Applied and Environmental Microbiology*, 70(2), 1213-1221.
- Werner, E. E., Gilliam, J. F., (1984). The ontogenetic niche and species interactions in size structured populations. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* (15), 393-425.

- Wilkinson, C. (2000). Status of coral reefs of the world: 2000. Australian Institute of Marine Science: Townsville. 363 pp.
- Zárate, J., Jiménez-Cárdenas, V., Engelhard, K., Klinkenbuß, D., Rivera-Sotelo, S., Reyes, O., Luna-Acosta, A., & Rojas, J. (2018). Embriogénesis del coral *Acropora cervicornis* en el Parque Nacional Natural Corales Del Rosario y San Bernardo. Poster presentado en Senalmar - Seminario de Ciencias y Tecnologías del Mar.