



Universidad Veracruzana

UNIVERSIDAD VERACRUZANA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS

ZONA POZA RICA -TUXPAN

Maestría en Manejo de Ecosistemas Marinos y Costeros

**“Epizootia 2018-2019 de signos blancos en el
arrecife Tuxpan, Veracruz, México.”**

TESIS

**Que para obtener el título de:
MAESTRA EN MANEJO DE ECOSISTEMAS MARINOS
Y COSTEROS**

PRESENTA:

Biól. Garazi Reyes de la Puente

Directora:

Dra. Jenny Carolina Rodríguez Villalobos

Co-Director:

Dr. Adán Guillermo Jordán Garza

Tuxpan, Veracruz

2021

Tuxpan de Rodríguez Cano, Veracruz, a 8 de diciembre de 2020

El Presente Proyecto titulado “Epizootia 2018-2019 de signos blancos en el arrecife Tuxpan, Veracruz, México” realizado por la C. Biol. Garazi Reyes de la Puente, bajo la Dirección de la Dra. Jenny Carolina Rodríguez Villalobos y la Co-dirección del Dr. Adán Guillermo Jordán Garza, ha sido aprobado y aceptado para poder llevar a cabo la solicitud de dictamen de liberación del documento:



Dra. Jenny Carolina Rodríguez Villalobos
DIRECTORA



Dr. Adán Guillermo Jordán Garza
CO-DIRECTOR

La presente Tesis titulada "Epizootia 2018-2019 de signos blancos en el arrecife Tuxpan, Veracruz, México", realizado por la C. Biol. Garazi Reyes de la Puente, ha sido aprobada y aceptada para tramitar la presentación del examen de grado de: **MAESTRA EN MANEJO DE ECOSISTEMAS MARINOS Y COSTEROS.**

COMISIÓN LECTORA:



Dra. Iliana de Carmen Daniel Rentería
LECTOR



Mtro. Carlos David Pérez Brigido
LECTOR



Mtra. Rosa Rodríguez Martínez
LECTOR

Tuxpan de Rodríguez Cano, Veracruz, 21 de diciembre de 2020

AGRADECIMIENTOS

A mi directora la Dra. Jenny Carolina Rodríguez Villalobos y mi codirector el Dr. Adán Guillermo Jordán Garza por su gran paciencia, tiempo, apoyo, confianza, conocimientos, críticas y consejos brindados, que fortalecieron esta investigación, así como también me ayudaron en mi formación profesional.

A mi comisión revisora, Dr. Carlos David Pérez Brígido, Dra. Iliana del Carmen Daniel Rentería y Mtra. Rosa Rodríguez Martínez, por los comentarios y sugerencias que han enriquecido el presente trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca No. 932244 concedida para realizar los estudios de la Maestría en Manejo en Ecosistemas Marinos y Costeros.

A la Universidad Veracruzana y en especial al posgrado “Manejo de Ecosistemas Marinos y Costeros” por darme la oportunidad de cursar el posgrado y realizar el presente estudio.

A los profesores de las asignaturas por compartir su conocimiento, tiempo y apoyo para finalizar mi formación académica, así como contribuir en mi formación profesional.

Por último, a mis compañeros de maestría y del laboratorio de arrecifes coralinos por su apoyo en el transcurso de la maestría y del presente trabajo.

ÍNDICE

I.	INTRODUCCIÓN	1
II.	ANTECEDENTES.....	5
2.1.	Generalidades de los corales escleractinios.....	5
2.2.	Enfermedades de coral	6
2.3.	Brotos de signos blancos	13
	Enfermedad de banda blanca (WBD)	16
	Enfermedad de plaga blanca (WPD)	17
	Enfermedad de parche blanco (WPX)	19
	Enfermedad de pérdida de tejido de corales duros (SCTLD, por sus siglas en inglés)	19
2.4.	Epizootia de signo blanco en 2018 y 2019.....	21
III.	OBJETIVOS	24
3.1.	Objetivo general.....	24
3.2.	Objetivos particulares	24
IV.	ÁREA DE ESTUDIO.....	25
V.	MATERIAL Y MÉTODOS.....	31
5.1.	Trabajo de campo	31
	Descripción morfológica y estimación de la prevalencia asociada a los signos blancos.	31
	Estimación de la cobertura de coral en los sitios de muestreo	34
	Caracterización del ambiente al momento del brote de signos blancos ...	35
	Patrón espacial de transmisión de los signos blancos	37
5.2.	Análisis de datos	39
	Descripción morfológica y estimación de la prevalencia asociada a los signos blancos.	39
	Caracterización del ambiente al momento del brote de signos blancos ...	41
	Patrón espacial de transmisión de los signos blancos	41
	Tasa de incidencia, tasa de recuperación y tasa de avance	42
	Modelación del brote	43
VI.	RESULTADOS.....	52
6.1.	Descripción morfológica y estimación de la prevalencia asociada a los signos blancos.	52
	Descripción de los ensamblajes coralinos	52

Descripción del signo blanco	57
Prevalencia	61
6.2. Caracterización del ambiente al momento del brote	69
Anomalías positivas de la TSM	69
Serie de tiempo anual de la TSM	70
Serie de tiempo mensual y anomalías de la concentración de clorofila a (Clo-a)	71
6.3. Patrón espacial de transmisión de los signos blancos.....	73
Distribución espacial de los signos blancos	73
Tasas de incidencia, recuperación y avance	85
Modelo epidemiológico βSI estructurado por tamaños	90
Transmisión entre especies	99
VII. DISCUSIÓN	103
7.1. Descripción morfológica y estimación de la prevalencia asociada a los signos blancos.	103
7.2. Caracterización del ambiente al momento del brote	110
7.1. Patrón espacial de transmisión de los signos blancos.....	114
VIII. CONCLUSIONES	122
IX. APLICACIÓN PRÁCTICA	123
X. BIBLIOGRAFÍA	129
XI. ANEXO I	163
XII. ANEXO II	165

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Representación de las etapas de un brote.....	15
Figura 2. Enfermedades coralinas que se incluyen dentro de los signos blancos.....	20
Figura 3. Epizootia de la enfermedad de pérdida de tejido en corales duros (SCTLD) en 2018 y 2019.	22
Figura 4. Posición geográfica del arrecife Tuxpan, Veracruz.	30
Figura 5. Representación de los sitios de muestreo en el arrecife Tuxpan.	31
Figura 6. Esquema para describir el patrón de lesión y el tipo de margen de la lesión en los corales escleractinios afectados por enfermedades.....	34
Figura 7. Imagen de un videotransecto perteneciente al sitio Q9.....	38
Figura 8. Modelo βSI por categorías de tamaño, en este caso se presentan cuatro categorías.	46

Figura 9. Modelo epidemiológico β SI en tres especies	49
Figura 10. Ordenación tipo nMDS en base a la distancia de Bray Curtis de la abundancia de colonias coralinas y la cobertura coralina en los sitios de muestreo	54
Figura 11. Especies de coral escleractinio afectadas por signos blancos con lesiones de morfología diferente en el arrecife Tuxpan en los veranos de 2018 y 2019.	58
Figura 12. Lesiones de signo blanco en el arrecife Tuxpan.	59
Figura 13. Morfología de las lesiones de signos blancos observadas en el arrecife Tuxpan.	60
Figura 14. Prevalencia de colonias de coral enfermas en los años 2012, 2018 y 2019.	62
Figura 15. Representación del parámetro β (pendiente de la recta) de los sitios muestreados	63
Figura 16. Representación del parámetro β (pendiente de la recta) de las especies afectadas por signos blancos en el sitio Q3.....	64
Figura 17. Representación del parámetro β (pendiente de la recta) de las especies afectadas por signos blancos en el sitio Q7.....	65
Figura 18. Representación del parámetro β (pendiente de la recta) de las especies afectadas por signos blancos en el sitio Q8.....	65
Figura 19. Representación del parámetro β (pendiente de la recta) de las especies afectadas por signos blancos en el sitio Q9.....	66
Figura 20. Representación de la serie de tiempo diaria de la temperatura superficial del mar, entre 1997 y 2019 en el arrecife Tuxpan.....	70
Figura 21. Serie de tiempo (1997-2019) del promedio anual de la temperatura superficial del mar para las coordenadas 21°N y 91°W entre 1997 y 2009..	71
Figura 22. Serie de tiempo de la concentración de clorofila mensual para el periodo 2012-2019 para las coordenadas 21°N y 91.2°W	72
Figura 23. Distribución de las colonias coralinas sanas y afectadas por signos blancos en los cuatro sitios de muestreo (Q3, Q7, Q8 y Q9) en los años 2018 y 2019 en el arrecife Tuxpan.....	75
Figura 24. Mapas de distribución para especies de coral afectadas por el signo blanco en el sitio Q3 en 2018 y 2019	76
Figura 25. Mapas de distribución para seis especies de coral afectadas por el signo blanco en el sitio Q7 en 2018 y 2019	77
Figura 26. Mapas de distribución para seis especies afectadas por el signo blanco en el sitio Q8 en 2018 y 2019.....	78
Figura 27. Mapas de distribución para seis especies de coral afectadas por el signo blanco en el sitio Q9 en 2018 y 2019	79
Figura 28. Función K de Ripley ($K(r)$) de las colonias coralinas en los cuatro sitios muestreados en 2018	80
Figura 29. Función K de Ripley ($k(r)$) en sitio Q3	81
Figura 30. Función K de Ripley ($k(r)$) en el sitio Q7.....	82

Figura 31. Función K de Ripley (K (r)) en el sitio Q8	83
Figura 32. Función K de Ripley (K (r)) en el sitio Q9	84
Figura 33. Estructura de tamaños de las especies coralinas afectadas por signo blanco en el arrecife Tuxpan en 2018	91
Figura 34. Modelo epidemiológico β SI por categorías de tamaño de la especie <i>C. natans</i> en el arrecife Tuxpan	94
Figura 35. Modelo epidemiológico β SI por categorías de tamaño de la especie <i>O. annularis</i> en el arrecife Tuxpan	95
Figura 36. R0 y prevalencia de signos blancos de la especie <i>C. natans</i> en la zona norte del arrecife Tuxpan (Q7 y Q8) en los años 2018 y 2018	96
Figura 37. R0 y prevalencia de signos blancos de la especie <i>C. natans</i> en la zona SUR del arrecife Tuxpan (Q3 y Q9) en los años 2018 y 2018.....	97
Figura 38. R0 y prevalencia de signos blancos de la especie <i>O. annularis</i> en la zona norte del arrecife Tuxpan (Q7 y Q8) en los años 2018 y 2018.	98
Figura 39. R0 y prevalencia de signos blancos de la especie <i>O. annularis</i> en la zona sur del arrecife Tuxpan (Q3 y Q9) en los años 2018 y 2018.	99
Figura 40. Modelo epidemiológico β SI de tres especies coralinas.....	101
Figura 41. R0 y prevalencias de los signos blancos de las seis especies afectadas y los cuatro sitios de muestreo del arrecife Tuxpan.....	102
Figura 42. Colonias de <i>Orbicella annularis</i> con mortalidad completa a causa de los signos blancos al norte del sitio Q8 en el arrecife Tuxpan.....	117
Figura 1A1. Análisis de K de Ripley en prevalencia 50% con colonias distribuidas en agrupación.....	163
Figura 2A1. Análisis de K de Ripley en prevalencia 50% con colonias distribuidas aleatoriamente	164
Figura 1A2. Área de signos blancos (cm ²) de las colonias afectadas en los cuatro sitios	16565

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Algunas de las enfermedades (abreviatura en inglés) descritas para especies coralinas.....	8
Cuadro 2. Especies observadas y la abundancia de colonias en los sitios de muestreo del arrecife Tuxpan para los años 2018 y 2019.	53
Cuadro 3. Abundancias relativas de especies coralinas derivadas de un análisis SIMPER en cuatro sitios muestreados en el arrecife Tuxpan en los veranos de 2018 y 2019, con base en la abundancia media de colonias de cada especie por sitio.	55
Cuadro 4. Coberturas relativas derivadas de un análisis SIMPER de los cuatro sitios muestreados, en base a la cobertura media de cada especie por sitio	56

Cuadro 5. Densidad coralina media de los sitios de muestreo en el arrecife Tuxpan para el 2012, 2018 y 2019.....	57
Cuadro 6. Características morfológicas (% de ocurrencia) de los casos de signo blanco registrados en las especies de coral afectadas en el arrecife Tuxpan.	61
Cuadro 7. Representación de las prevalencias de los cuatro sitios en los dos años de muestreo.	64
Cuadro 8. Prevalencia de signos blancos en seis especies de coral en cuatro sitios muestreados en 2018 y 2019 en el arrecife Tuxpan.	67
Cuadro 9. Cobertura de cinco grupos morfo funcionales de los cuatro sitios muestreados en el arrecife Tuxpan.....	68
Cuadro 10. Promedios anuales, máximos y mínimos de la concentración de Clo-a para cada año de la serie de tiempo estudiada (periodo 2012-2019) en las coordenadas 21°N y 91.2°W.....	73
Cuadro 11. Tasas de incidencia y recuperación de los signos blancos en los sitios de muestreo en el arrecife Tuxpan	85
Cuadro 12. Tasas de incidencia y recuperación de los signos blancos por especie en los sitios de muestreo en el arrecife Tuxpan.....	87
Cuadro 13. Tasas de avance diaria y anual del signo blanco (en área y lineal) en tres especies de coral y cuatro sitios de muestreo en el arrecife Tuxpan..	88
Cuadro 14. Tasas de avance del signo blanco (en área y lineal) en el arrecife Tuxpan en <i>C. natans</i> , <i>O. annularis</i> y <i>O. faveolata</i>	89
Cuadro 15. Tamaño prereproductivo de las especies coralinas afectadas por signo blanco en el arrecife Tuxpan	90
Cuadro 16. Parámetros del modelo epidemiológico por categorías en <i>C. natans</i> y <i>O. annularis</i> , tanto en el norte como en el sur del arrecife Tuxpan..	92
Cuadro 17. Parámetros del modelo epidemiológico para las especies <i>C. natans</i> , <i>O. annularis</i> y <i>O. faveotala</i>	100

Epizootia 2018-2019 de signos blancos en el arrecife Tuxpan, Veracruz, México.

Garazi Reyes de la Puente

RESUMEN

Los arrecifes de coral son ecosistemas marinos tropicales y subtropicales de gran importancia tanto por su gran biodiversidad como por los bienes y servicios que brindan a las comunidades colindantes. Una de las amenazas para estos sistemas son las enfermedades de coral. En el verano de 2018 una epizootia de signos blancos se observó en los arrecifes del norte de Veracruz (México), la cual se asemeja a la reportada en ese año y años anteriores en Florida y el Caribe. La etiología de este signo es desconocida por lo que este trabajo se encargó de caracterizarla en el arrecife Tuxpan, perteneciente al Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (SALT), en los veranos de los años 2018 y 2019. A lo largo de la zona de sotavento del arrecife emergente de Tuxpan se realizaron dos censos de signos blancos mediante cuatro cuadrantes permanentes de 10x10 metros. Estos signos afectaron a un total de seis especies, de las cuales *Orbicella annularis*, *Colpophyllia natans* y *O. faveolata* fueron las más afectadas. El año con mayor prevalencia fue 2019, y la zona más afectada fue la zona norte del sotavento. La temperatura superficial del mar y la concentración de Clorofila *a* no reflejaron tener relación con la epizootia. Los signos blancos presentaron una distribución agrupada, sugiriendo un contagio de colonia a colonia. La especie *O. annularis* presentó una mayor reducción en su abundancia en el modelo epidemiológico. Los resultados sugieren que los signos blancos observados en el arrecife Tuxpan pertenecen a más de una enfermedad coralina con diferentes etiologías. Además, a pesar de que se presenten similitudes a nivel morfológico con la enfermedad SCTL, las prevalencias, mortalidades y especies susceptibles sugieren que lo observado en el arrecife Tuxpan difiere de lo reportado para Caribe y Florida.

Palabras clave: Epizootia, signos blancos, corales escleractinios, prevalencia, distribución espacial, arrecife Tuxpan.

I. INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos son estructuras sólidas formadas por la acumulación de restos bióticos calcáreos, generalmente contruidos por corales, y que establecen simbiosis con algas microscópicas llamadas zooxantelas (Wallace, 2019). Estos ecosistemas marinos tropicales y subtropicales son de gran importancia debido a la complejidad que presentan, lo cual permite el establecimiento de individuos de diversos grupos taxonómicos: equinodermos, esponjas, moluscos y peces entre otros (Fisher *et al.*, 2015; Richardson *et al.*, 2017), confiriéndoles una gran biodiversidad (Birkeland, 2015). Así mismo, los arrecifes coralinos son fundamentales para la economía de muchas localidades, ya que aportan un gran número de bienes y servicios como: productos alimenticios, actividades recreativas, protección costera a eventos como huracanes y tormentas, así como beneficios estéticos y culturales (Moberg y Folke, 1999; Calderón-Aguilera *et al.*, 2017; Woodhead *et al.*, 2019).

Actualmente, los arrecifes de coral están siendo impactados por acciones antrópicas, tales como el desarrollo poblacional, el turismo, la sobrepesca y la contaminación costera (Jackson *et al.*, 2014; Zaneveld *et al.*, 2016) y por eventos ambientales, como el cambio climático (Rogers y Herlan, 2012; Hoegh-Guldberg, *et al.*, 2017), los huracanes y “nortes” (Gardner *et al.*, 2005; Ortiz-Lozano, 2006; Edmunds, 2019), el blanqueamiento de coral (Ainsworth *et al.*, 2016; Hughes *et al.*, 2018) y los florecimientos de macroalgas (Rasher y Mark, 2010; Loffler y Hoey, 2017) entre otros. Todos estos factores pueden,

además, actuar de manera sinérgica y generar un impacto mayor en los organismos aumentando el deterioro del sistema (Willis *et al.*, 2004).

Una de las amenazas que enfrentan los arrecifes coralinos, son las enfermedades de coral (Willis *et al.*, 2004). En el presente trabajo, se entenderá como una enfermedad a “cualquier deterioro que interfiera o modifique el desempeño de las funciones normales, incluidas las respuestas a factores ambientales como la nutrición, los tóxicos y el clima; los agentes infecciosos; los defectos inherentes o congénitos; o combinaciones de estos factores” (Wobeser, 1981). En el caso de las enfermedades coralinas se observan a través de signos o lesiones que los organismos presentan, definidos como manifestaciones de la enfermedad (Raymundo *et al.*, 2008).

En la actualidad, se tiene poco conocimiento de la causa específica de muchas de las enfermedades que amenazan cada vez en mayor medida a los corales (Foley *et al.*, 2005; Work y Meteyer, 2014). Sin embargo, se conoce que estas alteraciones pueden resultar de factores bióticos (microorganismos), abióticos (estrés ambiental) o incluso por una asociación de ambos factores (Green y Bruckner, 2000; Sutherland *et al.*, 2004; Mera y Bourne, 2017), lo que hace más difícil la caracterización de su etiología. Dos factores ambientales que se han relacionado significativamente con una alta prevalencia de enfermedades coralinas son los aumentos en la temperatura superficial del mar (Sutherland *et al.*, 2004, Muller y van Woesik, 2012) y la concentración de nutrientes (Bruno *et al.*, 2003, Vega-Thurber *et al.*, 2014).

La mayoría de las enfermedades coralinas presentan una mayor prevalencia y tasa de incidencia en el verano, debido al incremento de la temperatura durante esta estación (Sutherland *et al.*, 2004; Bruno *et al.*, 2007; Muller y van Woesik, 2012). Este aumento de la prevalencia puede llegar a ser una epizootia si afecta a un gran número de individuos en una misma región en un tiempo dado, pero solo ocasionalmente está presente en la población; y además, se propaga rápidamente (Miller y Keane, 2003). Esto se observa cuando la incidencia con la que se presenta una enfermedad aumenta notablemente (Harvell, 2008). Las altas temperaturas generan un aumento de la susceptibilidad a las enfermedades (Muller *et al.*, 2018), y un aumento en la virulencia de los microorganismos (Maynard *et al.*, 2015). Por ello, el cambio climático es de gran preocupación (Kleypas, 2019), puesto que el estrés térmico puede llegar a aumentar el número de enfermedades, provocar pérdida de cobertura coralina, además de incrementar la intensidad y frecuencia de las epizootias (Bruno *et al.*, 2007; Heron *et al.*, 2010; Yakob y Mumby, 2011; Palumbi *et al.*, 2014).

En el año 2014, comenzó en los arrecifes de Florida una epizootia de signos blancos (Walton *et al.*, 2018) que ha sido denominada como “enfermedad de pérdida de tejido de corales duros” (SCTLD, por sus siglas en inglés) y que hasta la fecha continúa, es alarmante debido a que provoca una alta tasa de pérdida de tejido coralino (AGRRA, 2020). En verano de 2018, una epizootia con características similares inició en los arrecifes del Caribe, específicamente en Jamaica (AGRRA, 2018) y en el Caribe mexicano (Álvarez-Filip, 2018); así como también se observó en los arrecifes del norte de Veracruz (Jordán-

Garza, 2018, comunicación personal). Actualmente, ya se ha reportado para las Islas Vírgenes de los Estados Unidos, San Martín, República Dominicana (AGRRA, 2020) y Puerto Rico (Weil *et al.*, 2019). La enfermedad SCTLD afecta hasta un total de 24 especies coralinas (Álvarez-Filip *et al.*, 2019), presenta morfología similar a la plaga blanca (FDEP, 2018) y en experimentos controlados se ha observado transmisión por columna de agua y por contacto de colonia a colonia (Paul *et al.*, 2019).

Debido al vacío de información respecto a esta epizootia en el norte de Veracruz y a la gran importancia que tienen los ecosistemas arrecifales, el presente estudio pretende: a) caracterizar la epizootia de signos blancos observada en el arrecife Tuxpan en los años 2018 y 2019, a través del estudio de: la morfología de las lesiones y sus hospederos, b) investigar la relación con variables ambientales, y c) determinar si se observan patrones de contagio. Partiendo de las siguientes hipótesis: la epizootia de signos blancos en el arrecife Tuxpan morfológicamente es similar a la reportada como pérdida de tejido en corales duros en el Caribe y Florida, está relacionada con variables ambientales y muestra patrones de una enfermedad contagiosa.

II. ANTECEDENTES

2.1. Generalidades de los corales escleractinios

En su mayoría, los corales escleractinios son organismos modulares constituidos por pólipos unidos mediante un sistema gastrovascular (cenosarco), permitiendo la distribución de los recursos entre pólipos a lo largo de la colonia. En los corales, dependiendo de la especie, la parte viva mide unos pocos milímetros y está compuesta por tres capas celulares: epidermis, mesoglea y gastrodermis. En las vacuolas unidas a la membrana de las células gastrodérmicas se encuentran las zooxantelas o algas simbiotes (Peters, 2016; Van Oppen y Blackall, 2019).

Esta simbiosis le brinda al coral un aumento en la tasa de calcificación, un mayor crecimiento y reproducción, así como el secuestro de componentes tóxicos por las algas. Por otro lado, la zooxantela se beneficia, utilizando el tejido del coral para la protección frente al daño por luz UV, se mantiene en una zona fótica y tiene un suministro de CO₂ y nutrientes a partir del huésped. A causa de esta simbiosis, el holobionte (coral y zooxantela) logra ser más competitivo por el espacio en el arrecife, debido a que presenta un mayor crecimiento; así como también, por su alta calcificación tiene una mayor resistencia al movimiento del agua (Muller-Parker *et al.*, 2015). Esta relación entre ambos organismos es muy sensible a cambios físico-químicos del entorno que los rodea puesto que las variaciones de luz, temperatura o exposiciones a contaminantes, provocan la ruptura de esta simbiosis, generándose la expulsión de la zooxantela del coral, y posteriormente el

blanqueo del coral (Cortés *et al.*, 1984; Hoegh-Guldberg *et al.*, 1987; Dimond y Carrington, 2008; Zhou *et al.*, 2017).

Con respecto a la relación simbiótica descrita, el desarrollo de los arrecifes de coral es dependiente de las siguientes condiciones ambientales: presencia de oleaje, sedimentación escasa, concentración de salinidad constante (~35 ups), temperaturas entre los 25° y 30°C y una alta iluminación (Graus *et al.*, 1977; Brown, 1997; Berkelmans *et al.*, 2012; Cyronak *et al.*, 2018).

2.2. Enfermedades de coral

Las enfermedades de coral comenzaron a estudiarse a partir de los años setenta, cuando se describió por primera vez la enfermedad de banda negra en los arrecifes de Belice (Antonius, 1973). A partir de entonces empezaron a surgir reportes de otras enfermedades, teniéndose hasta el día de hoy aproximadamente 40 enfermedades reportadas en todo el mundo (Wada *et al.*, 2018) que afectan a más de 130 especies de coral (Sutherland *et al.*, 2004; Hobbs *et al.*, 2015). Algunos estudios sugieren que algunas familias como Pocilloporidae y Acroporidae pueden ser más susceptibles a enfermedades y al blanqueamiento debido a que son especies de crecimiento rápido, en comparación con especies de crecimiento lento como las familias Poritidae y Faviidae (Willis *et al.*, 2004; Palmer *et al.*, 2010; Liang *et al.*, 2017). Dado que la tasa de crecimiento del coral define la historia de vida del mismo (Darling *et al.*, 2012), aquellas especies de crecimiento rápido son menos resistentes a eventos de estrés (ej. enfermedades), en comparación con las de crecimiento lento, puesto que los corales de crecimiento rápido presentan estrategias de

resistencia a las enfermedades menos desarrolladas a causa de distribuir sus recursos al crecimiento en vez de al mantenimiento y la resistencia (Jackson 1979; Pinzón *et al.*, 2014). Sin embargo, esta afirmación no concuerda con estudios recientes referentes a los signos blancos, donde las especies susceptibles son especies de crecimiento lento (Walton *et al.*, 2018; Álvarez-Filip *et al.*, 2019).

En lo que respecta al Caribe, las enfermedades más comunes y las especies que éstas afectan se muestran en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Algunas de las enfermedades (abreviatura en inglés) descritas para especies coralinas. Tomado de: Sutherland *et al.*, (2004) y Harvell *et al.*, (2007).

Enfermedades	Hospederos	Año del primer registro	Arrecifes del 1º reporte	Referencia del 1º reporte
Anomalías del Crecimiento (GAs)	<i>Agaricia lamarcki</i> , <i>Acropora cervicornis</i> , <i>A. palmata</i> , <i>Colpophyllia natans</i> , <i>Dichocoenia stokesi</i> , <i>Diploria labyrinthiformis</i> , <i>Pseudodiploria strigosa</i> , <i>Favia fragum</i> , <i>Madracis formosa</i> , <i>Manicia areolata</i> , <i>Montastraea cavernosa</i> , <i>Orbicella annularis</i> , <i>Porites astreoides</i> , <i>P. porites</i> , <i>Siderastrea radians</i> y <i>S. siderea</i>	1965	En la estación "Albatross", en la Isla Kauai (Hawaii)	Squires (1965)
Banda negra (BBD)	<i>A. palmata</i> , <i>C. natans</i> , <i>D. stokesi</i> , <i>D. labyrinthiformis</i> , <i>P. strigosa</i> , <i>F. fragum</i> , <i>Madracis decactis</i> , <i>Madracis mirabilis</i> , <i>M. meandrites</i> , <i>M. cavernosa</i> , <i>O. annularis</i> , <i>O. franksi</i> , <i>P. astreoides</i> , <i>S. radians</i> , <i>S. siderea</i> , <i>Solenastrea hyades</i> y <i>Stephanocoenia michelinii</i>	1973	Arrecifes de Belice	Antonious (1973)
Plaga Blanca (WP-I)	<i>A. agaricites</i> , <i>C. natans</i> , <i>D. labyrinthiformis</i> , <i>Isophyllastrea rigida</i> , <i>M. cavernosa</i> , <i>Mussa angulosa</i> , <i>Mycetophyllia ferox</i> , <i>Mycetophyllia lamarkiana</i> , <i>O. annularis</i> , <i>O. franksi</i> , <i>P. astreoides</i> , <i>S. radians</i> , <i>S. siderea</i> y <i>S. michelinii</i>	1977	Carysfort reef (Key, Florida)	Dustan (1977)
Banda Blanca (WBD-I)	<i>A. cervicornis</i> y <i>A. palmata</i>	1982	Arrecifes de Buck Island y Tague Bay (Islas Vírgenes)	Gladfelter (1982)
Viruela Blanca (WPX)	<i>A. palmata</i>	1996	Arrecife Relief, Key West (Florida) y Caribe Mexicano	Holden (1996) Rodríguez-Martínez <i>et al.</i> (2001)

Banda Amarilla (YBD)	<i>A. agaricites</i> , <i>C. natans</i> , <i>D. labyrinthiformis</i> , <i>P. strigosa</i> , <i>F. fragum</i> , <i>O. annularis</i> , <i>O. franksi</i> , <i>O. faveolata</i> y <i>P. astreoides</i>	1997	Arrecife Relief, Key West (Florida) y Caribe mexicano y Golfo de Mexico	Santavy y Peters (1997) Jordan-Dahlgren <i>et al.</i> (2005)
Puntos negros (DSD)	<i>A. agaricites</i> , <i>C. natans</i> , <i>D. labyrinthiformis</i> , <i>M. meandrites</i> , <i>M. cavernosa</i> , <i>I. rigida</i> , <i>O. annularis</i> , <i>O. franksi</i> , <i>O. faveolata</i> , <i>S. siderea</i> y <i>S. michelinii</i>	1998	Arrecifes de la isla San Andrés (Colombia)	Díaz <i>et al.</i> (1995)
Banda Blanca (WBD-II)	<i>A. cervicornis</i>	1998	Arrecifes de Bahamas	Ritchie y Smith (1998)
Plaga Blanca (WPD-II)	<i>A. agaricites</i> , <i>A. lamarcki</i> , <i>C. natans</i> , <i>D. stokesi</i> , <i>D. labyrinthiformis</i> , <i>P. strigosa</i> , <i>Eusmilia fastiagata</i> , <i>M. decactis</i> , <i>M. mirabilis</i> , <i>Manicina aerolata</i> , <i>Meandrina meandrites</i> , <i>M. cavernosa</i> , <i>O. annularis</i> , <i>O. faveolata</i> , <i>S. siderea</i> , <i>Solenastrea bournoni</i> y <i>S. michelinii</i>	1998	Arrecifes de “Middle Keys”, “southern Keys”, “Dry Tortugas” y “upper Keys” (Florida)	Richardson <i>et al.</i> (1998)
Plaga Blanca (WPD-III)	<i>C. natans</i> y <i>O. annularis</i>	2001	Mismos que WPD-II (Key, Florida)	Richardson <i>et al.</i> (2001)
Infección del Caribe por ciliados (CCI)	<i>A. agaricites</i> , <i>A. fragilis</i> , <i>A. tenuifolia</i> , <i>A. cervicornis</i> , <i>A. palmata</i> , <i>Acropora prolifera</i> , <i>Agaricia lamarcki</i> , <i>C. natans</i> , <i>D. labyrinthiformis</i> , <i>D. stockesi</i> , <i>E. fastigiata</i> , <i>L. cuculata</i> , <i>M. cavernosa</i> , <i>M. decactis</i> , <i>M. mirabilis</i> , <i>O. annularis</i> , <i>O. faveolata</i> , <i>O. franksi</i> , <i>P. strigosa</i> , <i>P. astreoides</i> , <i>Porites furcata</i> , <i>S. siderea</i> , <i>S. cubensis</i> , <i>S. intersepta</i>	2006	Arrecifes en Los Roques y Morrocoy (Venezuela); Arrecifes de Puerto Morelos y Akumal (México); Puerto Rico; Boca del Toro (Panamá); Curacao.	Cróquer <i>et al.</i> (2006)

En el Caribe, la cobertura coralina ha ido disminuyendo debido a eventos antrópicos y naturales desde los años 70 (Gardner *et al.*, 2003). El primer evento reportado fue desde mediados de los 70 hasta el inicio de los años 80, donde la epizootia de la enfermedad de banda blanca (WBD, por sus siglas en inglés) produjo una pérdida de las poblaciones de *Acropora palmata* y *A. cervicornis* (Gladfelter, 1982), reduciendo entre un 80% y 90% la población de estos constructores arrecifales (Aronson y Precht, 1997). Debido principalmente a este evento, y a la muerte masiva del erizo de mar *Diadema antillarum* en el año 1983, se produjo un cambio de fase en varios arrecifes, pasando de ser dominados por corales a macroalgas (Hughes, 1994). Posterior a esto, en los años 90, un evento epizoótico de viruela blanca (WPX, por sus siglas en inglés) disminuyó aún más la población de *A. palmata* (Patterson *et al.*, 2002).

Así mismo, en el año 1983 se reportó el primer evento de calentamiento (El Niño) que generó un evento de blanqueamiento coralino causando mortalidad coralina (Glynn, 1984; Brown, 1987) y años después, en concreto en 1998, 2005 y 2010, se repitieron estos sucesos de calentamiento (Jackson *et al.*, 2014). Esos aumentos de la temperatura produjeron un blanqueamiento masivo, seguido de un incremento en las prevalencias de enfermedades coralinas, las cuales ocasionaron una gran mortalidad en los corales (Wilkinson y Souter, 2008; Bastidas *et al.*, 2012). La cobertura promedio de coral en el Caribe, golfo de México y Bermudas disminuyó un 49% desde 1984 hasta 2005 (Jackson *et al.*, 2014). En 2010, la cobertura promedio de las macroalgas (40%) fue mayor a la cobertura coralina combinada (~23%) en

todos los arrecifes coralinos del Caribe y de los Cayos de Florida (Hughes *et al.*, 2010). Actualmente, en el Caribe mexicano se ha registrado una cobertura promedio de corales duros del (<15%) y una cobertura de 30% de macroalgas (Contreras-Silva *et al.*, 2020).

Es preocupante el continuo aumento de las tasas de mortalidad coralina, provocado por a eventos de blanqueamiento, aumento de cobertura de macroalgas, el desarrollo costero y sobrepesca (Jackson *et al.*, 2014), pero particularmente el provocado por las enfermedades, ya que el 82% de las especies de coral presentes en el Caribe son susceptibles a ellas (Sutherland *et al.*, 2004; Eakin *et al.*, 2010; Jackson *et al.*, 2014).

Los estudios en enfermedades de coral, generalmente se han enfocado en determinar la composición, estructura espacial, y dinámica de las comunidades microbianas en las lesiones de las enfermedades coralinas; ayudando a entender el proceso de progresión de estas enfermedades (Bythell *et al.*, 2002; Work *et al.*, 2012; Work y Meteyer, 2014). Además, se ha estudiado la afectación que tienen estas enfermedades coralinas en los organismos a fin de comprender en qué condiciones ambientales debe estar el coral para ser más susceptible a ellas (Ruiz-Moreno *et al.*, 2012; Walton *et al.*, 2018).

Por otro lado, también se han realizado estudios para determinar los agentes causantes de las enfermedades (Mera y Bourne, 2017), sin embargo, algunos autores determinan que es necesario enfocarse en los factores ambientales

asociados a las enfermedades más que en los patógenos primarios (Lesser *et al.*, 2007). Esto se debe a que algunos patógenos establecidos como causantes de enfermedad, recientemente no se han logrado aislar en colonias afectadas por esas enfermedades; tal es el caso de la bacteria *Serratia marcescens*, la cual no se ha aislado recientemente en corales enfermos de viruela blanca a pesar de estar establecido que es la bacteria causante de esta enfermedad (Joyner *et al.*, 2015). De igual manera, algunas enfermedades en lugar de un solo patógeno causante tienen varios agentes causales que forman consorcios de microorganismos (Mera y Bourne, 2017). Por ello, son pocos los patógenos que se han identificado como agentes causales de enfermedades coralinas. Por ejemplo, de las principales enfermedades descritas en el Caribe (Cuadro 1), tan solo tres patógenos han sido asociados a una enfermedad de coral; mientras que la mayoría son consorcios (Weil, 2004; Mera y Bourne, 2017).

Por último, otros estudios se han enfocado en observar la transmisión de las enfermedades entre colonias (Zvuloni *et al.*, 2015; Burns *et al.*, 2016). Esto se puede observar a través de los patrones espaciales que las colonias enfermas presentan. Es probable que una enfermedad contagiosa genere una distribución espacial agrupada de organismos enfermos. Esto se debe a que el contagio es factible cuando los individuos afectados están más agrupados que la distribución nula que presentan los individuos sanos y enfermos; por lo que si los individuos afectados no presentan una distribución espacial agrupada, la enfermedad posiblemente no sea contagiosa. Por esta razón, los patrones espaciales de colonias de coral afectadas por una enfermedad

pueden ayudar a determinar la posibilidad de que la enfermedad sea contagiosa. Especialmente las colonias enfermas pueden encontrarse de forma aleatoria, agregada o uniforme, el patrón agregado es evidencia a favor de una transmisión de colonia a colonia (Jolles *et al.*, 2002; Foley *et al.*, 2005; Zvuloni *et al.*, 2009; Muller y van Woesik, 2012; van Woesik y Randall, 2017).

Sin embargo, la transmisión de las enfermedades coralinas también puede estar dado por medio de vectores. Entre los vectores de enfermedades coralinas más estudiados se encuentran los peces coralívoros, como los peces mariposa asociados a varias enfermedades coralinas (Raymundo *et al.*, 2009); y los invertebrados coralívoros, entre los que se encuentran: los gasterópodos del género *Drupella* asociados a la enfermedad de banda marrón (Nicolet *et al.*, 2013) y la especie *Coralliophila abbreviata* asociada a signos blancos en Acroporidos (Williams y Miller, 2005; Sutherland *et al.*, 2011), y por último, los gusanos de fuego (poliquetos) como la especie *Hermodice carunculata* reportado como vector del patógeno *Vibrio shiloi* causante del blanqueamiento de coral en *Ocullina patagónica* (Sussman *et al.*, 2003).

2.3. Brotos de signos blancos

Las epizootias o brotes de enfermedad pueden ser el resultado de una disminución de la resistencia de la población hospedera, por la introducción de un nuevo patógeno en una población, por el aumento en el número de patógenos, o por cambios en las variables físicas (Peters, 1997; Sutherland *et al.*, 2004); así como por la degradación o alteración del ambiente (Lesser *et*

al., 2007; Mera y Bourne, 2017). Esto se explica con el modelo de la triada epidemiológica, donde la enfermedad es el resultado de la interacción entre tres factores: el huésped, el agente y el ambiente (Snieszko, 1974; Work *et al.*, 2008). Estos eventos epizooticos se caracterizan por un aumento en la velocidad a la que nuevos organismos se infectan y en la tasa de mortalidad (Harvell *et al.*, 2008).

En términos técnicos, una epizootia se define cuando el valor de R_0 es mayor que uno, siendo R_0 , el número promedio de infecciones producidas cuando un individuo infectado se introduce en una población de organismos susceptibles (Harvell *et al.*, 2008). Se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$R_0 = \frac{NT_2 - NT_1}{NT_1}$$

Donde:

NT_1 : El número de colonias infectadas en el tiempo 1

NT_2 : El número de colonias infectadas en el tiempo 2.

Las epizootias tienen varias etapas (Figura 1). La primera se da cuando en una población unos pocos organismos se infectan. Posteriormente, ocurre un crecimiento exponencial del número de infectados debido a la susceptibilidad que estos presentan. Una vez alcanzado el tamaño crítico, el brote comienza a disminuir debido a la inmunidad o muerte de la población susceptible, o incluso por la recuperación de los individuos afectados (Harvell *et al.*, 2008).

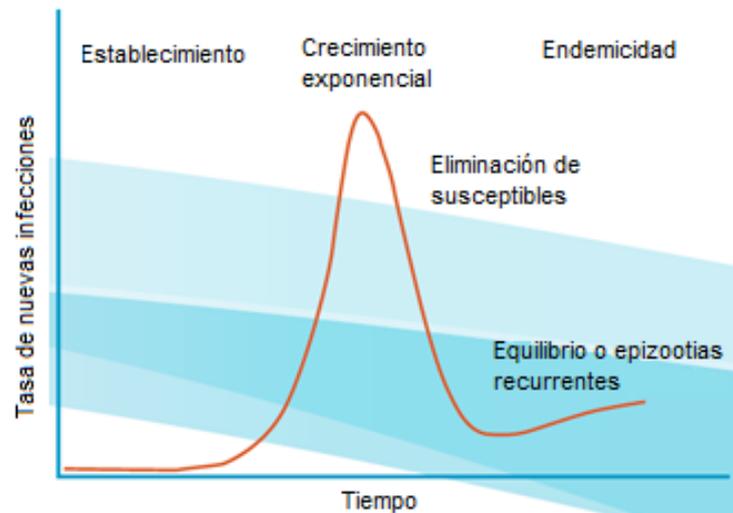


Figura 1. Representación de las etapas de un brote. (Tomado y modificado de: Harvell *et al.*, 2008).

Un grupo de enfermedades coralinas que se presenta a modo de epizootia se relaciona con la pérdida de tejido, y estas enfermedades han recibido diferentes nombres dependiendo la morfología de las lesiones y las especies a las que afecta. A este grupo de enfermedades coralinas que se caracterizan por presentar lesiones de pérdida de tejido que aún no están colonizados por algas, separando el esqueleto del tejido aparentemente sano, se les denomina signos blancos (WS, por sus siglas en inglés) (Bythell *et al.*, 2004; Bourne *et al.*, 2016); que incluyen las enfermedades como banda blanca (tipo I y II), plaga blanca (tipo I, II y III), viruela blanca (Randall *et al.*, 2014) y pérdida de tejido de corales duros (Álvarez-Filip *et al.*, 2019). Cabe mencionar, que en el presente trabajo se utilizará el término “signo”, en vez de “síndrome” puesto que tan solo se observó un solo signo (pérdida de tejido) en vez de un síndrome, el cual es un conjunto de signos o síntomas que juntos comprenden la enfermedad (Stedman, 1976).

Enfermedad de banda blanca (WBD)

La enfermedad de banda blanca (WBD, por sus siglas en inglés) (Figura 2A) se caracteriza por dejar en el organismo una banda lineal de pérdida aguda de tejido de 2 a 20 cm de ancho. Esta banda separa el esqueleto expuesto del tejido sano (Sutherland *et al.*, 2004; Harvell *et al.*, 2008). La enfermedad tiene una tasa de avance rápida (4-5 cm por día), comenzando en la base y desplazándose hacia las puntas (Ritchie y Smith, 1998; Williams y Miller, 2005; Gil-Agudelo *et al.*, 2009; Kline y Vollmer, 2011). La WBD afecta a especies ramificadas como *Acropora palmata* y *A. cervicornis* (Sutherland *et al.*, 2004; Sutherland *et al.*, 2016). Esta enfermedad se ha categorizado como banda blanca tipo – I (WBD-I) y banda blanca tipo- II (WBD-II) de acuerdo a la tasa de avance de la lesión (Sutherland *et al.*, 2004; Gil-Agudelo *et al.*, 2009; Mera y Bourne, 2017), siendo esta de 5.5 mm/día (Gladfelter, 1982) y 4-5 cm/día (Ritchie y Smith, 1998; Williams y Miller, 2005) respectivamente.

La enfermedad de banda blanca tipo- 1 (WBD-I) se describió en 1977. Un evento epizoótico de esta enfermedad fue responsable de la mortalidad de un 80% de las especies *Acropora cervicornis* y *A. palmata* en el Caribe. La de tipo 2 (WBD-II) fue descrita en 1982 (Gil-Agudelo *et al.*, 2006; Weil y Rogers, 2011). Esta última comienza con un blanqueamiento en el margen seguido de un margen necrótico. La etapa del blanqueamiento avanza más rápido que la necrótica (Ritchie y Smith, 1998). El patógeno causante para la de tipo-I es una bacteria gram negativa, mientras que para la tipo-II es la bacteria *Vibrio carchariae* (Harvell *et al.*, 2007; Harvell *et al.*, 2008).

Enfermedad de plaga blanca (WPD)

La enfermedad de plaga blanca (WPD, por sus siglas en inglés) (Figura 2B) se caracteriza por presentar lesiones con distribución focal o multifocal en la colonia de coral y un margen de lesión con un patrón lineal o anular. El tejido próximo al esqueleto expuesto puede blanquearse. La pérdida de tejido generalmente comienza en la base o en el margen de la colonia, o incluso en el margen de una lesión antigua y tiene una tasa de avance de 1 mm a 10 cm por día, provocando mortalidad parcial o total de las colonias afectadas (Harvell *et al.*, 2008; Richardson, 2016). Esta enfermedad afecta a especies coralinas masivas (Raymundo *et al.*, 2008). Hasta la fecha se han descrito tres tipos de plaga blanca: I, II, y III; los cuales difieren en la tasa de progresión de pérdida de tejido (Richardson *et al.*, 2001; Weil *et al.*, 2006; Harvell *et al.*, 2008; Soffer *et al.*, 2014) presentando valores de 3.1 mm/día, 2cm/día (Gil-Agudelo *et al.*, 2009) y <1 cm/día respectivamente (Bythell *et al.*, 2004). Respecto a la etiología de la enfermedad, el patógeno causante de WPD-I fue una bacteria gram negativa (Harvell *et al.*, 2007), mientras que para la enfermedad de tipo-II el patógeno causante descrita fue la bacteria *Aurantimonas coralicida* (Denner *et al.*, 2003; Harvell *et al.*, 2008).

La plaga blanca tipo-I (WPD-I) se reportó por primera vez en la especie *Mycetophyllia ferox* en las costas de Florida en el arrecife Carysfort (Dustan, 1977). Una década después, en el mismo arrecife observaron esqueletos de corales muertos intactos y ausencia de colonias de la especie *M. ferox* entre otras; además, reportaron que la enfermedad de la plaga blanca continuaba (Dustan y Halas, 1987). Así mismo, en ese mismo año se reportó un brote de

WPD-I en un arrecife de Bahamas, donde los corales principalmente afectados fueron del género *Orbicella* (antes *Montastraea*); sin embargo, la mayoría de las colonias de *M. ferox* no fueron afectadas, sugiriendo una posible resistencia a la enfermedad (Dustan, 1987).

Posterior a esos eventos epizoóticos, en 1995, se observó un nuevo brote de plaga blanca en los arrecifes “Alligator” (Florida), el cual afectó a un total de 17 especies coralinas, entre ellas *Dichocoenia stokesi* fue la más afectada; éste se reportó como la enfermedad de plaga blanca tipo II (WPD-II), ya que, presentaba una tasa de avance mayor que la anteriormente descrita y afectaba a un número mayor de especies (Richardson *et al.*, 1998a). Nuevas epizootias de WPD-II se reportaron para los años 1995, 1996 y 1997 donde se vieron afectados los arrecifes del sur de Florida: los Cayos del medio en 1995, los Cayos del sur y “Dry Tortugas” en 1996, y los arrecifes del norte de Miami en 1997. La incidencia de la enfermedad se reportó para los meses de junio a octubre para los tres años (1995, 1996, 1997) (Richardson *et al.*, 1998b).

Un nuevo brote de enfermedad con lesiones similares a la plaga blanca I y II se observó en el año 1999, en los arrecifes de los Cayos del norte de Florida; donde esta vez las colonias afectadas eran de tamaños grandes (3-4 m de diámetro) y de las especies coralinas *Colpophyllia natans* y *Orbicella annularis*. Se determinó que este nuevo brote era diferente a lo anteriormente descrito, y se le denominó plaga blanca tipo III (WPD-III); este presentó una tasa de avance mucho mayor a la reportada para la de tipo I y II, además, de

afectar a un número inferior de especies (Richardson *et al.*, 2001). A parte de los arrecifes de Florida, se vieron afectados por esta última plaga arrecifes de Puerto Rico y Venezuela (Weil, 2004).

Enfermedad de parche blanco (WPX)

La enfermedad, exclusiva de *Acropora palmata* y conocida como parche blanco, parches de necrosis o white-pox en inglés (WPX) (Figura 2C) fue descrita en 1996 (Holden, 1996) y se conoce también como viruela blanca y necrosis irregular (Weil y Rogers, 2011). Provoca lesiones focales difusas o multifocales, que en ciertos casos llegan a unirse generando una lesión de mayor tamaño. Una vez la enfermedad se detiene, algunas colonias logran sanar las lesiones cuando el tejido vivo vecino crece hacia adentro (Rodríguez-Martínez *et al.*, 2001). La enfermedad causó lesiones de 1 - 80 cm² de área, una tasa de avance de 2,5 cm²/día y el patógeno causante fue la bacteria *Serratia marcescens*, descrita en *A. palmata* (Patterson *et al.*, 2002). Sin embargo, en estudios posteriores observaron que esta bacteria no parecía ser el principal patógeno en algunos casos de WPX, sugiriendo que otros patógenos e incluso factores de estrés pueden contribuir a los signos de la enfermedad (Joyner *et al.*, 2015; Sutherland *et al.*, 2016).

Enfermedad de pérdida de tejido de corales duros (SCTLD, por sus siglas en inglés)

En 2014, al sureste de Florida comenzó una epizootia de signos blancos, la cual se extendió hacia el sur como hacia el norte. Las especies de coral que

más se vieron afectadas fueron: *Eusmilia fastigiata*, *Dichocoenia stokesi*, *Meandrina meandrites*, *Colpophyllia natans* (Figura 2D), *Diploria labyrinthiformis*, *Pseudodiploria strigosa* y *Orbicella annularis*; las cuales, presentaron una prevalencia combinada promedio del 92% (Precht *et al.*, 2016). Esta enfermedad coralina se ha denominado enfermedad de pérdida de tejido de corales duros (SCTLD, por sus siglas en inglés). Desde entonces, esta epizootia ha ido en aumento al sur de Florida, siendo el evento de 2016 el que ha causado mayor impacto en los arrecifes coralinos. Estos brotes han afectado a 11 especies de las 24 estudiadas. Las especies que presentaron mayor prevalencia en 2016 fueron *E. fastigiata*, *Montastraea cavernosa*, *Solenastrea bournoni* y *O. annularis* (Walton *et al.*, 2018).

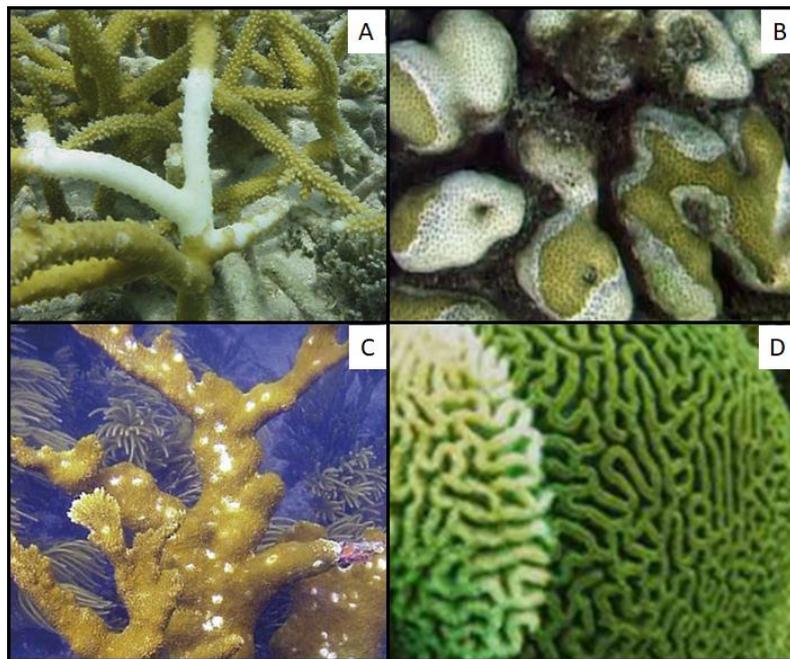


Figura 2. Enfermedades coralinas que se incluyen dentro de los signos blancos. A: Enfermedad de banda blanca (WBD) en *Acropora cervicornis*, tomado de: Weil *et al.* (2006); B: Enfermedad de plaga blanca (WPD) en *Orbicella annularis*, tomado de Miller *et al.* (2009); C: Enfermedad de viruela blanca (WPX) en *Acropora palmata*, tomado de: Weil *et al.* (2006); D:

Enfermedad de pérdida de tejido en corales duros (SCTLD) en *Colpophyllia natans*, tomado de: Perch *et al.* (2016).

2.4. Epizootia de signo blanco en 2018 y 2019

En 2018, el brote de signos blancos reportado desde 2014 en los arrecifes de Florida continúa. La prevalencia de esta enfermedad en Florida alcanzó el 80% de las colonias presentes en una misma zona (AGRRA, 2018). Las especies afectadas fueron *Dichocoenia stokesii*, *Stephanocoenia intersepta*, *Eusmilia fastigiata*, *Siderastrea siderea*, *Agaricia spp.*, *Meandrina meandrites*, *Montastraea cavernosa*, *Orbicella spp.* y *Solenastrea bournoni* (Walton *et al.*, 2018). Actualmente, ya se han observado un total de 20 especies coralinas constructoras de arrecife afectadas de las 45 que hay; incluyendo cinco especies catalogadas en peligro de extinción (FDEP, 2019). Así mismo, en la costa norte de Jamaica observaron una epizootia con características similares en 2018 en *Meandrina jacksoni*, *Pseudodiploria strigosa*, *Diploria labyrinthiformis*, *Colpophyllia natans* (Figura 3A), *Orbicella spp.*, *M. cavernosa* y *S. siderea*, y de igual forma que en Florida se observó un avance rápido de este brote (AGRRA, 2018). De igual manera, en Puerto Rico observaron signos similares en noviembre de 2019 en *P. strigosa*, *P. clivosa*, *S. siderea* (Figura 3B), *D. labyrinthiformis*, *C. natans*, *Dendrogyra cylindrus* y *M. cavernosa* (Weil *et al.*, 2019).

En el Caribe mexicano también se empezaron a observar corales con signos similares de enfermedad en mayo 2018 y con mayor abundancia en especies con forma meandroide, al igual que en Florida y Jamaica. Sigue el mismo

patrón de rápida extensión y alta tasa de mortalidad (Álvarez-Filip, 2018). Hasta la fecha este signo ha afectado a 24 de 49 especies de coral, entre las que se incluye algunos constructores arrecifales importantes, como: *P. strigosa* (Figura 3C), *M. meandrites*, *S. siderea*, *D. labyrinthiformis*, presentando una prevalencia de 40%, 38%, 26% y 25% respectivamente. De la misma manera, *D. cylindrus* y *E. fastigiata* a pesar de no ser constructoras arrecifales importantes, se han reportado afectadas con altas prevalencias, 57% y 33% respectivamente. Respecto a estas especies, para dos de ellas, *D. cylindrus* y *M. meandrites* se han reportado posibles extinciones locales a consecuencia de esta epizootia. Así mismo, se ha señalado que la prevalencia de estos signos en los arrecifes del Caribe mexicano en 2018 ascendió a un 25.9%, además de presentar una mortalidad de colonias de coral del 12.9% (Álvarez-Filip *et al.*, 2019). No obstante, para marzo de 2019 a pesar de que la prevalencia de SCTLD disminuyó hasta un 12%, la mortalidad incrementó a un 58% (Estrada-Saldívar *et al.*, 2020).

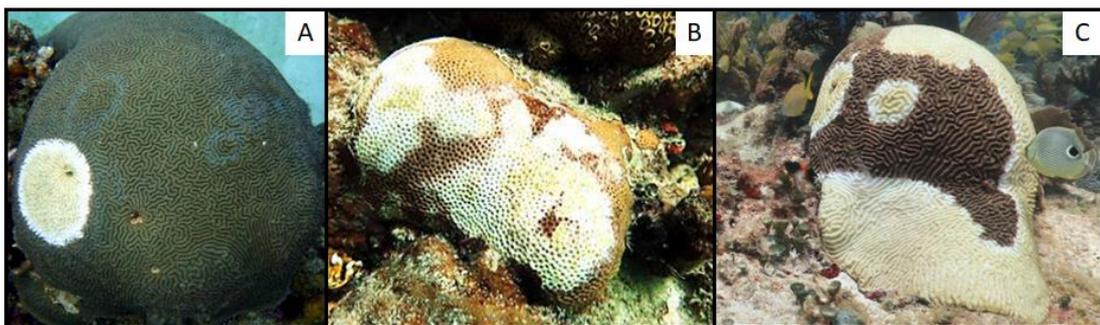


Figura 3. Epizootia de la enfermedad de pérdida de tejido en corales duros (SCTLD, por sus siglas en inglés) en 2018 y 2019. A: *Colpophyllia natans* (Jamaica), tomado de: AGRRA (2018); *Siderastrea siderea* (Puerto Rico), tomado de Weil *et al.* (2019); C: *Pseudodiploria strigosa* (Caribe mexicano), tomado de: Álvarez-Filip *et al.* (2019).

Para los arrecifes del Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (SALT), los signos blancos en corales se registraron por primera vez en un muestreo llevado a cabo en 2012. En aquel entonces no se consideró la presencia de una epizootia de signos blancos, debido a la baja prevalencia que presentaban (<5%) en todo el sistema (García-Ayala, 2017). Sin embargo, en el verano de 2018, se observó un incremento aparente de corales afectados por los signos blancos coincidiendo en tiempo con lo ocurrido en el Caribe y Florida.

El presente estudio pretende documentar la epizootia que se desarrolla en el arrecife Tuxpan, Veracruz mediante la descripción del parámetro epidemiológico prevalencia; así como las especies de coral que son afectadas. De igual manera, aportará al conocimiento de su patogénesis y dinámica por medio de la caracterización espacial de las colonias enfermas utilizando análisis estadísticos para conocer el tipo de transmisión entre colonias.

III. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

- ◆ Caracterizar la epizootia de signos blancos en el arrecife Tuxpan en los veranos de 2018 y 2019.

3.2. Objetivos particulares

- ◆ Describir morfológicamente las lesiones asociadas con signos blancos en corales y estimar la prevalencia del signo.
- ◆ Caracterizar el ambiente en el que se presenta el brote de la enfermedad mediante la descripción de la variación en la temperatura superficial del mar y de la concentración de clorofila al momento del brote en el arrecife Tuxpan.
- ◆ Comprobar si el brote sigue patrones de una enfermedad contagiosa.

IV. ÁREA DE ESTUDIO

El arrecife Tuxpan es uno de los seis arrecifes emergentes que conforman el Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (SALT), ubicado al norte de Veracruz en el golfo de México (Ortiz-Lozano *et al.*, 2013). Este Sistema Arrecifal es un Área Natural Protegida (ANP) de carácter de Área de Protección de Flora y Fauna (APFF) (DOF, 2009).

En esta región se ha reportado un clima de tipo Aw² (e) (clasificación de Köppen) que corresponde a un clima cálido subhúmedo (García, 2004). Esta región se caracteriza por tener tres temporadas climáticas: nortes (Noviembre a Febrero), secas (Marzo a Junio) y lluvias (Julio a Octubre) (Morán-Silva *et al.*, 2005). De manera general, los vientos dominantes se desplazan de este a oeste (De Velasco y Winant, 1996). Sin embargo, en la temporada de nortes los vientos generalmente soplan del norte, estos se denominan “nortes” y pueden alcanzar una intensidad de 110km/h (López-Portillo *et al.*, 2012) registrando una temperatura mínima de 15°C (Salas-Pérez *et al.*, 2018a). Así mismo, el estado de Veracruz está expuesto a huracanes y ciclones tropicales cada año, iniciando la temporada de estos fenómenos el 1 de Junio y terminando el 30 de noviembre (Rosengaus-Moshinsky *et al.*, 2002). Entre 1951 y 2011, un total de 11 huracanes han impactado en la costa norte de Veracruz, y en los arrecifes del SALT (SEMARNAT y CONANP, 2014).

Este régimen de vientos influye en las corrientes marinas presentes en esta área (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008) de las diferentes estaciones (vientos del suroeste en primavera-verano y en otoño-primavera “nortes” y

viento del sureste) (Salas-Pérez *et al.*, 2012). Las corrientes marinas en el área presentan un flujo dominante hacia el noroeste-noreste; sin embargo en las estaciones de primavera-invierno el flujo se dirige hacia el sureste por la presencia de los “nortes” (Salas-Pérez *et al.*, 2018b; Salas-Monreal *et al.*, 2015). Así mismo, el giro ciclónico presente en la Bahía de Campeche durante el otoño-invierno influye sobre las corrientes (Salas-Pérez *et al.*, 2018b). Este movimiento de corrientes facilita potencialmente el intercambio poblacional de organismos arrecifales como gorgonias (Jordán-Dahlgren, 2002) y corales (Salas-Monreal *et al.*, 2018) entre los diferentes sistemas arrecifales, generando la conectividad entre los arrecifes del norte y sur de Veracruz, e incluso conectándolos con los arrecifes del banco de Campeche y Mar Caribe (Salas-Monreal *et al.*, 2017).

El área arrecifal presenta un promedio de temperatura superficial del mar (TSM) y temperatura del aire superficial (TAS) de 26.4°C y 25.5°C respectivamente; además de una salinidad promedio de 35.93 ups (Carrillo *et al.*, 2007). El régimen de marea predominante en la zona es de tipo diurno (Salas-Pérez *et al.*, 2008). Respecto al oleaje, su incidencia y potencial es mayor en la región de Tuxpan que en otras regiones de Veracruz (Cuevas *et al.*, 2019).

La formación arrecifal Tuxpan presenta una forma elipsoide y está ubicada en las coordenadas 21° 01' N y 97° 11' W a 12 km de la desembocadura del río Tuxpan (Figura 4). Cuenta con una longitud de 0.5 km y una anchura de 1.2 km, teniendo un área de superficie total de 97.9 ha. El norte de este arrecife

alcanza una profundidad máxima de 27 metros, mientras que para la zona al oeste se reporta una profundidad máxima de 3 metros (Ortiz-Lozano *et al.*, 2013; SEMARNAT y CONANP, 2014).

A la fecha se han registrado en este arrecife 36 especies de corales escleractinios (González-Gándara y Salas-Pérez, 2019), 18 especies de esponjas marinas (González-Gándara *et al.*, 2009), 139 especies de peces (González-Gándara *et al.*, 2013), 23 especies de algas césped (Aguilera-Pérez y De la Cruz-Francisco, 2017) y 39 especies de macroalgas (González-Gándara *et al.*, 2007). En lo que respecta a los corales, las principales especies constructoras del arrecife son *Orbicella annularis*, *O. faveolata*, *Colpophyllia natans*, *Montastraea cavernosa*, *Siderastrea siderea*, *Pseudodiploria strigosa*, *P. clivosa* y *Acropora palmata* (Jordán-Garza *et al.*, 2015). Cabe destacar que cuatro especies presentes en el arrecife, concretamente *A. palmata*, *A. cervicornis*, *O. annularis* y *O. faveolata*, están incluidas en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 bajo el estatus de amenazada (SEMARNAT y CONANP, 2014; DOF, 2019).

Este arrecife cuenta con una laguna arrecifal que presenta un pequeño parche del pasto marino *Thalassia testudinum* y un parche de fragmentos de coral; además de una pendiente de barlovento y otra en sotavento donde se presenta un sustrato de roca coralina (González-Gándara *et al.*, 2007). La laguna arrecifal es la zona arrecifal con menor densidad coralina, donde se encuentran principalmente las especies de coral *C. natans*, *P. astreoides*, *S. siderea* y *S. radians*; mientras que en la pendiente de barlovento abundan las

colonias de coral de las especies *C. natans*, *O. annularis*, *P. strigosa*, *P. astreoides*, *M. cavernosa*, *O. faveolata*, *S. siderea* y *M. lamarkiana*. El área de sotavento, a diferencia del de barlovento, presenta una mayor abundancia y densidad coralina, en la que abundan principalmente las especies *P. strigosa*, *C. natans*, *O. annularis*, *M. cavernosa*, *O. faveolata*, *S. siderea* y *P. astreoides*. Por último, la punta arrecifal se caracteriza por presentar colonias de las especies *P. strigosa*, *P. astreoides*, *M. cavernosa*, *S. siderea*, *P. clivosa* y *A. palmata* (Jordán-Garza *et al.*, 2015); además de ser el área con mayor presencia de erizos (González-Gándara *et al.*, 2007).

Esta área afronta un elevado tránsito de buques que transportan diferentes cargas o combustible y que cuando no respetan las rutas de navegación han llegado a encallar en el arrecife; causando daño físico, afectando a los organismos residentes e incrementando la erosión arrecifal. Estos buques, además, descargan sus aguas de lastre, liberando al mar contaminantes y posiblemente especies invasoras que son transportados por corrientes y mareas a los arrecifes amenazando su biodiversidad nativa (SEMARNAT y CONANP, 2014).

Por último, este arrecife se encuentra frente al Municipio de Tuxpan Rodríguez Cano y en la desembocadura del río Tuxpan. Este río está contaminado por las actividades humanas que se realizan en la zona alta de la cuenca, como el cambio de uso de suelo, el uso de agroquímicos en cultivos y la descarga de aguas residuales industriales y urbanas no tratadas (Gutiérrez-Ruiz *et al.*, 2011; Galván-Mendoza, 2013; SEMARNAT y CONANP, 2014). Así mismo, en

los últimos años se está presentando un mayor desarrollo poblacional alcanzando un total de 161,829 habitantes en el municipio Tuxpan que representó un incremento desde 2010 (SEDESOL, 2013) de casi 20 mil habitantes cinco años después (SNIM, 2015). Este crecimiento poblacional aunado al turismo que cuenta con un total de 67 lugares para hospedarse entre hoteles, cabañas, albergues y campamentos, casas amuebladas y pensiones (SECTUR *et al.*, 2018), genera un mayor aporte de aguas negras al mar a través del río Tuxpan (SEMARNAT y CONANP, 2014). Sin embargo, a pesar de que el río esté contaminado, hasta la actualidad no hay estudios que demuestren que el río Tuxpan es una fuente directa de aporte de sedimentos y contaminantes al arrecife Tuxpan.

Para la realización de este trabajo, al estar trabajando dentro de un área protegida, pero sin recolección de muestras de especies protegidas, no se necesita permiso de vida silvestre. Sin embargo, se está en coordinación con las autoridades de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) encargadas del Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan.

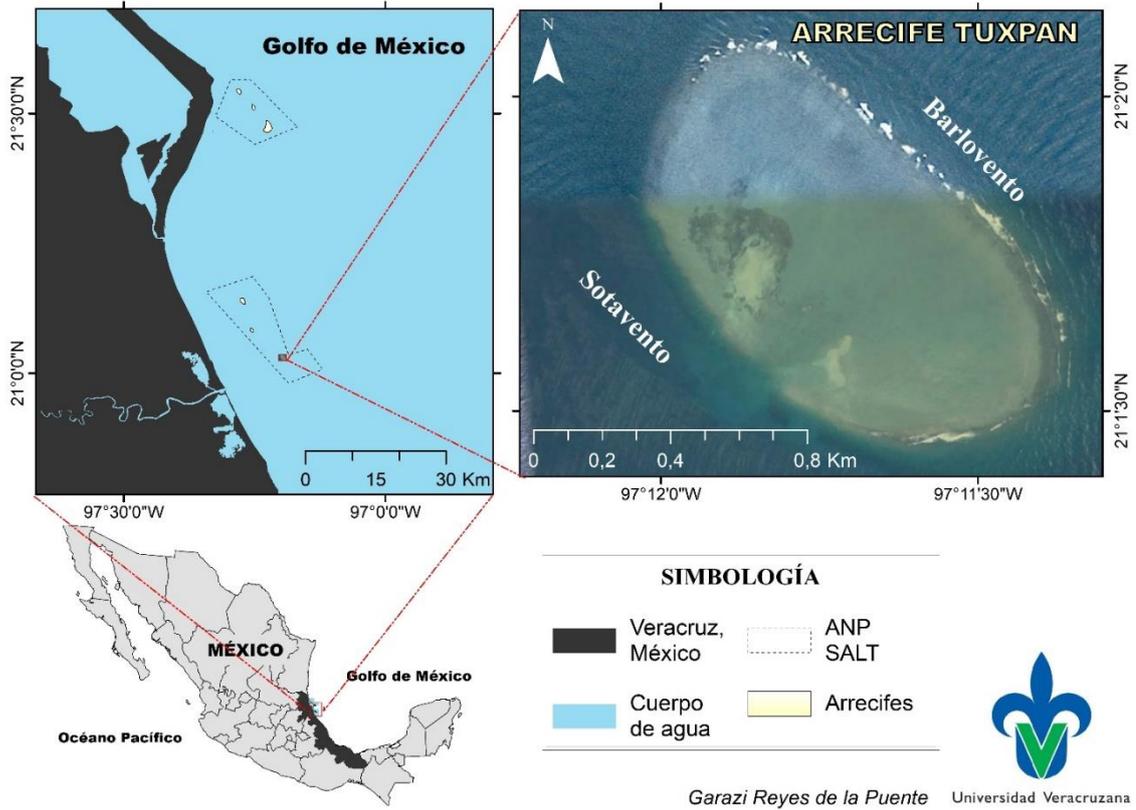


Figura 4. Posición geográfica del arrecife Tuxpan, Veracruz.

V. MATERIAL Y MÉTODOS

5.1. Trabajo de campo

El estudio se llevó a cabo en la pendiente de sotavento del arrecife Tuxpan (Figura 5), entre los cinco y 10 metros de profundidad, dado que es el área con mayor cobertura coralina (González-Gándara y Salas-Pérez, 2019).

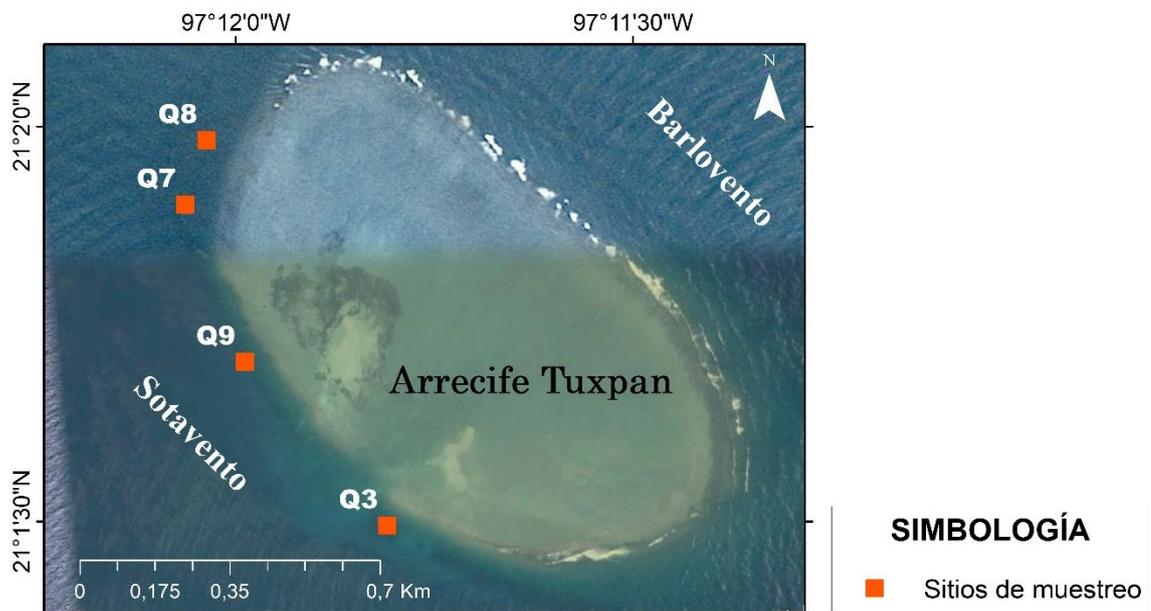


Figura 5. Representación de los sitios de muestreo en el arrecife Tuxpan.

Descripción morfológica y estimación de la prevalencia asociada a los signos blancos.

Por medio de buceo autónomo (equipo SCUBA), se realizaron dos censos de signos blancos (veranos de 2018 y 2019) mediante cuatro cuadrantes permanentes (10m de ancho por 10m de largo) que se subdividieron en videotransectos (10 de 1m de ancho por 10m de largo) localizados en los sitios conocidos como Q3, Q7, Q8 y Q9. El tamaño del cuadrante se considera

adecuado, pues según Green (1979) el tamaño de la unidad de muestreo debe ser 20 veces mayor al tamaño medio del organismo. Utilizando datos de un premuestreo de 10 transectos (50x2m), el cual incluyó un total de 2,667 colonias coralinas, se observó que el tamaño medio de las colonias fue de 32.24 ± 27.49 cm ($\bar{x} \pm DE$). La elección de los sitios y su nomenclatura fue inicialmente al azar en el 2012 (García-Ayala, 2017) y, a partir del 2018, se hicieron los cuadrantes permanentes colocando cuatro estacas de metal en el substrato arrecifal en las cuatro esquinas de cada cuadrante. La grabación fue por medio de una cámara © GoPro Hero Black 6, la cual iba unida a una estructura en forma de "T", fabricada con tubos de PVC, que contó con una altura de un metro para mantener la misma distancia a lo largo de todo el videotransecto.

En el laboratorio, los videos se convirtieron a formato "jpg" mediante el software "Free video to jpg converter". Cada video se transformó a 200 fotogramas solapados y se creó una base de datos. En esta se anotaron las especies de coral presentes, el tamaño máximo y mínimo (cm) de las colonias, la presencia/ausencia del signo blanco, y la presencia de organismos sobrecreciendo a cada coral, tales como: esponjas, *Erythropodium caribaeorum* (coral blando) y erizos, entre otros. Para medir el tamaño de las colonias coralinas se utilizó como escala la cinta métrica que dividía los transectos y la base de la estructura de PVC, la cual mide 10 cm. Debido al método empleado, la medición de estas colonias presentó un error de 5.7 ± 5.56 cm ($\bar{x} \pm DE$). Para calcular este error, se realizaron fotografías a 20 objetos (cuyo tamaño real era conocido) y se midió su tamaño utilizando la

misma escala que se utilizó en las colonias coralinas. El error para cada objeto fue el producto (valores absolutos) de la resta entre el tamaño real y el tamaño en la fotografía.

Con la información obtenida por medio de los dos censos, se describió morfológicamente el signo blanco usando el árbol de decisiones de Raymundo *et al.*, (2008) (Figura 6), donde especifica los diferentes tipos de margen, coloración y patrón de lesión que pueden presentar los signos en corales duros, pudiendo describirlos morfológicamente de una manera más concreta y sistemática. Las lesiones también difieren por el tiempo en el que estas se generan pudiendo ser lesiones agudas o subagudas. Las lesiones agudas presentan una lesión de color blanco indicando una mortalidad del tejido reciente (horas-días) en la cual no se observa colonización por algas, mientras que las lesiones subagudas son lesiones no recientes (semanas) que presentan un color verde-marrón debido al sobrecrecimiento algal (Work y Aeby, 2006). Sin embargo, en el presente estudio no se diferenció entre aguda y subaguda debido a la calidad de los fotogramas, la cual no permitió observar esa diferenciación. La descripción se realizó de manera cuantitativa, obteniendo los porcentajes de los patrones de signo que presentaba cada especie. Además, se estimó la prevalencia de las lesiones asociadas a la pérdida de tejido y a los cambios en el tiempo de ésta; haciendo una comparativa previa con la base de datos de 2012 (García- Ayala, 2017).

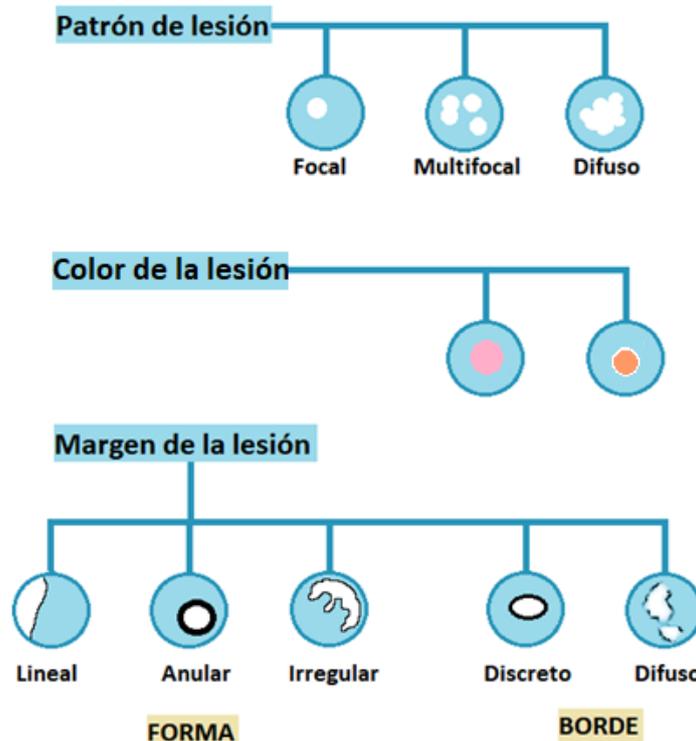


Figura 6. Esquema para describir el patrón de lesión y el tipo de margen de la lesión en los corales escleractinios afectados por enfermedades. Tomado y modificado de: Raymundo *et al.* (2008).

Estimación de la cobertura de coral en los sitios de muestreo

Además, se estimó la cobertura coralina para correlacionarla con la prevalencia de signos blancos en los sitios muestreados. Esta se estimó usando el programa “Coral Point Count with Excel extensions (CPCe)” (Kohler y Gill, 2006), el cual utiliza la superposición de puntos para estimar la cobertura coralina, permitiendo conocer el porcentaje de cada especie coralina y de otros organismos bentónicos, así como de los sustratos abióticos presentes (Stopnitzky, 2014). Se seleccionaron 30 puntos al azar por fotograma y se eliminaron aquellos puntos que cayeron en sombra o estuvieran tapados. En total se analizaron 125 fotogramas, no superpuestos, en cada uno de los cuatro cuadrantes permanentes. Mediante esta técnica

además de la cobertura coralina, se obtuvieron datos de cobertura de roca coralina, arena, coral blando, esponjas y erizos.

Caracterización del ambiente al momento del brote de signos blancos

Se utilizaron series de tiempo de la temperatura superficial del mar (TSM) para establecer si existió un evento de estrés térmico durante o antes de la epizootia del 2018. Para ello, se obtuvo el promedio del mes más cálido (MMM, por sus siglas en inglés), en este caso el mes de septiembre y con esto se calculó el umbral de blanqueamiento, el cual se define como 1°C por encima al promedio mensual más alto (Glynn y D'Croz, 1990; Liu *et al.*, 2006). A continuación, se calcularon las anomalías positivas y se observaron que meses superaron el umbral de blanqueamiento, siendo los más susceptibles al blanqueamiento como a las enfermedades. Las anomalías térmicas son resultado de la diferencia entre el valor observado de TSM y la media climatológica del mes más cálido; y en concreto las anomalías positivas, se consideran aquellas que superan el promedio climatológico de TSM (Ferreira *et al.*, 2013). Con estas anomalías se estableció si existió algún “Degree Heating Weeks” (DHW), que se define como la acumulación de las anomalías positivas durante un periodo de 12 semanas para una ubicación concreta, estas anomalías deben ser $\geq 1^{\circ}\text{C}$, y se denominan anomalías “HotSpot” (Liu *et al.*, 2003; Liu *et al.*, 2014). Por tanto, un DHW es equivalente a una semana de anomalías positivas de 1°C o a media semana de anomalías de 2°C (Liu *et al.*, 2006; Kayanne, 2017).

Los datos de temperatura diarios se obtuvieron de “NCEI Daily-OISST-V2 based mainly on AVHRR, Interim” (<https://mydasdata.larc.nasa.gov>). Se descargó la base de datos desde 1997 hasta el 2019, de las coordenadas 21.1 N y 91.1 W, y con los datos diarios se obtuvieron los promedios por mes y por año. Así mismo, se obtuvieron las anomalías positivas de cada año, puesto que el evento ocurrió en verano, cuando la TSM es más cálida.

Por otra parte, se utilizó la serie de tiempo de la concentración de clorofila a (Clo-a) para establecer si existen cambios en la concentración de nutrientes, que a su vez pudieran indicar una calidad de agua reducida para el sistema arrecifal (Parker *et al.*, 2017). La relación entre la Clo-a y los nutrientes radica en que la Clo-a es un indicador de la biomasa fitoplanctónica (Longhurst *et al.*, 1995; Cervantes-Duarte *et al.*, 2017); y por ende un indicador de la concentración de nutrientes, puesto que la actividad fitoplanctónica y algal responde a los nutrientes disponibles en aguas superficiales (Parker *et al.*, 2017).

Los datos de clorofila se obtuvieron del instrumento multidisciplinario Visible and Infrared Imager/Radiometer Suite (VIIRS) a bordo del satélite Suomi-NPP (National Polar-orbiting Partnership) (<https://mydasdata.larc.nasa.gov>); y se descargó la base de datos mensuales desde 2012 hasta el 2019 en las coordenadas 21 N y 91.2 W. Esta variable se analizó por medio de las anomalías tanto positivas como negativas existentes al momento del brote y previo a él, observando si esta variable pudiera estar relacionada con la epizootia de signos blancos. Estas anomalías se obtuvieron de la resta entre

la concentración de clorofila mensual y la climatología mensual (Salgado-Costa, 2014).

Patrón espacial de transmisión de los signos blancos

Se utilizaron los fotogramas de los cuadrantes permanentes muestreados en los veranos de 2018 y 2019, y se seleccionaron aquellos que no estaban superpuestos. Por medio del programa “Image Composite Editor” (Microsoft, 2020) se unieron formando una única imagen de cada videotransecto que conformaron los cuadrantes (Figura 7).

Posteriormente, utilizando las imágenes de los videotransectos, se midieron las distancias existentes entre las colonias coralinas tanto sanas como enfermas, marcando aquellas que presentaban signo blanco; de esta manera se conoció la distribución espacial del signo blanco en cada cuadrante. La medición se llevó a cabo utilizando el largo de los transectos como eje “y”, con valores desde 0 a 10 metros, y el ancho acumulado de los transectos adyacentes que conforman el cuadrante fue la medida para el eje “x”, con valores desde 0 a 10 metros.



Figura 7. Imagen de un videotransecto perteneciente al sitio Q9.

Por último, con las imágenes de los videotransectos y la identificación de cada colonia en ambos años se identificaron los casos nuevos de signos blancos para el verano de 2019 (incidencia) y las colonias recuperadas, siendo estas aquellas en las que en 2019 los signos blancos no eran visibles. Además, se midió la tasa de avance ($\text{cm}^2/\text{año}$, $\text{cm}^2/\text{día}$, $\text{cm}/\text{día}$) en las especies coralinas *O. annularis* y *C. natans* usando los fotogramas en los que las colonias y los signos blancos que se observaron perfectamente en ambos años de muestreo

para poder realizar la medición correctamente con el programa “Image J” (Schneider *et al.*, 2012).

5.2. Análisis de datos

Descripción morfológica y estimación de la prevalencia asociada a los signos blancos.

Los ensamblajes coralinos se describieron en cada sitio usando análisis multivariados (nMDS, ANOSIM, SIMPER) en el programa estadístico Past (Hammer Ø *et al.*, 2001). Así mismo, se calculó la prevalencia de los signos blancos (i) por especie de coral (j) mediante las siguientes fórmulas:

$$Prevalencia_{Especie\ j/signo\ i} = \frac{colonias\ con\ signo}{total\ colonias\ de\ la\ especie\ j}$$

Para estimar el valor de la prevalencia de signos blancos por sitio se utilizó un modelo general lineal bayesiano, para cada especie hospedera en cada sitio de muestreo y para cada año mediante el programa estadístico “OpenBUGS” (OpenBUGS, 2014). Se utilizó la función Logit, la cual es una regresión logística, similar a la regresión lineal pero para valores binomiales (Diluvi, 2017). La función logit se calculó como:

$$\text{Logit}(p) = \ln\left(\frac{p}{1-p}\right) = \beta_1Q_3 + \beta_2Q_7 + \beta_3Q_8 + \beta_4Q_9$$

Donde, la (p) es la prevalencia y β es la pendiente de la recta (Camarero-Rioja *et al.*, 2015).

La prevalencia (p) fue descrita por la función de probabilidad Binomial, y una distribución Beta (parámetros α y β) para el año 2018. Sin embargo, para el 2019 se utilizó una distribución Beta (parámetros α y β) previa (según los resultados del 2018) para hacer inferencias en p según el número total de colonias con signos sobre el total de las observaciones siguiendo el teorema de Bayes (Berger, 1985; McCarthy, 2007). Se estimaron las prevalencias medias y los intervalos creíbles del 95%. Se entiende como un intervalo creíble del 95%, la probabilidad de que el valor real esté en el intervalo del 95%, según los datos observados (Niu *et al.*, 2017). Las diferencias serán estadísticamente significativas cuando los intervalos creíbles no se solapen (Kéry y Royle, 2015), ya que en esta prueba no hay valor de “ p ” ni “ R ”. Las prevalencias (p) se hallaron a través del parámetro β en la función Logit de la siguiente manera (Camarero-Rioja *et al.*, 2015):

$$p = \frac{\exp(\beta i)}{1 + \exp(\beta i)}$$

Así mismo, se hizo una correlación entre la prevalencia de signos blancos, la cobertura coralina y el número de colonias de cada sitio, para evaluar la relación entre ellas. Debido a la distribución binomial de los datos, la correlación se realizó a través de la prueba de “Spearman”, un análisis no paramétrico. Esta correlación se llevó a cabo a través del programa estadístico R (R-Core-Team, 2018).

Caracterización del ambiente al momento del brote de signos blancos

Las series de tiempo de las variables ambientales se realizaron a través de la función “ts” en el programa estadístico R (R-Core-Team, 2018). La serie de tiempo de la TSM fue desde 1997 hasta 2019 y la serie de tiempo de la Clo-a fue desde el 2012 hasta el 2019. A través de estas series se realizó un análisis de tendencia por medio de la función “gls” en el programa estadístico R (librería “nlme”) para cada una de ellas, con objeto de observar si la TSM y la clorofila tienen una tendencia ya sea positiva o negativa a lo largo de los años.

Patrón espacial de transmisión de los signos blancos

La distribución espacial se analizó con el método estadístico de K de Ripley (librería “spatstat” en el programa R), el cual permite caracterizar los patrones de agrupamiento de la enfermedad en distintas escalas espaciales de agregación (cm a m), a partir de datos sobre la posición de los eventos analizados. Este método ha sido utilizado para el estudio de la distribución espacial de enfermedades coralinas (Dixon, 2002; Jolles *et al.*, 2002; Foley *et al.*, 2005). La función representa el número esperado de corales infectados dentro de un radio (r) a partir de un coral infectado escogido de manera arbitraria (Ripley, 1981); y se normaliza dividiendo por el número medio de corales infectados por unidad de área. La función K de Ripley se calcula de la siguiente manera:

$$\hat{K}(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{I_r(d_{ij})}{w_{ij}}$$

Donde, “A” representa el área total del sitio, “n” el número de corales afectados y “d_{ij}” es la distancia existente entre dos corales infectados (i y j). Por otro lado, “I_r (d_{ij})” indica si hay o no un coral infectado dentro del radio (r) del coral; recibiendo valor de 1 si “d_{ij}” < r, y recibiendo 0 en caso contrario. Debido a que los círculos pueden caer fuera del sitio, para evitar los efectos de borde, se añade un factor de ponderación “w_{ij}”, el cual es la proporción de la circunferencia de cada círculo que se encuentra dentro del sitio (Gatrell *et al.*, 1996).

No obstante, tras observar que los resultados de agrupamiento podían no ser concluyentes si la distribución nula de todas las colonias está agrupada, se realizó un modelo hipotético (Anexo I). En el que se presentaron cuatro escenarios diferentes para comparar con el resultado de K de Ripley del presente estudio: colonias agrupadas con signos blancos agrupados; colonias agrupadas con signos blancos de manera aleatoria; colonias con distribución aleatoria con signos blancos agrupados y colonias con distribución aleatoria con signos blancos aleatorios.

Tasa de incidencia, tasa de recuperación y tasa de avance

Previo a la realización del modelo se hallaron las tasas de incidencia y recuperación de los signos blancos (i) por especie de coral (j) en los sitios de muestreo mediante las siguientes ecuaciones:

$$Tasa\ de\ incidencia_{Especie\ j/signo\ i} = \frac{N^{\circ}\ de\ nuevos\ casos\ 2019}{Total\ colonias\ de\ la\ especie\ j}$$

$$Tasa\ de\ recuperación_{Especie\ j/signoi} = \frac{N^{\circ}\ de\ recuperados\ 2019}{Total\ colonias\ de\ la\ especie\ j\ afectadas}$$

De igual forma, se calculó la tasa de avance diaria por área (cm²/día) y lineal (cm/día) para las especies más afectadas por los signos blancos. Esta se realizó partiendo de datos anuales (cm²/año) de la siguiente manera:

$$Tasa\ de\ avance\ área\ (cm^2/día) = \frac{Tasa\ de\ avance\ (cm^2/año)}{365}$$

$$Tasa\ de\ avance\ lineal\ (cm/día) = \sqrt{\frac{Tasa\ de\ avance\ (cm^2/día)}{\pi}}$$

Modelación del brote

Por último, se modeló la epizootia mediante dos modelos epidemiológicos βSI con el programa R (Librería deSolve). El modelo epidemiológico utilizado en este estudio deriva del modelo básico βSIR , en el cual se divide en tres grupos: las colonias susceptibles (S), las colonias infectadas que presentan signo blanco (I) y las colonias removidas (R) (Pliego-Pliego, 2011; Yakob y Mumby, 2011). Este modelo comprende las siguientes ecuaciones diferenciales:

$$\frac{dS}{dt} = -\beta SI$$

$$\frac{dI}{dt} = \beta SI - \gamma I$$

$$\frac{dR}{dt} = \gamma I$$

Siendo, β la tasa de interacción de infectados y susceptibles y γ la tasa de recuperación (Pliego-Pliego, 2011).

Partiendo de esta base, se realizaron dos modelos epidemiológicos βSI . El primero consta de un modelo por categorías de tamaño, el cual se basó en el modelo por categorías realizado para la enfermedad de lunares oscuros en *O. annularis* (Martínez-López, 2020), con ciertas modificaciones en él. Para determinar las categorías a utilizar, se estableció la estructura de tamaños poblacional con base en los tamaños pre-reproductivos de las especies coralinas afectadas por el signo blanco en el arrecife Tuxpan (Szmant, 1986; Soong y Lang, 1992).

En este modelo (Figura 8), se establecieron cuatro grupos: las colonias susceptibles (S), las colonias infectadas que presentan signo blanco (I), las colonias recuperadas (R) y las colonias muertas (M) (Pliego-Pliego, 2011; Yakob y Mumby, 2011); además de las tasas de interacción entre los diferentes grupos y las diferentes categorías: tasa de interacción entre susceptibles e infectados (βSI); tasa de transferencia entre infectados a recuperados (rI); tasa de transferencia de infectados a muertos (mI); tasa de transferencia de recuperados a susceptibles (αR); tasa de transferencia por crecimiento del coral de una categoría a una mayor (gS); y por último, la tasa de transferencia de una categoría a una inferior por reducción del tamaño de la colonia coralina (fI).

El parámetro α , se consideró $\alpha=1$, bajo el supuesto de que todas las colonias recuperadas vuelven a ser susceptibles; el parámetro g se estimó mediante el porcentaje de colonias que con base en el crecimiento anual del coral pasaban a una categoría de tamaño superior; el parámetro f se obtuvo mediante la proporción de colonias que por fisión a causa de la enfermedad redujeron su tamaño y descendieron de categoría; mientras que los parámetros β , r y m se hallaron de la siguiente manera:

Dado que:

$$\beta SI = N^{\circ} \text{ de nuevos casos 2019}$$

Entonces:

$$\beta = \frac{N^{\circ} \text{ nuevos casos 2019}}{N^{\circ} \text{ susceptibles 2018} * N^{\circ} \text{ infectados 2018}}$$

$$r = \frac{N^{\circ} \text{ recuperados}}{N^{\circ} \text{ afectados 2018}}$$

Para estimar la mortalidad:

$$m = \frac{N^{\circ} \text{ afectados 2018} - N^{\circ} \text{ recuperados 2019} + N^{\circ} \text{ nuevos casos 2019}}{N^{\circ} \text{ afectados 2018} + N^{\circ} \text{ nuevos casos 2019}}$$

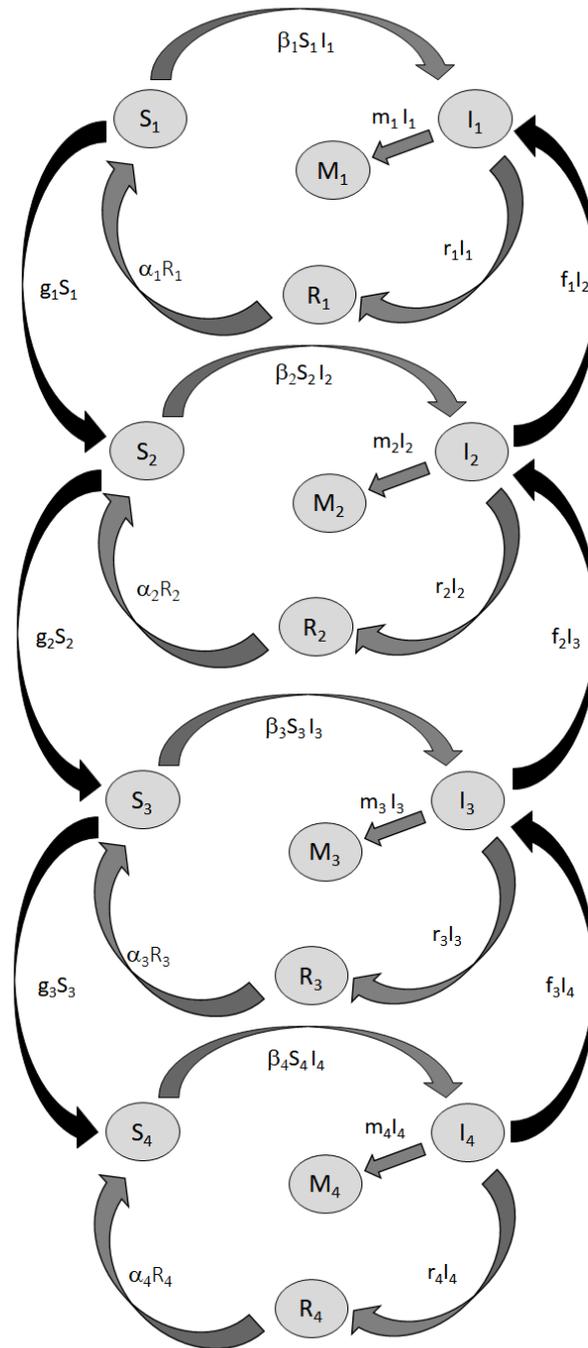


Figura 8. Modelo βSI por categorías de tamaño, en este caso se presentan cuatro categorías. Donde βSI , es la tasa de interacción de infectados y susceptibles; rl es la tasa de transferencia de los individuos infectados a recuperados; ml es la tasa de transferencia de individuos infectados a muertos; αR es la tasa de transferencia de individuos recuperados que vuelven a ser susceptibles; gS es la tasa a la que los organismos por su

crecimiento suben de categoría de tamaño; fI es la tasa de fisión, aquellos individuos que bajan de categoría de tamaño.

Considerando el esquema del modelo anterior (Figura 7), se tomaron en cuenta las siguientes ecuaciones diferenciales para cada categoría de tamaño:

Categoría 1	Categoría 2
$(1) \frac{dS_1}{dt} = -\beta_1 S_1 I_1 + \alpha_1 R_1 - g_1 S_1$ $(2) \frac{dI_1}{dt} = \beta_1 S_1 I_1 - r_1 I_1 - m_1 I_1 + f_1 I_2$ $(3) \frac{dR_1}{dt} = r_1 I_1 - \alpha_1 R_1$ $(4) \frac{dM_1}{dt} = m_1 I_1$	$(1) \frac{dS_2}{dt} = -\beta_2 S_2 I_2 + \alpha_2 R_2 - g_2 S_2 + g_1 S_1$ $(2) \frac{dI_2}{dt} = \beta_2 S_2 I_2 - r_2 I_2 - m_2 I_2 - f_1 I_2 + f_2 I_3$ $(3) \frac{dR_2}{dt} = r_2 I_2 - \alpha_2 R_2$ $(4) \frac{dM_2}{dt} = m_2 I_2$
Categoría 3	Categoría 4
$(1) \frac{dS_3}{dt} = -\beta_3 S_3 I_3 + \alpha_3 R_3 - g_3 S_3 + g_2 S_2$ $(2) \frac{dI_3}{dt} = \beta_3 S_3 I_3 - r_3 I_3 - m_3 I_3 - f_2 I_3 + f_3 I_4$ $(3) \frac{dR_3}{dt} = r_3 I_3 - \alpha_3 R_3$ $(4) \frac{dM_3}{dt} = m_3 I_3$	$(1) \frac{dS_4}{dt} = -\beta_4 S_4 I_4 + \alpha_4 R_4 - g_4 S_4 + g_3 S_3$ $(2) \frac{dI_4}{dt} = \beta_4 S_4 I_4 - r_4 I_4 - m_4 I_4 - f_3 I_4$ $(3) \frac{dR_4}{dt} = r_4 I_4 - \alpha_4 R_4$ $(4) \frac{dM_4}{dt} = m_4 I_4$

En cada categoría de tamaño, la primera ecuación diferencial (1) representa el grupo de los susceptibles, los cuales tienen una pérdida de individuos pasando de ser susceptibles a ser infectados, y por ello la tasa βSI se muestra en negativo. A su vez, en esta ecuación se presenta la tasa αR de

manera positiva, puesto que individuos que están recuperados se incorporan al grupo de los susceptibles. Cabe destacar, que para esta ecuación se deben tener en cuenta las tasas gS , la cual se puede presentar de manera positiva o negativa dependiendo en la categoría que se esté. Por ejemplo, en la categoría 1, la tasa g_1S_1 se muestra en negativo, indicando el paso de colonias susceptibles de la categoría 1 a la categoría 2.

La segunda ecuación diferencial (2), corresponde al grupo de los infectados, donde se incorporan nuevos individuos procedentes del grupo de los susceptibles, por ello la tasa βSI se muestra en positivo. Así mismo, las tasas rl y ml , se muestran en negativo, puesto que hay pérdida de colonias ya sea porque pasan al grupo de los recuperados, o al grupo de las colonias muertas. En este grupo, destaca la tasa fl , la cual puede reflejarse positiva o negativamente, dependiendo la categoría que se observe. Por ejemplo, en la categoría 2, la tasa f_1l_2 se presenta en negativo, indicando la pérdida de colonias que pasan de la categoría 2 a la categoría 1; y la tasa f_2l_3 se muestra en positivo, reflejando la incorporación de colonias previamente en la categoría 3 debido a la reducción del tamaño de la colonia.

La tercera y cuarta ecuación de este modelo no varía entre las categorías como los anteriores dos casos, donde las tasas gS y fl eran diferentes para cada una. La tercera ecuación (3) representa el grupo de los recuperados, donde hay entrada de individuos que previamente estaban infectados y se han recuperado, y por ello la tasa rl se presenta en positivo; así como también hay pérdida de individuos que pasan al grupo de los susceptibles, donde la tasa

αR es negativa. Finalmente, la cuarta ecuación (4), refleja la mortalidad de las colonias, donde solo existe la tasa mI y es siempre positiva, mostrando la transferencia de colonias infectadas a muertas.

El segundo modelo que se realizó para la epizootia de signos blancos en el arrecife Tuxpan, considerando la posibilidad de transferencia del patógeno entre hospederos de las tres especies más afectadas en el arrecife (Figura 9). Para ello, al igual que en el modelo anterior se establecieron los cuatro grupos: susceptibles, infectados, recuperados y muertos; así como las tasas de intercambio entre los diferentes grupos: βSI , rI , mI , αR .

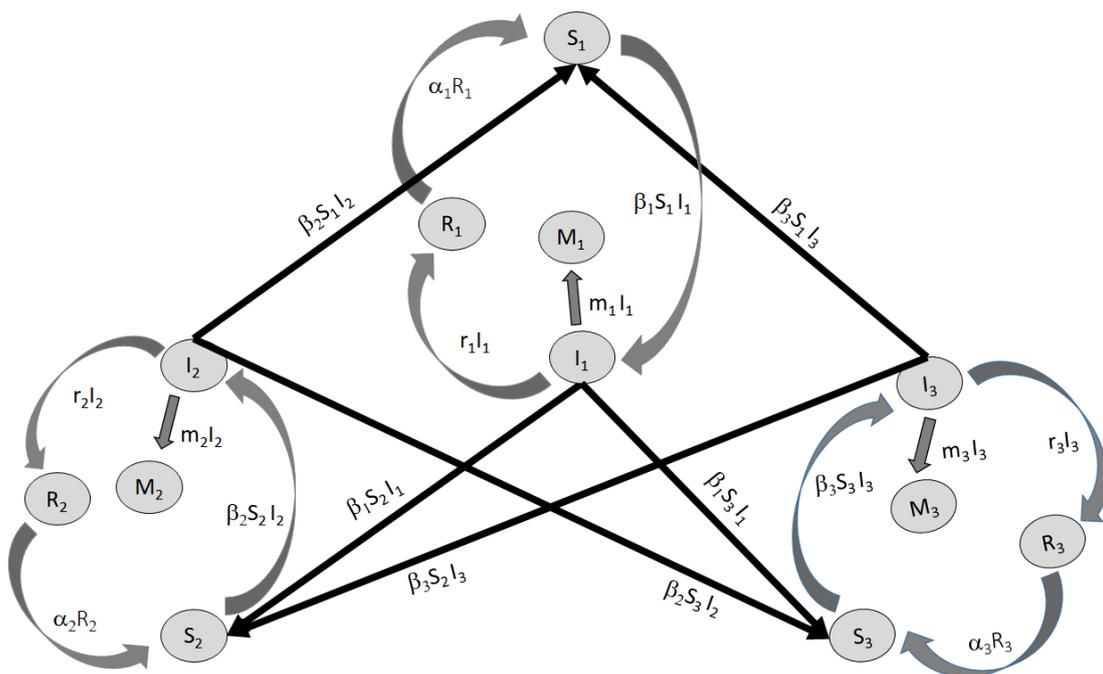


Figura 9. Modelo epidemiológico βSI en tres especies. Donde βSI , es la tasa de interacción de infectados y susceptibles; rI es la tasa de transferencia de los individuos infectados a recuperados; mI es la tasa de transferencia de individuos infectados a muertos; αR es la tasa de transferencia de individuos recuperados que vuelven a ser susceptibles.

Considerando el esquema del modelo de las tres especies, a continuación se muestran las ecuaciones diferenciales para cada especie:

Especie 1	Especie 2
$(1) \frac{dS_1}{dt} = -\beta_1 S_1 I_1 - \beta_2 S_1 I_2 - \beta_3 S_1 I_3 + \alpha_1 R_1$ $(2) \frac{dI_1}{dt} = \beta_1 S_1 I_1 - r_1 I_1 - m_1 I_1$ $(3) \frac{dR_1}{dt} = r_1 I_1 - \alpha_1 R_1$ $(4) \frac{dM_1}{dt} = m_1 I_1$	$(1) \frac{dS_2}{dt} = -\beta_2 S_2 I_2 - \beta_1 S_2 I_1 - \beta_3 S_2 I_3 + \alpha_2 R_2$ $(2) \frac{dI_2}{dt} = \beta_2 S_2 I_2 - r_2 I_2 - m_2 I_2$ $(3) \frac{dR_2}{dt} = r_2 I_2 - \alpha_2 R_2$ $(4) \frac{dM_2}{dt} = m_2 I_2$
Especie 3	
$(1) \frac{dS_3}{dt} = -\beta_3 S_3 I_3 - \beta_1 S_3 I_1 - \beta_2 S_3 I_2 + \alpha_3 R_3$ $(2) \frac{dI_3}{dt} = \beta_3 S_3 I_3 - r_3 I_3 - m_3 I_3$ $(3) \frac{dR_3}{dt} = r_3 I_3 - \alpha_3 R_3$ $(4) \frac{dM_3}{dt} = m_3 I_3$	

En este modelo la primera ecuación (1) es la que más varía respecto al modelo por categorías explicado anteriormente. En este caso, hay tres tasas de transferencia (βSI) en negativo para cada una de las especies, debido a la pérdida de susceptibles que pasan a ser infectados por contagio de su misma especie y las otras dos. Por ejemplo, en el caso de la especie 1, la tasa $\beta_1 S_1 I_1$ corresponde a una tasa de infección de su misma especie; la tasa $\beta_2 S_1 I_2$ corresponde a una tasa de infección de la especie 2; y la tasa $\beta_3 S_1 I_3$ corresponde a la tasa de infección de la especie 3. Las siguientes tres ecuaciones son igual que el modelo anterior, excepto que en la ecuación (2),

perteneciente al grupo de los infectados, no existe la tasa de transferencia entre categorías por reducción del tamaño de la colonia (*ff*).

Una vez obtenido el modelo, se halló el número reproductivo básico (R_0) para cada categoría de tamaño, para poder establecer así si se estaba presentando una epizootia en esta área, y en caso afirmativo poder determinar en qué fase se encontraba. Para ello, se utilizó la siguiente fórmula:

$$R_0 = \frac{NT_2 - NT_1}{NT_1}$$

Donde, NT_1 es el número de colonias infectadas en el tiempo 1 y NT_2 el número de colonias infectadas en el tiempo 2. Cuando $R_0 \geq 1$, se corresponde a la fase exponencial, donde NT_2 debe ser el doble o más del doble que NT_1 . En el caso de que R_0 esté entre los valores de 0 y 1, indicaría que la prevalencia está aumentando lentamente. La fase de declive (fase final) ocurre cuando $R_0 < 0$, es decir, cuando NT_2 es menor al NT_1 . Por último, no existirá epizootia cuando $R_0 \leq -1$, puesto que $NT_2 = 0$, o cuando el valor de R_0 se mantiene constante, es decir, que el número de afectados es constante en el tiempo (Harvell *et al.*, 2008; Massad *et al.*, 2010).

VI. RESULTADOS

6.1. Descripción morfológica y estimación de la prevalencia asociada a los signos blancos.

Descripción de los ensamblajes coralinos

En el presente estudio se realizó un seguimiento a un total de 2247 colonias de coral pertenecientes a 11 especies. En el año 2018 se inició con un total de 2247 colonias las cuales disminuyeron a 2241 colonias para el 2019 (Cuadro 2), esta disminución no se debe a la mortalidad de las colonias, sino al método de muestreo. Las especies coralinas que variaron su número de colonias de un año a otro fueron *Colpophyllia natans* (con cuatro colonias menos en 2019), *Montastraea cavernosa* (con cinco colonias menos en 2019), *Orbicella annularis* (con tres colonias más en 2019), *Orbicella faveolata* (con una colonia menos en 2019) y *Porites astreoides* (con una colonia más en 2019).

Por otro lado, el sitio que mayor abundancia coralina presentó fue el sitio Q3 con 811 colonias en ambos años, a comparación del Q9 que fue el de menor abundancia con tan solo 247 colonias en 2018 y 252 colonias en 2019. El Q7 por su parte, registró una abundancia de 518 colonias en 2018, seis más que en 2019; por el contrario, el Q8 presentó cinco colonias menos en 2018 (661 colonias) que en 2019.

Cuadro 2. Especies observadas y la abundancia de colonias en los sitios de muestreo del arrecife Tuxpan para los años 2018 y 2019.

ESPECIES CORALINAS	CUADRO / AÑO									
	Q3		Q7		Q8		Q9		TOTAL	
	2018	2019	2018	2019	2018	2019	2018	2019	2018	2019
<i>Agaricia agaricites</i>	2	2	-	-	-	-	-	-	2	2
<i>Colpophyllia natans</i>	201	202	171	165	56	57	40	40	468	464
<i>Millepora alcicornis</i>	45	45	24	24	18	18	7	7	94	94
<i>Montastraea cavernosa</i>	71	71	18	18	13	14	11	5	113	108
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Oculina diffusa</i>	-	-	1	1	-	-	-	-	1	1
<i>Orbicella annularis</i>	299	297	121	121	521	525	167	168	1108	1111
<i>Orbicella faveolata</i>	10	11	39	39	27	25	1	1	77	76
<i>Porites astreoides</i>	57	57	58	58	13	14	19	19	147	148
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	108	108	28	28	8	8	8	8	152	152
<i>Siderastrea siderea</i>	17	17	58	58	5	5	4	4	84	84
TOTAL	811	811	518	512	661	666	257	252	2247	2241

Los análisis estadísticos realizados para describir los cuatro sitios de muestreo mostraron que son estadísticamente diferentes en su abundancia de colonias coralinas y en la cobertura de coral. El análisis nMDS realizado de los ensambles coralinos de los diferentes sitios muestra que los transectos de los sitios Q3 y Q7 se acomodan en un lado de la ordenación mientras que los sitios Q8 y Q9 se acomodan en la zona opuesta de la ordenación tanto para abundancia como para cobertura de coral (Figura 10). Se observa una mayor sobreposición de muestras entre los cuadrantes del norte (Q8 y Q9). Así mismo, el análisis de similitudes (ANOSIM) mostró que existen diferencias significativas para la abundancia ($R=0.46$ y $p=0.01$); y la cobertura coralina ($R=0.58$ y $p=0.01$), aunque esta no fue significativa entre Q9 y Q8 ($R=0.06$ y $p=0.77$).

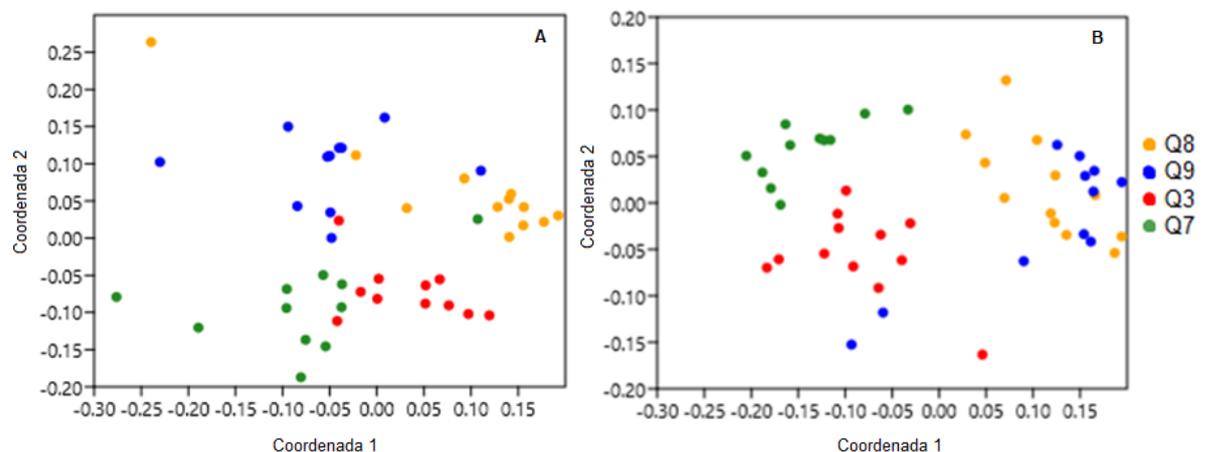


Figura 10. Ordenación tipo nMDS en base a la distancia de Bray Curtis de: A) la Abundancia de colonias coralinas (estrés = 0.15) y B) la cobertura coralina en los sitios de muestreo (estrés = 0.12).

De acuerdo al análisis SIMPER, en cuestión de abundancia de especies (Cuadro 3), mostró que las especies que más contribuyeron a la disimilitud entre los sitios de muestreo fueron *O. annularis*, *C. natans* y *P. strigosa*. Así

mismo, entre las menos abundantes se encontraron las especies *Agaricia agaricites*, *Oculina diffusa* y *Mycetophyllia lamarkiana*, que fueron las que menos contribuyeron a la diferencia entre los sitios.

Cuadro 3. Abundancias relativas de especies coralinas derivadas de un análisis SIMPER en cuatro sitios muestreados en el arrecife Tuxpan en los veranos de 2018 y 2019, con base en la abundancia media de colonias de cada especie por sitio.

Especie coralina	% acumulativo	Q3	Q7	Q8	Q9
<i>Orbicella annularis</i>	41.31	27.00	11.00	43.80	15.30
<i>Colpophyllia natans</i>	60.94	18.30	15.00	4.75	3.64
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	70.10	9.73	2.55	0.67	0.73
<i>Porites astreoides</i>	77.48	5.18	5.27	1.17	1.73
<i>Montastraea cavernosa</i>	83.56	6.45	1.64	1.17	0.46
<i>Siderastrea siderea</i>	89.41	1.55	5.27	0.42	0.36
<i>Millepora alcicornis</i>	94.68	4.09	2.18	1.50	0.64
<i>Orbicella faveolata</i>	99.68	1.00	3.55	2.08	0.09
<i>Agaricia agaricites</i>	99.86	0.18	-	-	-
<i>Oculina diffusa</i>	99.94	-	0.09	-	-
<i>Mycetophyllia lamarkiana</i>	100	0.09	-	-	-

Por otro lado, en lo que respecta al análisis SIMPER de la cobertura coralina (Cuadro 4), mostró que las especies *O. annularis*, *C. natans* y *O. faveolata* fueron la que contribuyeron a la disimilitud entre los sitios. En este caso, *O. faveolata* tuvo más importancia en cuestión de cobertura que lo presentado anteriormente para la abundancia. Sin embargo, en lo referente a las especies menos contribuyentes, al igual que en el caso de la abundancia, *Oculina diffusa* y *Mycetophyllia lamarkiana* fueron las que menor importancia representaron para la disimilitud entre sitios.

Cuadro 4. Coberturas relativas derivadas de un análisis SIMPER de los cuatro sitios muestreados, en base a la cobertura media de cada especie por sitio. N/A: especie no determinada.

Especie coralina	% acumulativo	Q3	Q7	Q8	Q9
<i>Orbicella annularis</i>	42.75	10.40	4.33	42.00	31.80
<i>Colpophylia natans</i>	67.04	19.20	26.90	7.76	5.88
<i>Orbicella faveolata</i>	81.62	2.71	12.30	8.82	3.06
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	88.32	6.16	1.97	0.50	0.76
<i>Montastraea cavernosa</i>	94.22	5.24	3.68	1.33	0.62
<i>Siderastrea siderea</i>	97.34	0.54	3.29	0.33	0.07
<i>Porites astreoides</i>	98.93	0.38	1.48	0.49	0.08
<i>Millepora alcicornis</i>	99.68	0.35	0.05	0.30	0.19
N/A	99.85	0.05	0.06	0.07	0.02
<i>Mycetophylia lamarkiana</i>	99.93	0.04	0.05	-	-
<i>Oculina diffusa</i>	100	-	0.08	-	-

Por último, se estimó la densidad coralina en cada sitio de muestreo, la cual no mostró cambios entre 2018 y 2019, sin embargo respecto a 2012 ésta sí varió (Cuadro 5). La mayor variación se registró en Q9 con una disminución de la densidad de un 84%, partiendo de 15.17 colonias/m² en 2012 a 2.33 colonias/m² en 2018. Por el contrario, el Q7 presentó la menor reducción de densidad de todos los sitios de muestreo (50%), teniendo en 2012 una densidad de 9.47 colonias/m² descendió a 4.71 colonias/m² en 2018. Por otro lado, comparando estas densidades coralinas entre los sitios se observó que Q3 (6.75 colonias/m² en 2019 y 2018) y Q8 (5.55 colonias/m² en 2019) fueron los que mayor densidad presentaron. Por el contrario, el Q9 fue el que menor densidad coralina tuvo del área de estudio, en concreto 2.29 colonias/m² en 2019. Esto último difiere con el año 2012, donde el sitio con menor densidad coralina fue el Q7.

Cuadro 5. Densidad coralina media (colonias/m² ± IC) de los sitios de muestreo en el arrecife Tuxpan para el 2012, 2018 y 2019. Se incluye la disminución de la densidad desde el año 2012 al 2018 (%). *valores obtenidos de la base de datos del estudio de García-Ayala (2017).

	Densidad 2012*	Densidad 2018	Densidad 2019	% de disminución 2012-2018
Q3	16.67±5.19	6.75±1.87	6.75±1.86	59
Q7	9.47±2.5	4.71±0.86	4.65±0.85	50
Q8	32.63±3.36	5.51±1.39	5.55±1.40	83
Q9	15.17±5.28	2.33±0.54	2.29±0.54	85

Descripción del signo blanco

De las 11 especies registradas en los sitios de muestreo, siete presentaron lesiones características del signo blanco: *Orbicella annularis*, *O. faveolata*, *Colpophyllia natans*, *Montastraea cavernosa*, *Pseudodiploria strigosa*, *Siderastrea siderea* y *Oculina diffusa* (Figura 11). Las especies afectadas son las principales constructoras del arrecife Tuxpan, a excepción de *O. diffusa*; la cual se obvió en el presente estudio dado que solo se registró una colonia y presentó signo blanco.

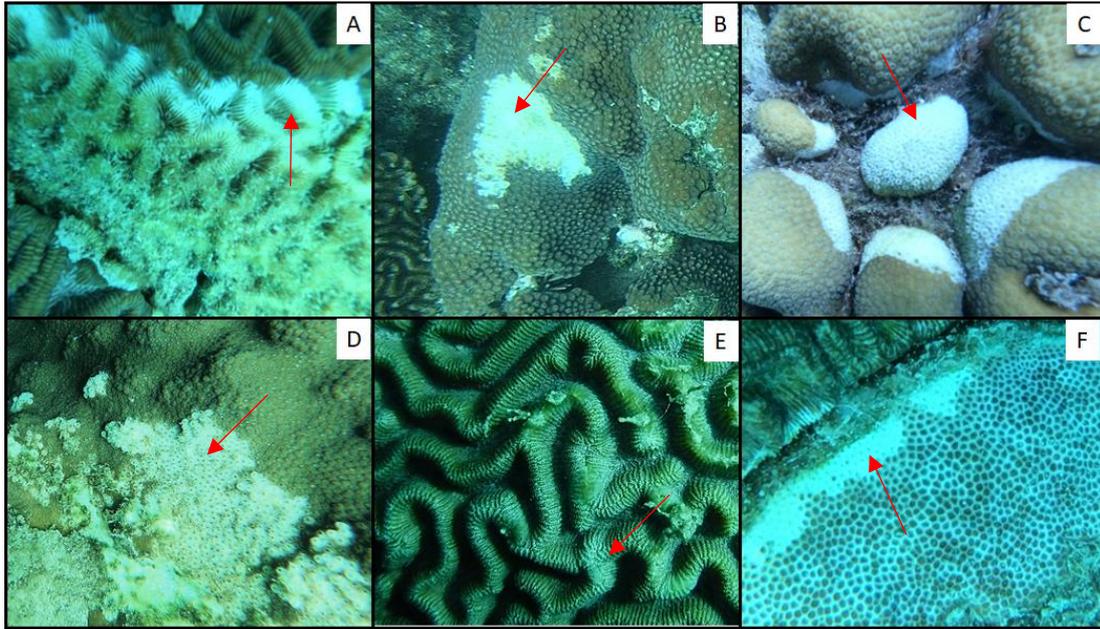


Figura 11. Especies de corales escleractinios afectadas por signos blancos con lesiones de morfología diferente en el arrecife Tuxpan en los veranos de 2018 y 2019. A: *Colpophyllia natans*; B: *Montastraea cavernosa*; C: *Orbicella annularis*; D: *O. faveolata*; E: *Pseudodiploria strigosa*; F: *Siderastrea siderea*.

La morfología del signo blanco se caracteriza por una pérdida de tejido, observándose como un área de color blanco debido al esqueleto expuesto, pero sin presentar ninguna banda de blanqueamiento en la intersección entre el tejido sano y el esqueleto (Figura 12A). Las lesiones del signo blanco comienzan desde el borde de la colonia (Figura 12B), o de una lesión antigua, extendiéndose hacia arriba, así como en parches en medio de la colonia (Figura 12C) que pueden fusionarse posteriormente (Figura 12D).

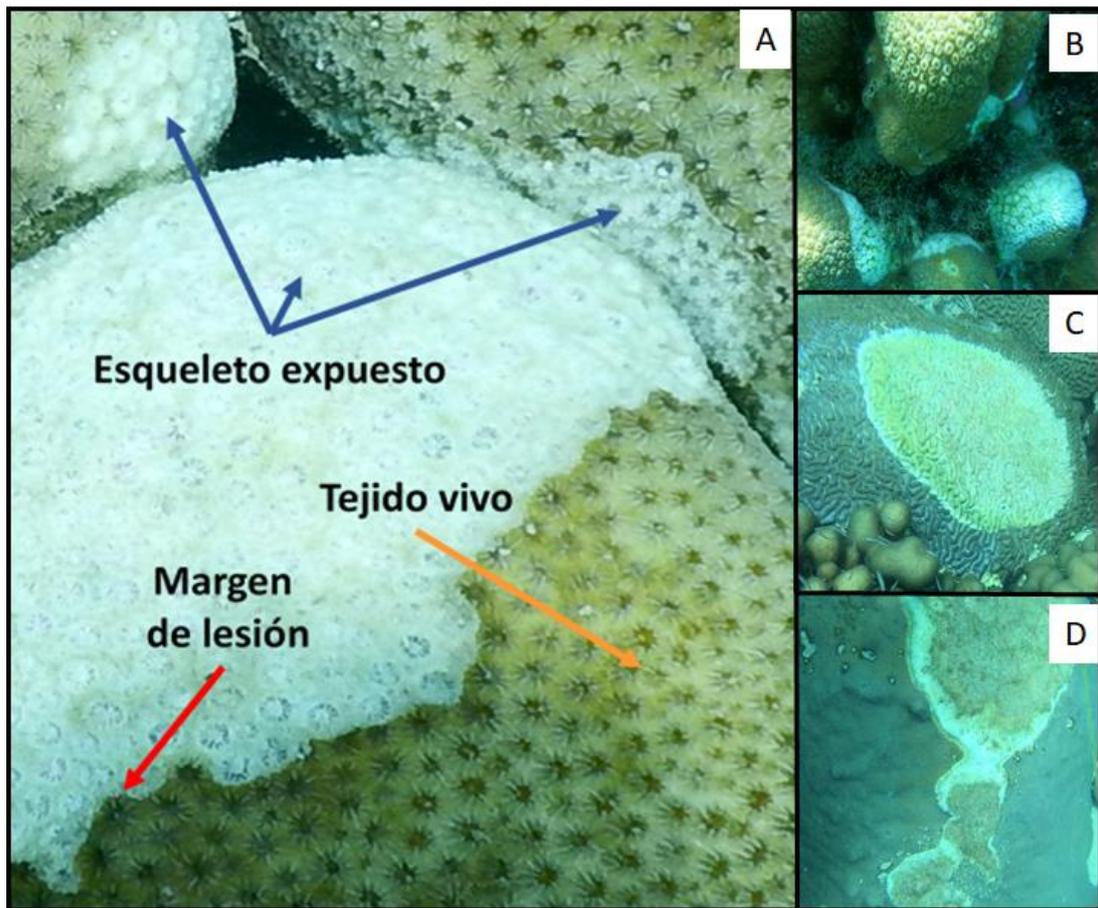


Figura 12. Signo blancos en el arrecife Tuxpan. A: signo blanco en *Orbicella annularis* señalando el esqueleto expuesto, el tejido vivo y el margen de la lesión; B: signo blanco en *Orbicella annularis* con lesión iniciando desde el borde; C: signo blanco en *Colpophyllia natans*, lesión comenzando en medio de la colonia; D: signo blanco en *Orbicella faveolata*, fusión de lesiones en medio de la colonia.

Se observaron varias morfologías de los signos blancos en el arrecife Tuxpan en cuestión del patrón y de la forma del margen. El patrón de lesión se observó de manera focal (Figura 13A1) y multifocal (Figura 13A2), mientras que el margen fue lineal (Figura 13B1) e irregular (13B2).

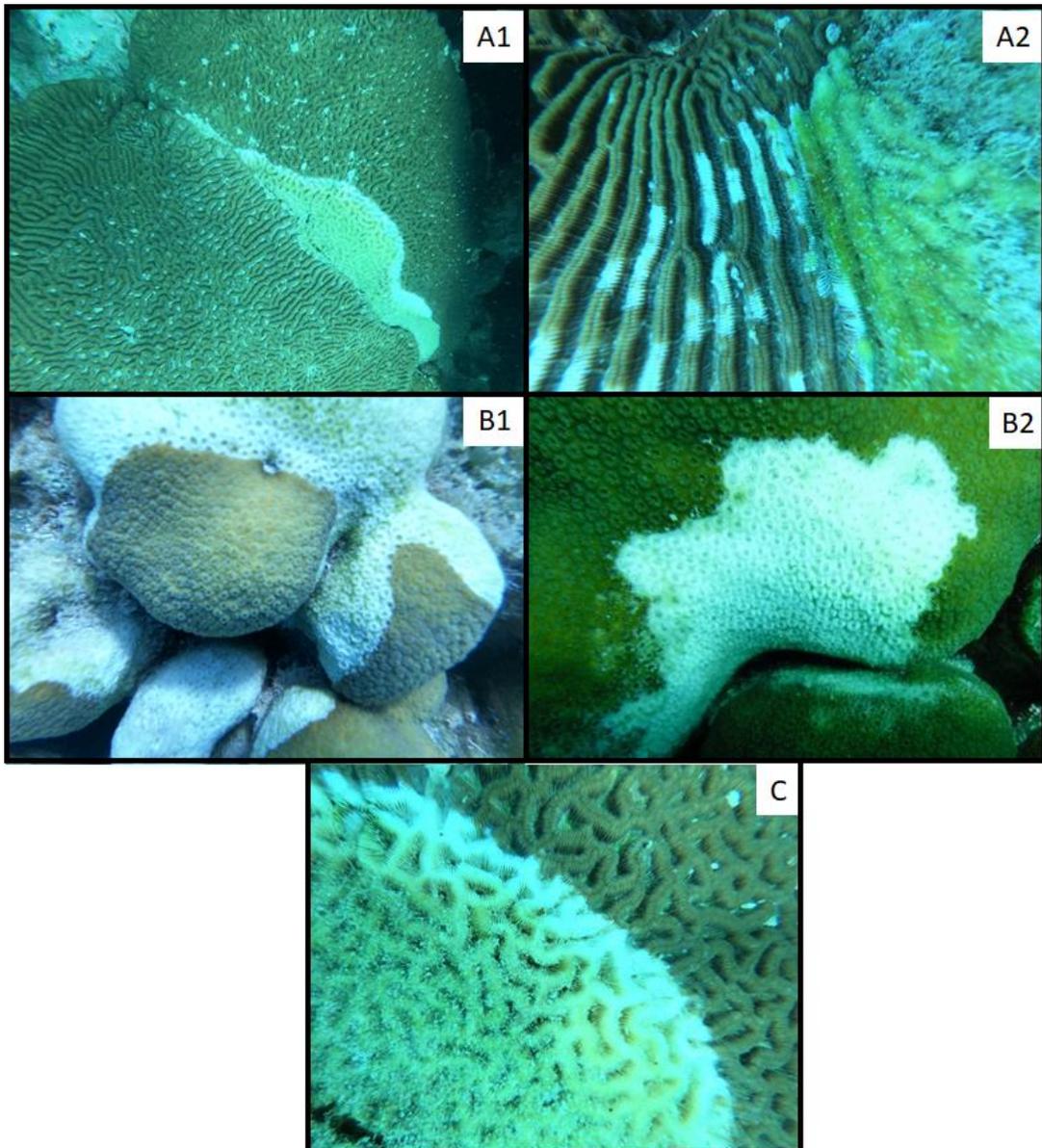


Figura 13. Morfología de las lesiones de signos blancos observadas en el arrecife Tuxpan. A1: Patrón de lesión focal en *C. natans*; A2: Patrón de lesión multifocal en *C. natans*; B1: forma del margen lineal en *O. annularis*; B2: forma del margen irregular en *O. annularis*; C: borde de lesión discreto en *C. natans*.

El patrón de la lesión, su forma y su borde difirió entre especies (Cuadro 6); el patrón de distribución más abundante a excepción de *O. annularis* fue el

multifocal, con un margen irregular (93%) y un borde discreto (100%), aunque hubo variación entre las especies.

Cuadro 6. Características morfológicas (% de ocurrencia) de los casos de signo blanco registrados en las especies de coral afectadas en el arrecife Tuxpan.

ESPECIE	PATRÓN DE LESIÓN		FORMA DEL MARGEN			BORDE DE LESIÓN	
	Focal	Multifocal	Lineal	Anular	Irregular	Discreto	Difuso
C. natans (n=31)	29	71	-	-	100	100	-
M. cavernosa (n=1)	-	100	-	-	100	100	-
O. annularis (n=145)	68	32	10	-	90	100	-
O. faveolata (n=21)	43	57	5	-	95	100	-
P. strigosa (n=4)	25	75	-	-	100	100	-
S. siderea (n=7)	43	57	-	-	100	100	-
Total (n=209)	56	42	7	-	93	100	-

Prevalencia

En el arrecife Tuxpan, la prevalencia de signos blancos fue significativamente menor en 2012 que en 2018 y 2019 en los sitios Q7 (aumento 4% respecto a 2018) y Q9 (aumento 2% respecto a 2018), sin que se registraran cambios significativos entre estos últimos dos periodos de muestreo (Figuras 14A y 13B). En el sitio Q8 (Figura 14C) no se registró diferencia significativa entre

los años, aunque la prevalencia fue menor en 2018 que en 2012 y 2019. En el sitio Q3 (Figura 14D) la prevalencia de signos blancos disminuyó significativamente entre 2012 y 2018 y aumentó significativamente entre 2018 y 2019; la prevalencia registrada en 2019 fue significativamente menor que en 2012.

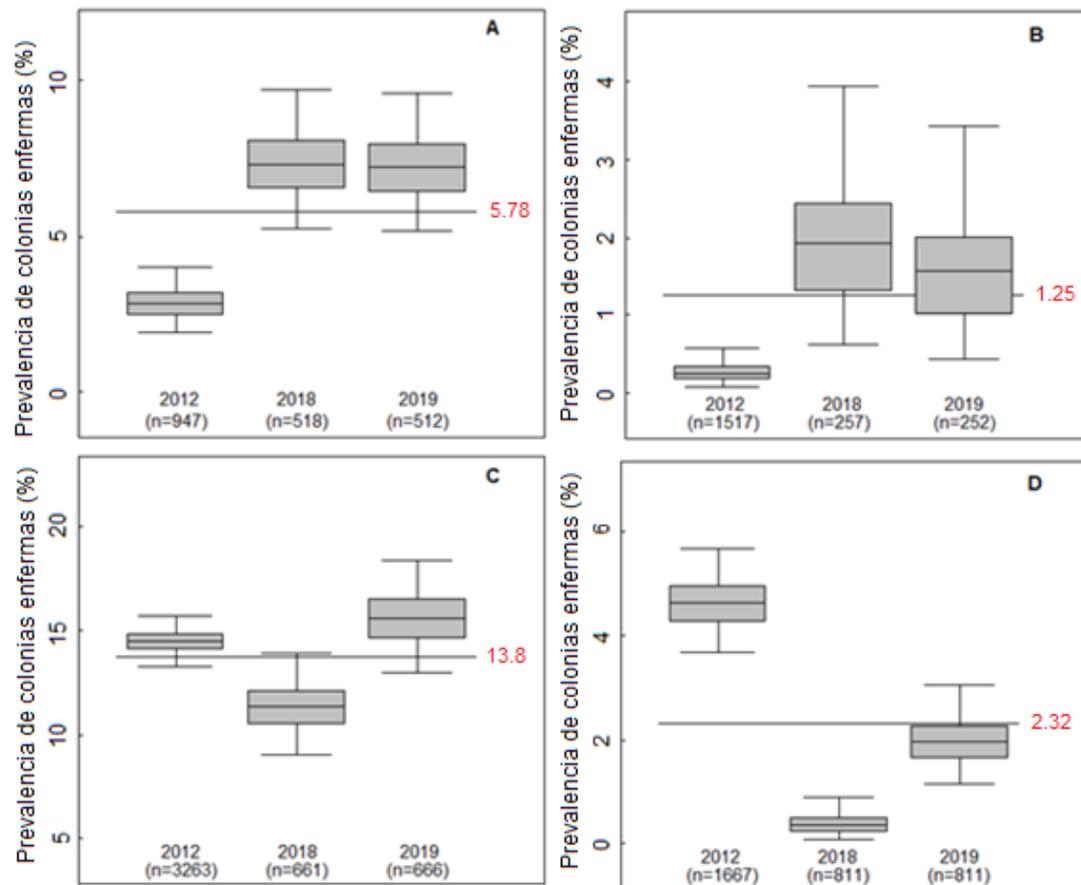


Figura 14. Prevalencia de colonias de coral enfermas (%) en los años 2012, 2018 y 2019, con sus intervalos creíbles de confianza del 95%. A: sitio Q7; B: sitio Q9; C: sitio Q8; D: sitio Q3. La línea horizontal y el valor en rojo corresponden al promedio de la prevalencia de los tres años. Para cada año se indica el número de colonias de coral muestreadas (n).

La comparación estadística en la prevalencia de signos blancos entre sitios indica para 2018 dos grupos significativamente diferentes, uno formado por Q3 y Q9, con valores menores, y otro por Q7 y Q8 (Figura 15A). Mientras que

en 2019 Q3 y Q9 nuevamente no presentaron diferencias significativas pero Q8 tuvo valores significativamente mayores que Q7 (Figura 15B).

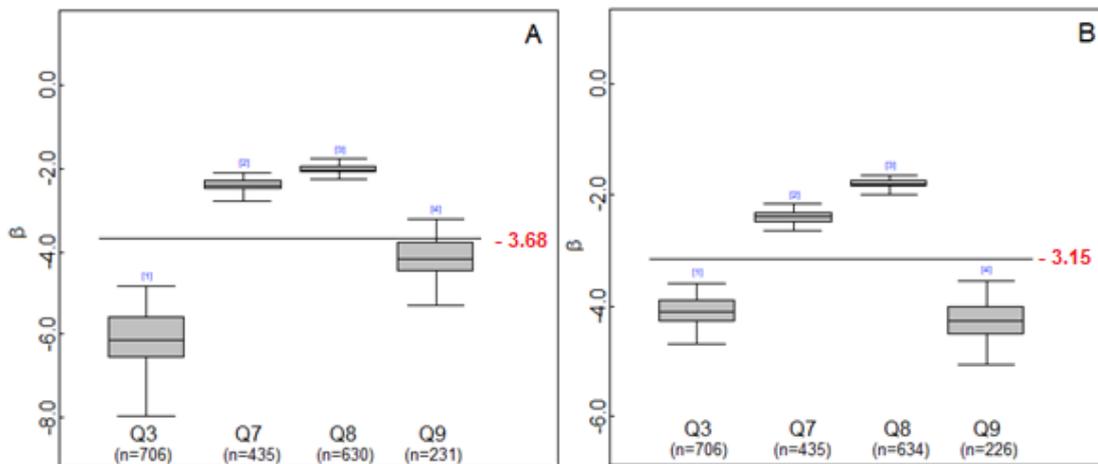


Figura 15. Representación del parámetro β (pendiente de la recta) de los sitios muestreados. A: muestreo del año 2018; B: muestreo del año 2019. La línea horizontal y el valor en rojo corresponden al promedio del valor del parámetro β de los cuatro sitios. Para cada sitio se indica el número de colonias de coral muestreadas (n).

En los dos años de muestreo del presente estudio, el sitio con mayor prevalencia fue el Q8 seguido del Q7 (Cuadro 7). Los sitios Q3 y Q9 fueron los que menos colonias enfermas presentaron. Además, cabe mencionar que comparando los dos años muestreados (2018 y 2019) se observa una mayor prevalencia en el año 2019 en los sitio Q3 y Q8; sin embargo, en Q7 los valores fueron similares en ambos años y Q9 mostró una menor prevalencia en 2019.

Cuadro 7. Representación de las prevalencias (% \pm DE) de los cuatro sitios en los dos años de muestreo.

SITIOS	2018	2019
Q3 (n=811)	0.2 \pm 0.79	2 \pm 0.28
Q7 (n=518)	8 \pm 0.17	8 \pm 0.12
Q8 (n=661)	12 \pm 0.12	14 \pm 0.08
Q9 (n=251)	1 \pm 0.54	1 \pm 0.39

Al comparar la pendiente de la función “Logit” (parámetro β) de las especies coralinas afectadas por signos blancos en cada sitio, en 2018 y 2019, se obtuvo que no hubo diferencias significativas en la prevalencia en ninguna de ellas en ningún sitio (Figuras 16, 17, 18 y 19), dado que todos los intervalos creíbles se solapan.

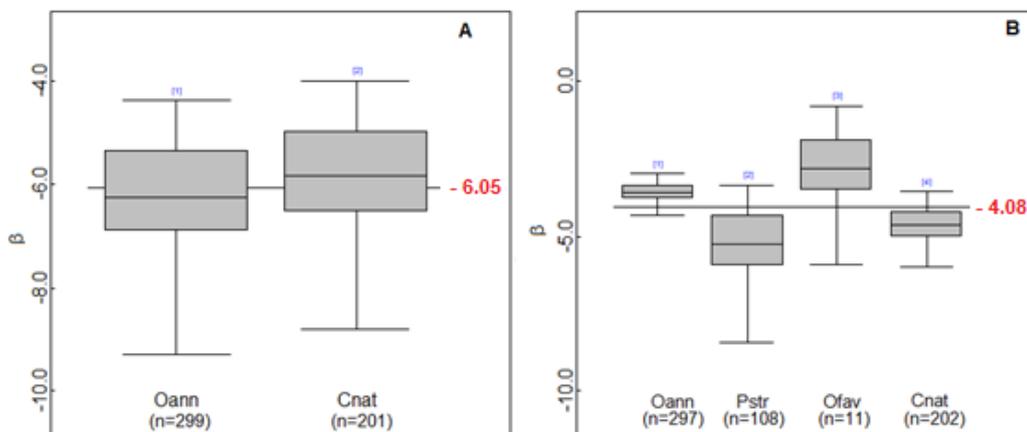


Figura 16. Representación del parámetro β (pendiente de la recta) de las especies afectadas por signos blancos en el sitio Q3. A: muestreo del año 2018; B: muestreo del año 2019; Oann: *O. annularis*; Cnat: *C. natans*; Pstr: *P. strigosa*; Ofav: *O. faveolata*. La línea horizontal y el valor en rojo corresponden al promedio del valor del parámetro β de las especies. Para cada especie se indica el número de colonias de coral muestreadas (n).

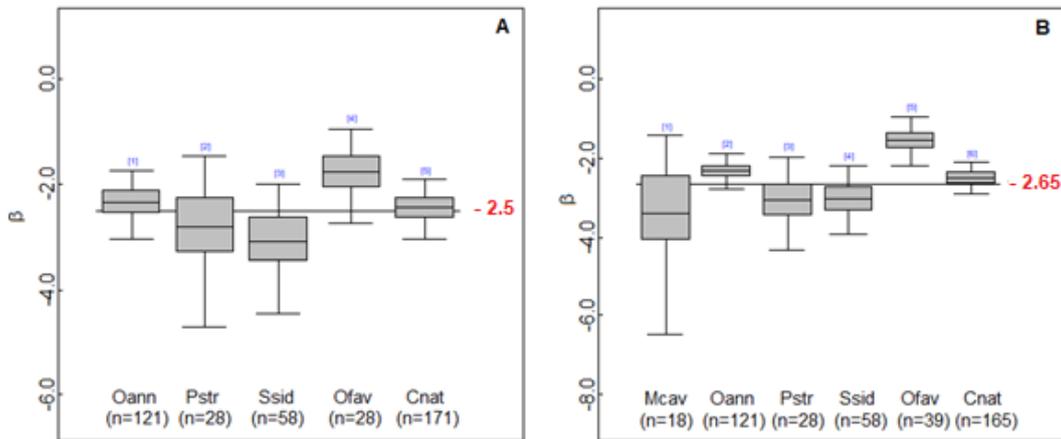


Figura 17. Representación del parámetro β (pendiente de la recta) de las especies afectadas por signos blancos en el sitio Q7. A: muestreo del año 2018; B: muestreo del año 2019; Oann: *O. annularis*; Pstr: *P. strigosa*; Ssid: *S. siderea*; Ofav: *O. faveolata*; Cnat: *C. natans*; Mcav: *M. cavernosa*. La línea horizontal y el valor en rojo corresponden al promedio del valor del parámetro β de las especies. Para cada especie se indica el número de colonias de coral muestreadas (n).

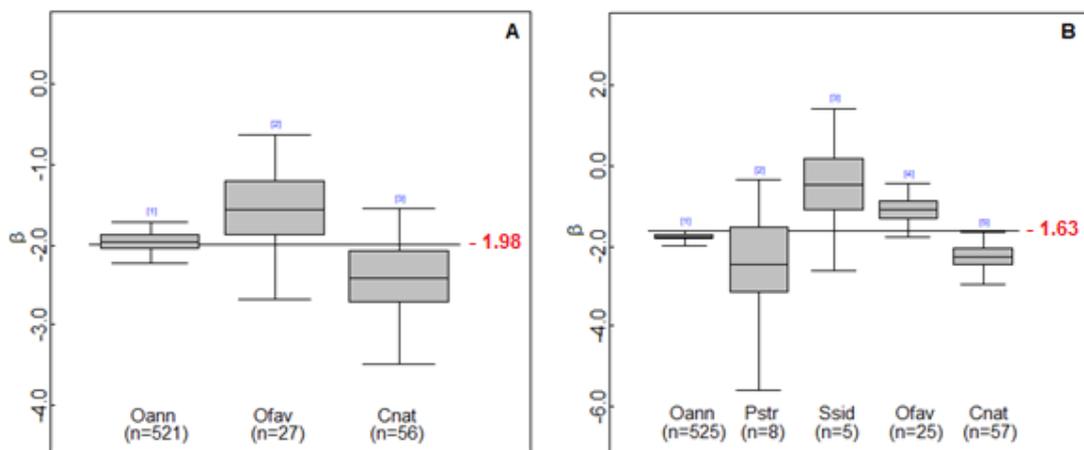


Figura 18. Representación del parámetro β (pendiente de la recta) de las especies afectadas por signos blancos en el sitio Q8. A: muestreo del año 2018; B: muestreo del año 2019; Oann: *O. annularis*; Ofav: *O. faveolata*; Cnat: *C. natans*; Pstr: *P. strigosa*; Ssid: *S. siderea*. La línea horizontal y el valor en rojo corresponden al promedio del valor del parámetro β de las especies. Para cada especie se indica el número de colonias de coral muestreadas (n).

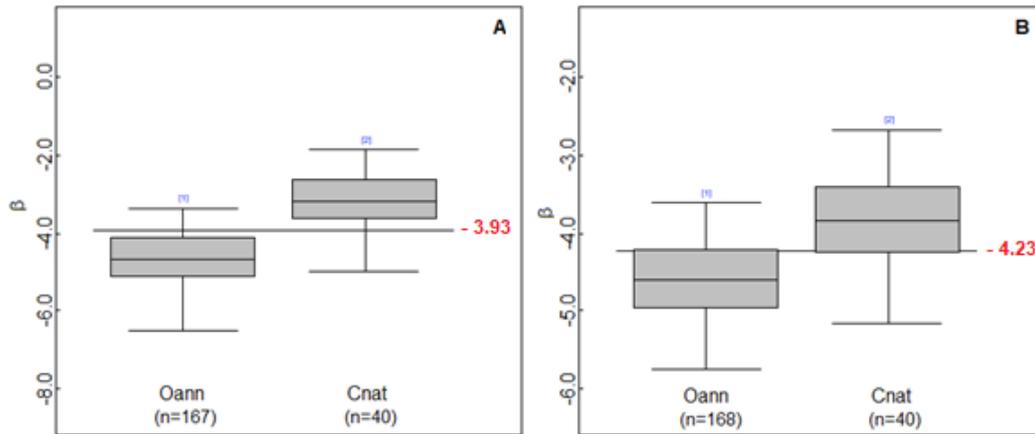


Figura 19. Representación del parámetro β (pendiente de la recta) de las especies afectadas por signos blancos en el sitio Q9. A: muestreo del año 2018; B: muestreo del año 2019; Oann: *O. annularis*; Cnat: *C. natans*. La línea horizontal y el valor en rojo corresponden al promedio del valor del parámetro β de las especies. Para cada especie se indica el número de colonias de coral muestreadas (n).

En general, las especies más afectadas por los signos blancos fueron *O. faveolata*, *O. annularis* y *C. natans* con prevalencias máxima en 2019 de 25%, 14% y 9% respectivamente (Cuadro 8). *O. annularis* y *C. natans* presentaron colonias enfermas por signo blanco en todos los sitios en ambos años. Las prevalencias máximas se dieron en el Q8, que como se mencionó anteriormente fue el sitio con más prevalencia de los muestreados en ambos años. Cabe mencionar, que en 2018 *S. siderea* no presentó colonias afectadas por signos blancos en el Q8, mientras que la prevalencia fue de 38% en 2019. Por último, se destaca que en 2019 las especies se vieron más afectadas por signos blancos que en 2018 en todos los sitios, a excepción de las especies *C. natans* y *P. strigosa*. La primera, presentó una menor prevalencia en los sitios Q7 y Q9 en el 2019, respecto al 2018, mientras que *P. strigosa* presentó una menor prevalencia en el sitio Q7 en 2019.

Cuadro 8. Prevalencia de signos blancos (%) en seis especies de coral en cuatro sitios muestreados en 2018 y 2019 en el arrecife Tuxpan. Representando el número de colonias respectivo a cada año y especie (n).

ESPECIES CORALINAS	CUADRO / AÑO															
	Q3				Q7				Q8				Q9			
	2018		2019		2018		2019		2018		2019		2018		2019	
	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n
<i>M. cavernosa</i>	0	71	0	71	0	18	3	18	0	13	0	14	0	11	0	5
<i>O. annularis</i>	0.2	299	3	297	9	121	9	121	12	521	14	525	1	167	1	168
<i>P. strigosa</i>	0	108	0.5	108	6	28	4	28	0	8	8	8	0	8	0	8
<i>S. siderea</i>	0	17	0	17	4	58	5	58	0	5	37	5	0	4	0	4
<i>O. faveolata</i>	0	10	6	11	14	28	17	39	17	27	25	25	0	1	0	1
<i>C. natans</i>	0.3	201	1	202	8	171	8	165	8	56	9	57	4	40	2	40

Una vez obtenidas todas las prevalencias de ambos años (2018 y 2019) se correlacionaron con el número de colonias y con la cobertura coralina y de otros organismos (esponjas, *Erythropodium* y erizos) (Cuadro 9). Además, se estimó la incidencia de los signos blancos para cada sitio (nuevos casos: Q7=19; Q9=2; Q8=56; Q3=14).

Cuadro 9. Cobertura de cinco grupos morfo funcionales (% \pm DE) de los cuatro sitios muestreados en el arrecife Tuxpan.

	Coral	Coral blando	Esponjas	Roca coralina
Q3	45 \pm 6.62	3 \pm 3.02	0.7 \pm 0.55	51 \pm 5.79
Q7	54 \pm 6.69	0	0.4 \pm 0.49	41 \pm 15.06
Q8	59 \pm 21.36	2 \pm 1.51	5 \pm 18.11	28 \pm 13.12
Q9	42 \pm 13.34	11 \pm 8.97	0.4 \pm 0.87	45 \pm 12.40

La correlación se realizó para cada sitio con cada variable, incluyendo la incidencia. Los resultados mostraron una correlación positiva entre el número de colonias y la incidencia de signos blancos en los sitios Q8 ($p=0.007$ y $\rho=0.72$) y Q7 ($p=0.034$ y $\rho=0.63$); sin que se registrara correlación para Q9 ($p=0.65$ y $\rho=-0.15$) y Q3 ($p=0.63$ y $\rho=-0.15$). El resto de las variables no mostraron ninguna correlación con la incidencia, ni con la prevalencia de signos blancos en ninguno de los sitios de muestreo.

6.2. Caracterización del ambiente al momento del brote

Anomalías positivas de la TSM

La temperatura promedio del mes más cálido de la serie de tiempo (MMM, por sus siglas en inglés) fue de 29.59°C, este valor se utilizó para hallar las anomalías positivas. Así mismo, se añadió el umbral de blanqueamiento de coral, siendo este un grado más que la media climatológica (30.59°C); y se observaron los veranos que sobrepasaron este umbral. En la figura 20, se observa la serie de tiempo diaria, donde los picos con mayor temperatura pertenecen a los meses de verano, y los de menor temperatura corresponden al invierno.

Centrándonos en los años previos al evento de epizootia de signos blancos se observa que en el año 2016 en los meses de julio, agosto, septiembre y octubre se presentaron 51 anomalías positivas, sin embargo solamente una fue $\geq 1^\circ\text{C}$ (anomalía “HotSpot”), concretamente de 1.01°C. En 2017, aun siendo el año con mayor temperatura promedio la serie de tiempo (1997-2019), se presentaron un total de 58 anomalías positivas desde junio a octubre, sin embargo, ninguna de ellas superó por 1°C la MMM. Por último, en 2018 a pesar de que la epizootia comenzó en verano, solo hubo dos anomalías “HotSpot” consecutivas (1.31°C y 1.15°C) en el mes de septiembre; en el resto de los meses con temperaturas cálidas se presentaron 38 anomalías positivas pero ninguna superó por 1°C la media máxima mensual. Al comparar los tres años mencionados anteriormente, se observa que 2018 fue el año con menos anomalías positivas, sin embargo el que presentó dos

días consecutivos valores por encima al umbral de blanqueamiento; en ninguno de los años se registró un DHW.

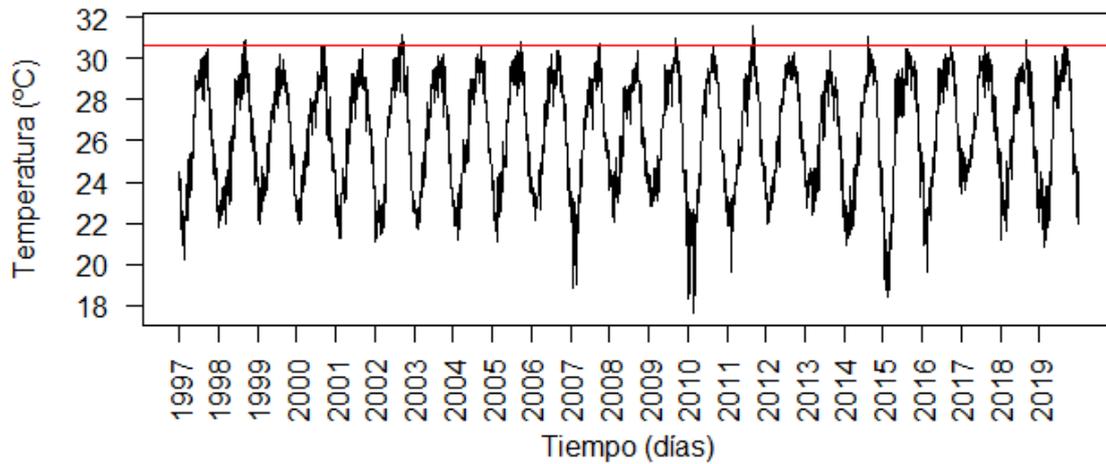


Figura 20. Representación de la serie de tiempo diaria de la temperatura superficial del mar, entre 1997 y 2019 en el arrecife Tuxpan. La línea roja indica la temperatura del umbral de blanqueamiento (30.59°C).

Serie de tiempo anual de la TSM

Se realizó una serie de tiempo anual de la temperatura superficial del mar (TSM) utilizando la base de datos de los promedios anuales desde enero de 1997 hasta diciembre de 2019 (Figura 21). Los primeros nueve años (1997-2005), la temperatura fue más estable, donde a pesar de haber un incremento casi de 0.5°C desde 1997 a 2005, la variación de la temperatura no fue tan abrupta. Entre 2005 y 2015, el promedio anual de la TSM varió entre 25.59 y 26.76°C. En el año 2015, la temperatura superficial del mar comenzó a incrementarse, llegando a su máximo en 2017 (media= 27.17°C). Sin embargo, en 2018 la temperatura media descendió hasta los 26.61°C, disminuyendo hasta 26.30°C en 2019. En el análisis de tendencias no se encontró una pendiente significativa ($p > 0.2$), y por tanto no existe una

tendencia clara. Lo que llama la atención es el aumento de la variabilidad a partir del año 2005.

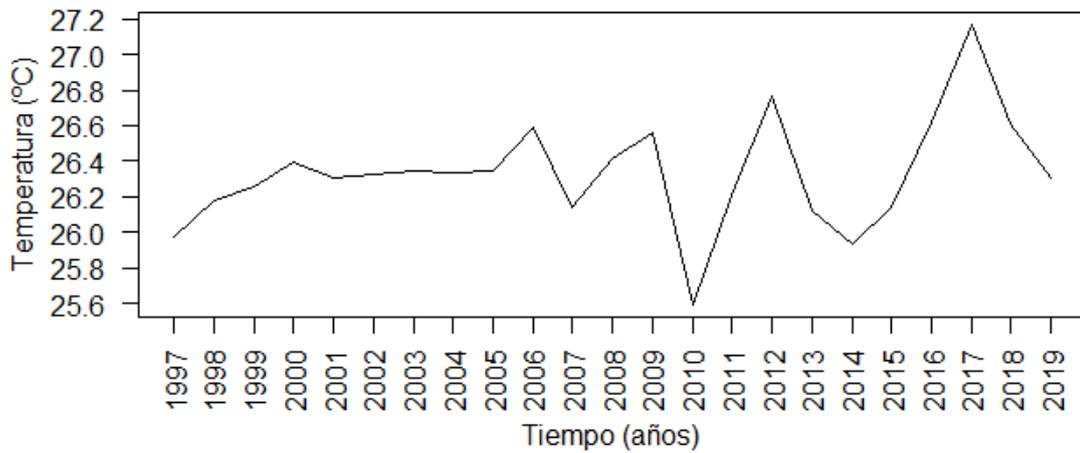


Figura 21. Serie de tiempo (1997-2019) del promedio anual de la temperatura superficial del mar para las coordenadas 21°N y 91°W entre 1997 y 2009.

Serie de tiempo mensual y anomalías de la concentración de clorofila a (Clo-a)

Se realizó una serie de tiempo mensual de la concentración de Clo-a, desde enero de 2012 hasta enero de 2019, y se obtuvieron las anomalías positivas y negativas (Figura 22). En la serie se observa como previo al brote de signos blancos en los corales del arrecife Tuxpan, en concreto en octubre de 2017, la concentración de Clo-a asciende a un máximo de 2.62 mg/m³; presentando una anomalía positiva de 1.59 mg/m³. En el mes de enero de 2018, se registró un segundo pico de anomalía positiva (1.81 mg/m³), aunque menor que el registrado en 2017. En el verano de 2018, cuando ocurrió el brote de signos blancos, las concentraciones de clorofila fueron de 0.33 – 0.56 mg/m³. El análisis de tendencia de la serie de tiempo no fue estadísticamente

significativo ($p > 0.45$), dando como resultado que no existe una tendencia positiva de la concentración de clorofila.

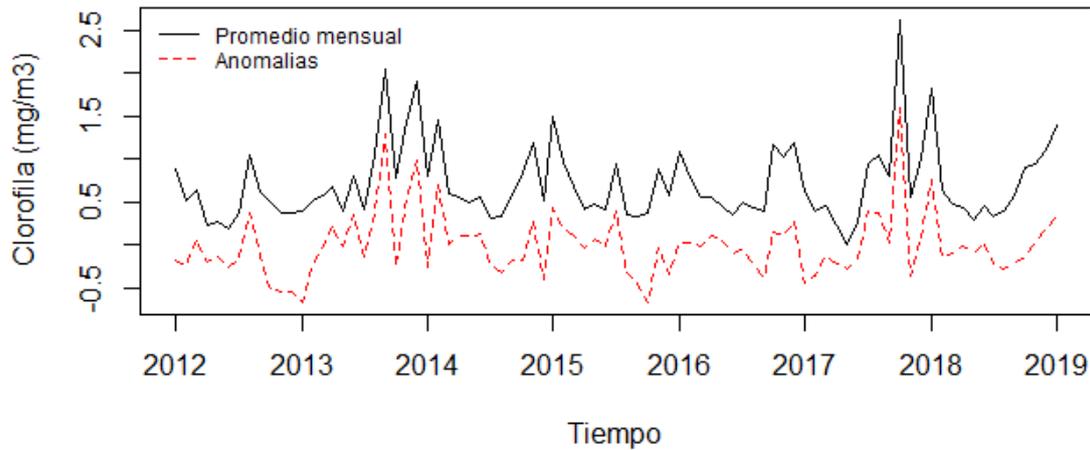


Figura 22. Serie de tiempo de la concentración de clorofila mensual para el periodo 2012-2019 para las coordenadas 21°N y 91.2°W, representando en rojo las anomalías positivas ($> 0 \text{ mg/m}^3$) y negativas ($< 0 \text{ mg/m}^3$) mensuales.

Finalmente, se estimaron los promedios anuales, para observar los valores entre los años, así como sus máximos y sus mínimos (Cuadro 10)). En este caso, el promedio anual de 2017 es similar al resto de los años presentando un promedio de $0.75 \pm 0.66 \text{ mg/m}^3$. Como anteriormente se mencionó, este año presentó la concentración máxima mayor de toda la serie de tiempo (2.62 mg/m^3), sin embargo, también es el año que presentó el mínimo más bajo de toda la serie de tiempo (0.12 mg/m^3). En 2018, en cambio, disminuye el promedio anual a 0.69 mg/m^3 y su valor máximo a 1.81 mg/m^3 , sin embargo la mínima presentada ese año es de 0.29 mg/m^3 .

Cuadro 10. Promedios anuales ($\bar{x} \pm DE$), máximos y mínimos de la concentración de Clo-a (mg/m^3) para cada año de la serie de tiempo estudiada (periodo 2012-2019) en las coordenadas 21°N y 91.2°W.

AÑO	$\bar{x} \pm DE$	MAX	MIN
2012	0.50 \pm 0.26	1.04	0.18
2013	0.91 \pm 0.58	2.05	0.39
2014	0.68 \pm 0.33	1.46	0.32
2015	0.65 \pm 0.35	1.49	0.32
2016	0.70 \pm 0.32	1.19	0.35
2017	0.75 \pm 0.66	2.62	0.12
2018	0.69 \pm 0.43	1.81	0.29

6.3. Patrón espacial de transmisión de los signos blancos

Distribución espacial de los signos blancos

En los mapas de distribución espacial de los cuatro sitios muestreados, en 2018 y 2019 (Figura 23), se observa la distribución espacial de las colonias de coralinas enfermas y sanas de todas las especies en conjunto y se aprecia una aparente agrupación.

El sitio Q3, presentó la mayor abundancia, con 811 colonias representadas por 10 especies, de las cuales solo una colonia de *C. natans* y otra de *O. annularis* presentaron signos blancos en 2018. En el año 2019, se mantuvo el mismo número de colonias, sin embargo la prevalencia se incrementó de 0.2% a 2%, siendo *O. annularis* la especie más afectada (3%). En el sitio Q7 se registraron un total de nueve especies y contó con un total de 518 colonias coralinas en 2018 y 512 colonias en 2019. La especie *C. natans* fue la más

abundante, mientras que *O. faveolata* fue la que mayor prevalencia de signos blancos presentó tanto en 2018 como en 2019 (14% en 2018 y 17% en 2019). Por su parte, el sitio Q8 fue el segundo con mayor abundancia presentando un total de 661 colonias coralinas, representadas por ocho especies en 2018. La prevalencia ese año fue de 12%, siendo *O. annularis* la especie dominante y *O. faveolata* la más afectada por signos blancos (17%). En 2019 este sitio presentó 662 colonias y una prevalencia de 14%, registrándose en *O. faveolata* un incremento a 25%. Mientras que el sitio Q9 presentó ocho especies representadas por 257 colonias en 2018 y una prevalencia de 1%, de las cuales *O. annularis* fue la especie predominante, sin embargo la más afectada por el signo blanco en ambos años fue *C. natans* (4% en 2018 y 2% en 2019). En 2019 este sitio contó con 252 colonias y una prevalencia de 1%.

En resumen, el sitio Q8 seguido del Q7 fueron los que mayor prevalencia presentaron tanto en 2018 como en 2019, además de ser los sitios con mayor número de especies afectadas. Por su parte, las especies más afectadas en los cuatro sitios en ambos años fueron *O. annularis*, *C. natans* y *O. faveolata*.

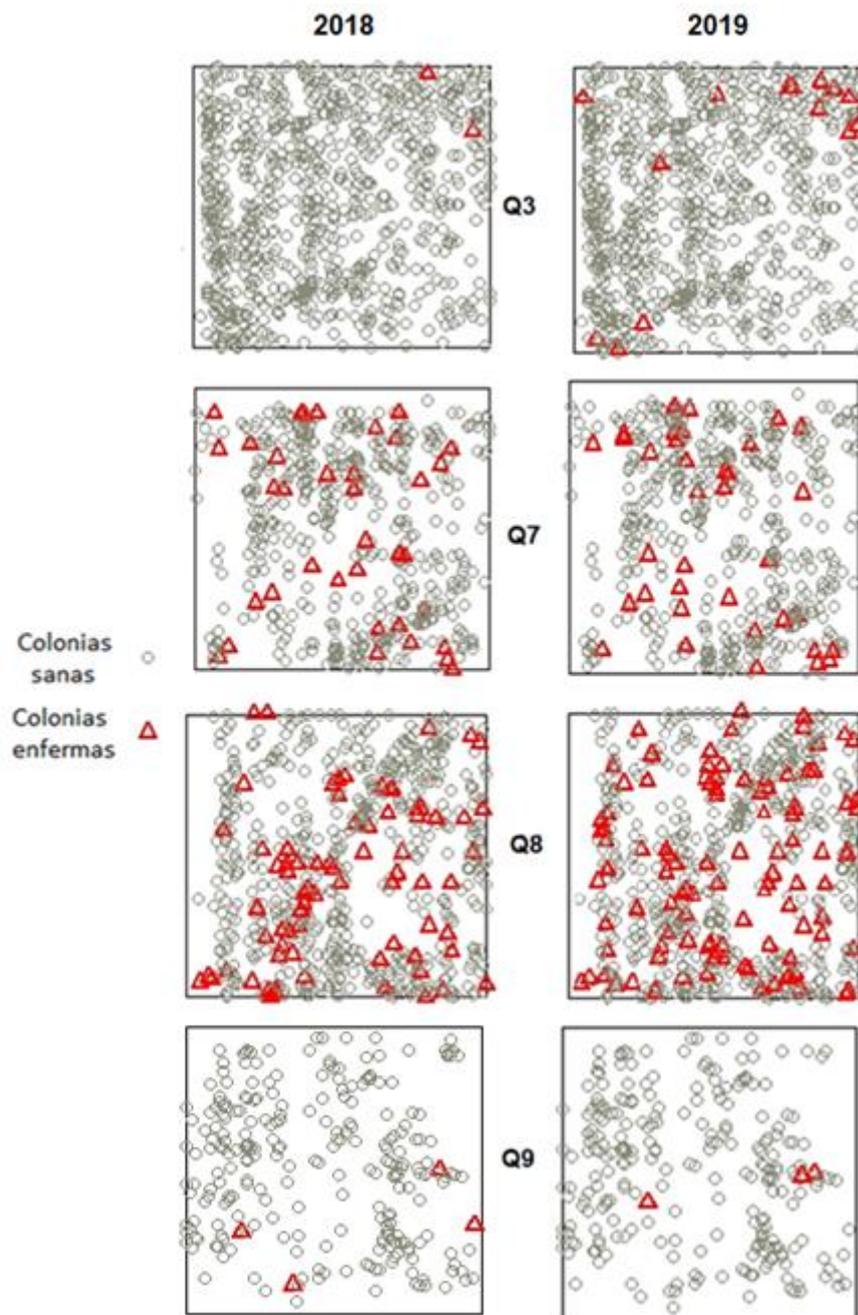


Figura 23. Distribución de las colonias coralinas sanas y afectadas por signos blancos en los cuatro sitios de muestreo (Q3, Q7, Q8 y Q9) en los años 2018 y 2019 en el arrecife Tuxpan.

Para observar mejor la distribución de los signos blancos en corales se realizó un mapa de dispersión para cada especie hospedera en cada sitio, indicando cuales estaban sanas y cuales enfermas, tanto en el año 2018 como en 2019.

En el sitio Q3 (Figura 24) el cambio más importante ocurrió en la especie *O. annularis*, donde gran parte de las colonias enfermas en 2019 tienden a estar en la parte superior del cuadrante. Las especies *O. faveolata* y *P. strigosa* en 2018 no presentaron colonias enfermas, sin embargo, para 2019 se observó una colonia enferma de cada especie. Por último, las especies *M. cavernosa* y *S. siderea* se mantuvieron sanas a lo largo del estudio.

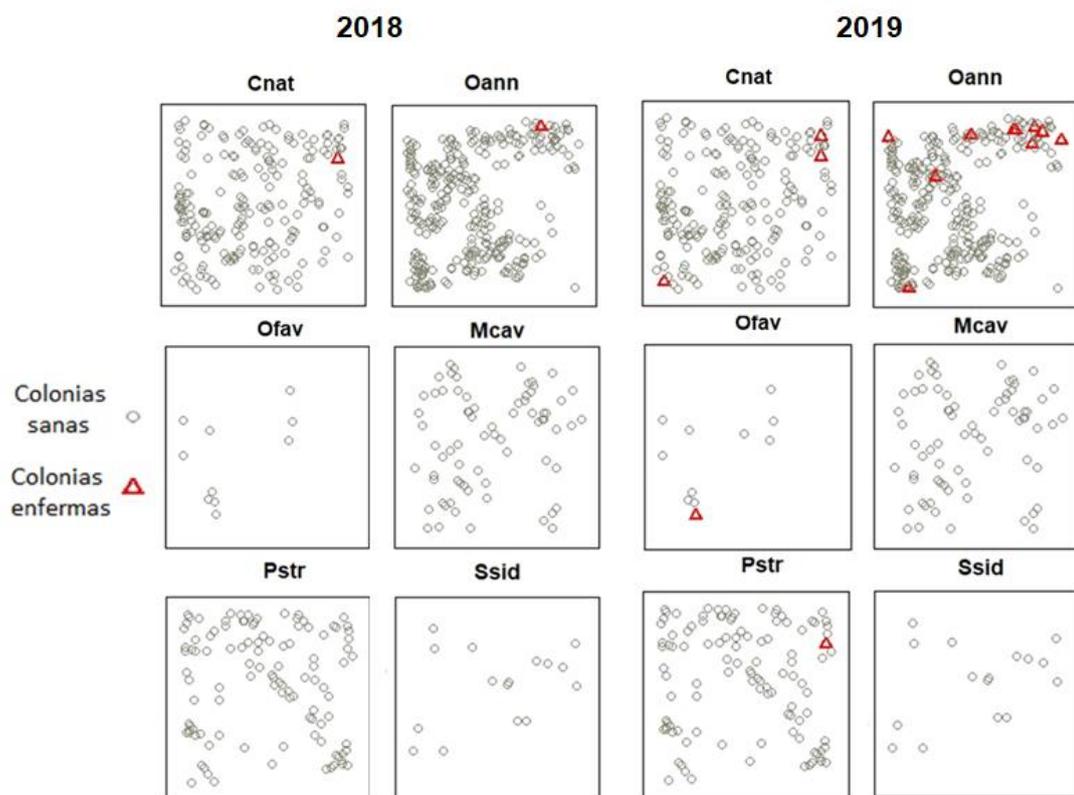


Figura 24. Mapas de distribución para especies de coral afectadas por el signo blanco en el sitio Q3 en 2018 y 2019. Especies: Cnat. *Colpophyllia natans*, Oann. *Orbicella annularis*, Ofav. *Orbicella faveolata*, Mcav. *Montastraea cavernosa*, Pstr. *Pseudodiploria strigosa*, Ssid. *Siderastrea siderea*.

En el sitio Q7 (Figura 25), se puede observar que las colonias afectadas de *O. annularis*, aparentemente, están agrupadas, así como también lo están las

de la especie *S. siderea* y algunas colonias de *O. faveolata*. Cabe destacar, que este sitio fue el único que presentó una colonia de *M. cavernosa* afectada en 2019, la cual en 2018 se encontraba sana.

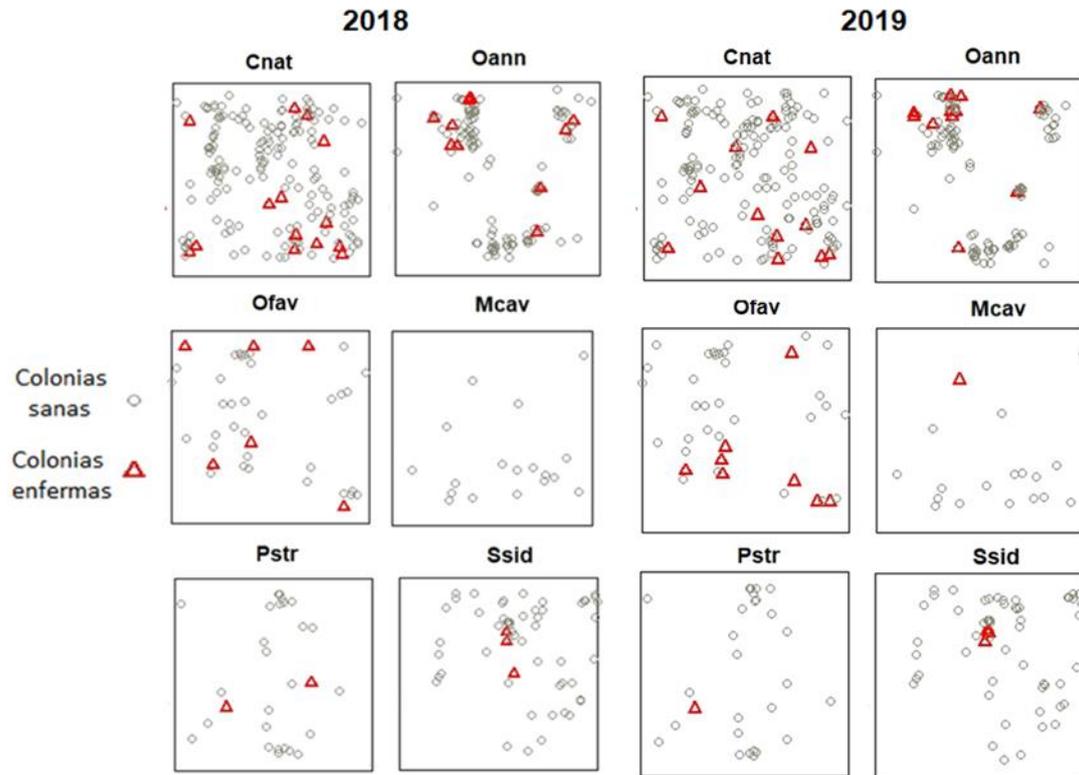


Figura 25. Mapas de distribución para seis especies de coral afectadas por el signo blanco en el sitio Q7 en 2018 y 2019. Especies: Cnat. *Colpophyllia natans*, Oann. *Orbicella annularis*, Ofav. *Orbicella faveolata*, Mcav. *Montastraea cavernosa*, Pstr. *Pseudodiploria strigosa*, Ssid. *Siderastrea siderea*.

El sitio Q8 (Figura 26) se caracteriza por ser el que más prevalencia de signos blancos presentó, de los cuales la mayoría se detectaron en *O. annularis*, al igual que se registró en Q7. En los mapas de distribución las colonias enfermas de *O. annularis* se distribuyeron por todo el cuadrante, sin embargo, en ciertos puntos hubo colonias enfermas próximas entre sí. Así mismo, *S. siderea* presentó dos colonias enfermas en 2019, las cuales se observaron

próximas entre sí. Cabe mencionar que *P. strigosa* en 2018. Respecto a la especie *M. cavernosa* se mantuvo sana a lo largo de todo el estudio.

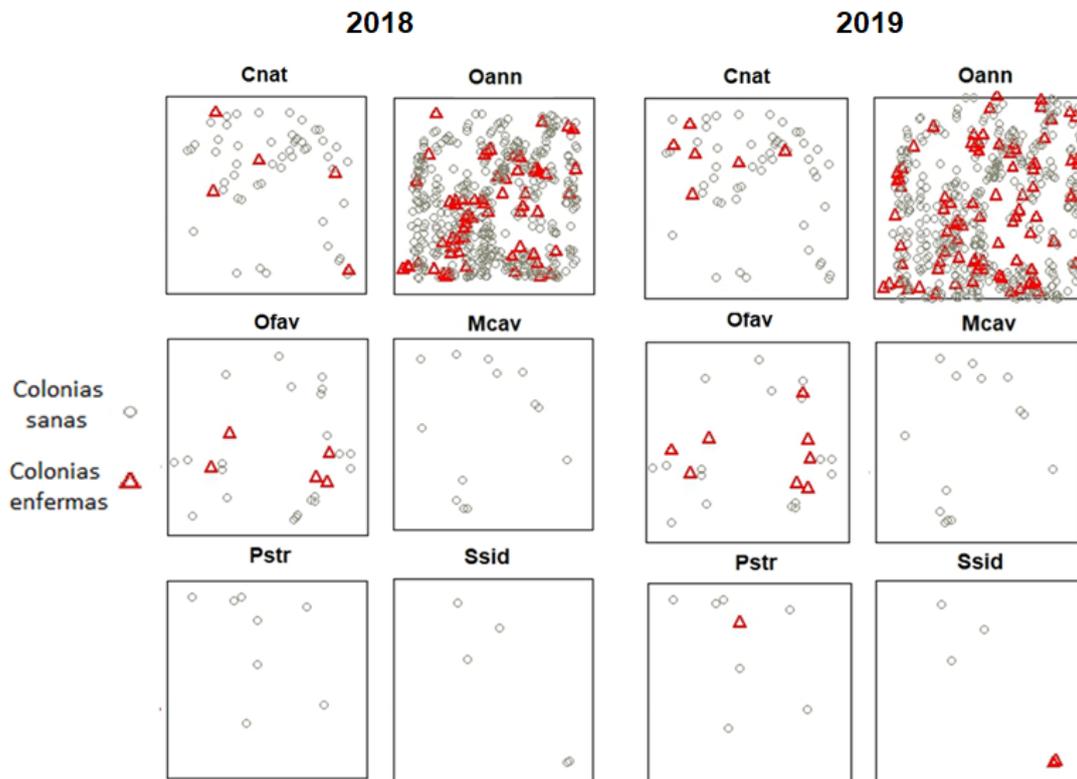


Figura 26. Mapas de distribución para seis especies afectadas por el signo blanco en el sitio Q8 en 2018 y 2019. Especies: Cnat. *Colpophyllia natans*, Oann. *Orbicella annularis*, Ofav. *Orbicella faveolata*, Mcav. *Montastraea cavernosa*, Pstr. *Pseudodiploria strigosa*, Ssid. *Siderastrea siderea*.

El sitio Q9 (Figura 27), fue el que presentó menos colonias de coral afectadas por signos blancos en 2019, y que a su vez, las colonias enfermas, aparentemente, no se observan tan agrupadas como en los casos anteriormente mencionados. Este sitio presentó una sola colonia de *O. faveolata* enferma en 2019, la cual en 2018 no estaba afectada por los signos blancos.

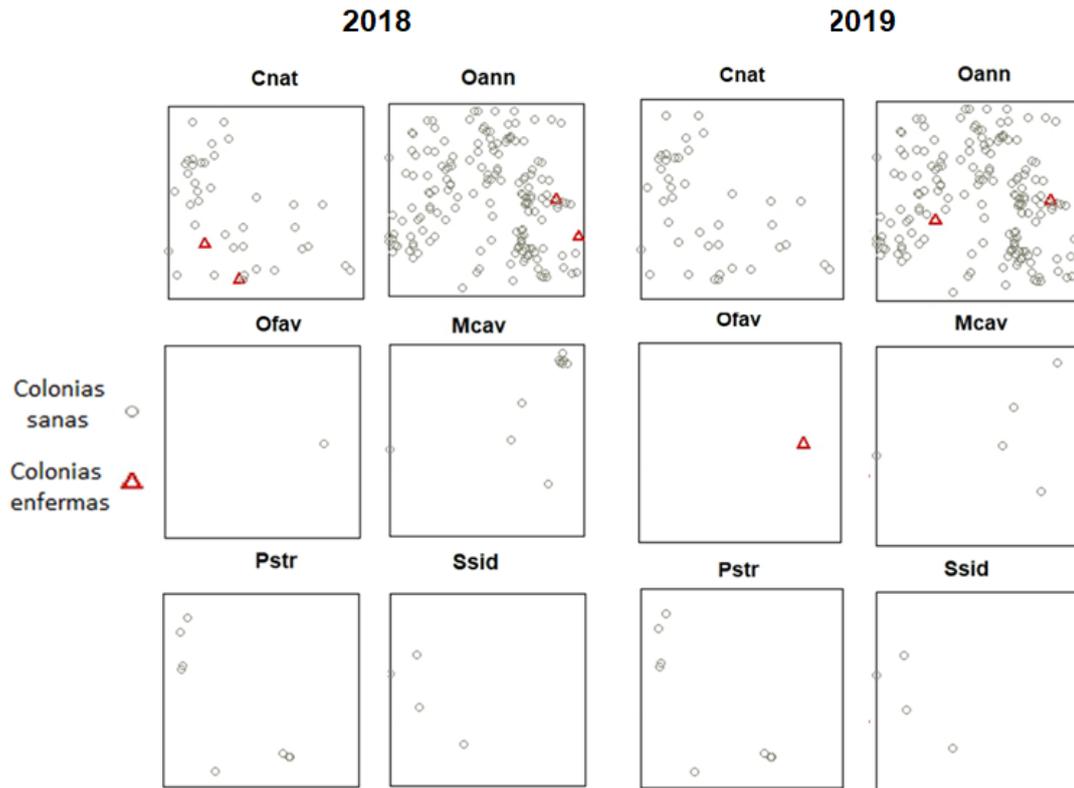


Figura 27. Mapas de distribución para seis especies de coral afectadas por el signo blanco en el sitio Q9 en 2018 y 2019. Especies: Cnat. *Colpophyllia natans*, Oann. *Orbicella annularis*, Ofav. *Orbicella faveolata*, Mcav. *Montastraea cavernosa*, Pstr. *Pseudodiploria strigosa*, Ssid. *Siderastrea siderea*.

Para observar la distribución espacial de todas las colonias, tanto sanas como enfermas, se realizó el análisis de K de Ripley en cada sitio muestreado en 2018 (Figura 28). Estos análisis mostraron que las colonias presentaban una distribución agrupada, lo cual interferiría en el análisis espacial de las colonias con signo blanco; puesto que si la distribución nula de los individuos es agrupada, los individuos enfermos presentarán cierto grado de agregación.

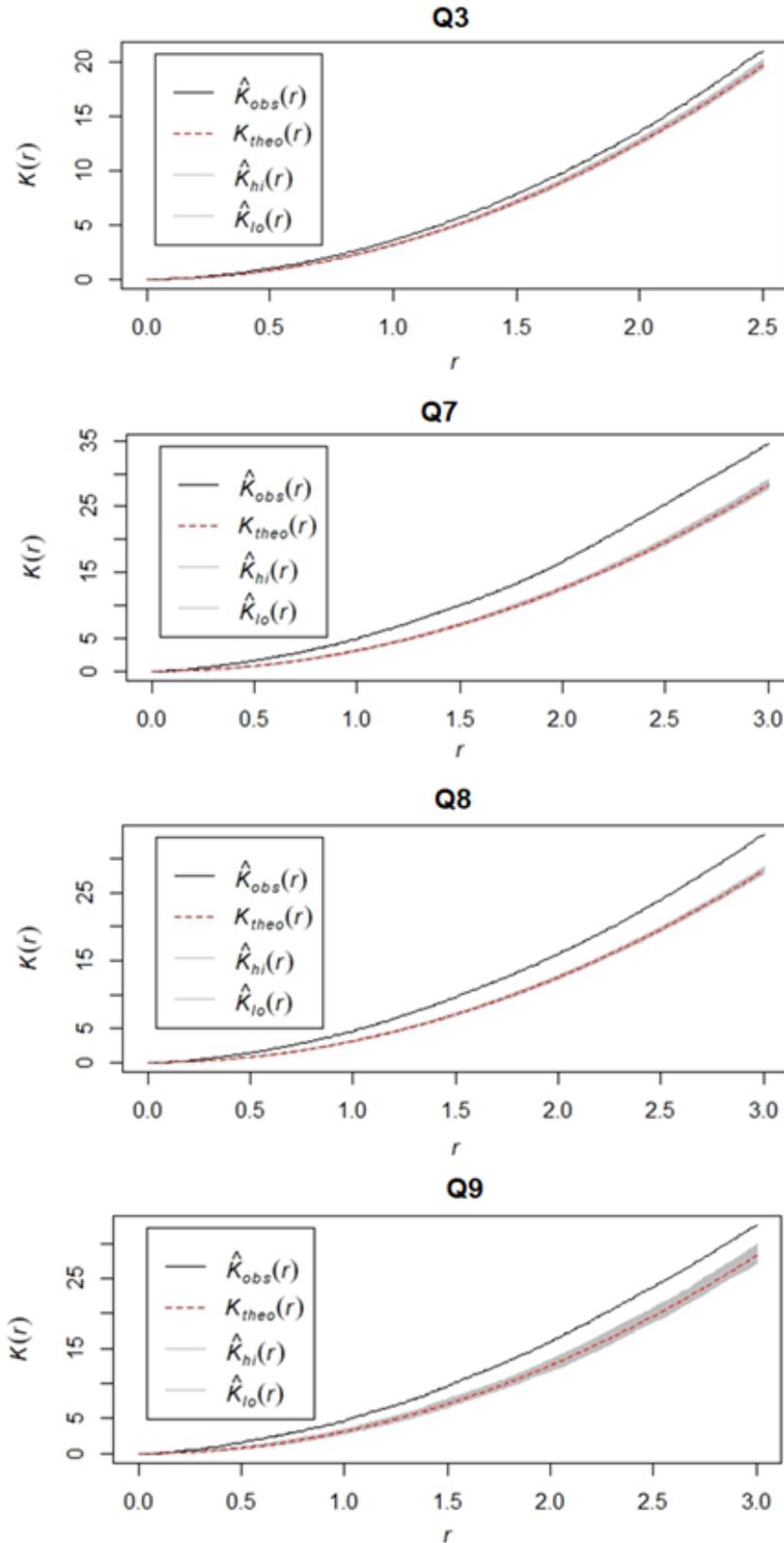


Figura 28. Función K de Ripley ($K(r)$) de las colonias coralinas en los cuatro sitios muestreados en 2018. $K_{obs}(r)$: valor observado; $K_{theo}(r)$: valor teórico; $K_{hi}(r)$ y $K_{lo}(r)$: el intervalo de confianza; r : rango de distancias.

La K de Ripley solo se aplicó para las especies *C. natans* y *O. annularis*, dado que otras especies no alcanzan un tamaño de muestra suficiente para el análisis. Así mismo, para el sitio Q3 el análisis de K de Ripley solamente se realizó para el año 2019 ya que en 2018 solo se presentó una colonia enferma de cada especie (Figura 29). En los sitios Q7 (Figura 30), Q8 (Figura 31) y Q9 (Figura 32) el análisis se realizó para ambos años. Tras comparar estos análisis de K de Ripley con el modelo hipotético (Anexo I), se observa que en los cuatro sitios las colonias afectadas por signos blancos de ambas especies presentan una distribución agrupada en ambos años, puesto que la línea negra no se encuentra dentro del intervalo de confianza.

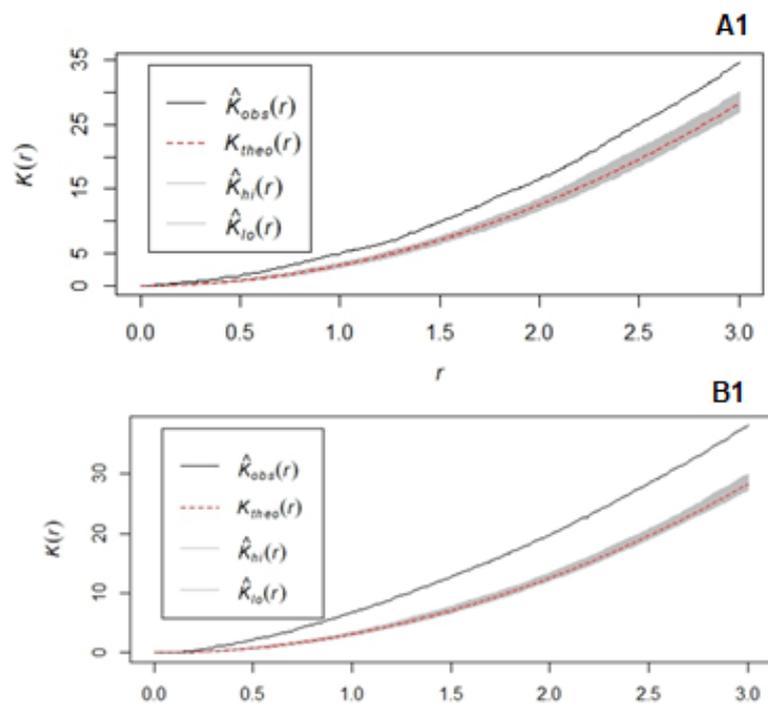


Figura 29. Función K de Ripley ($k(r)$) en sitio Q3. La banda gris representa el intervalo de confianza. A1: *C. natans* en 2019 ($n=202$); B1: *O. annularis* en 2019 ($n=297$); $K_{obs}(r)$: valor observado; $K_{theo}(r)$: valor teórico; $K_{hi}(r)$ y $K_{lo}(r)$: el intervalo de confianza; r : rango de distancias.

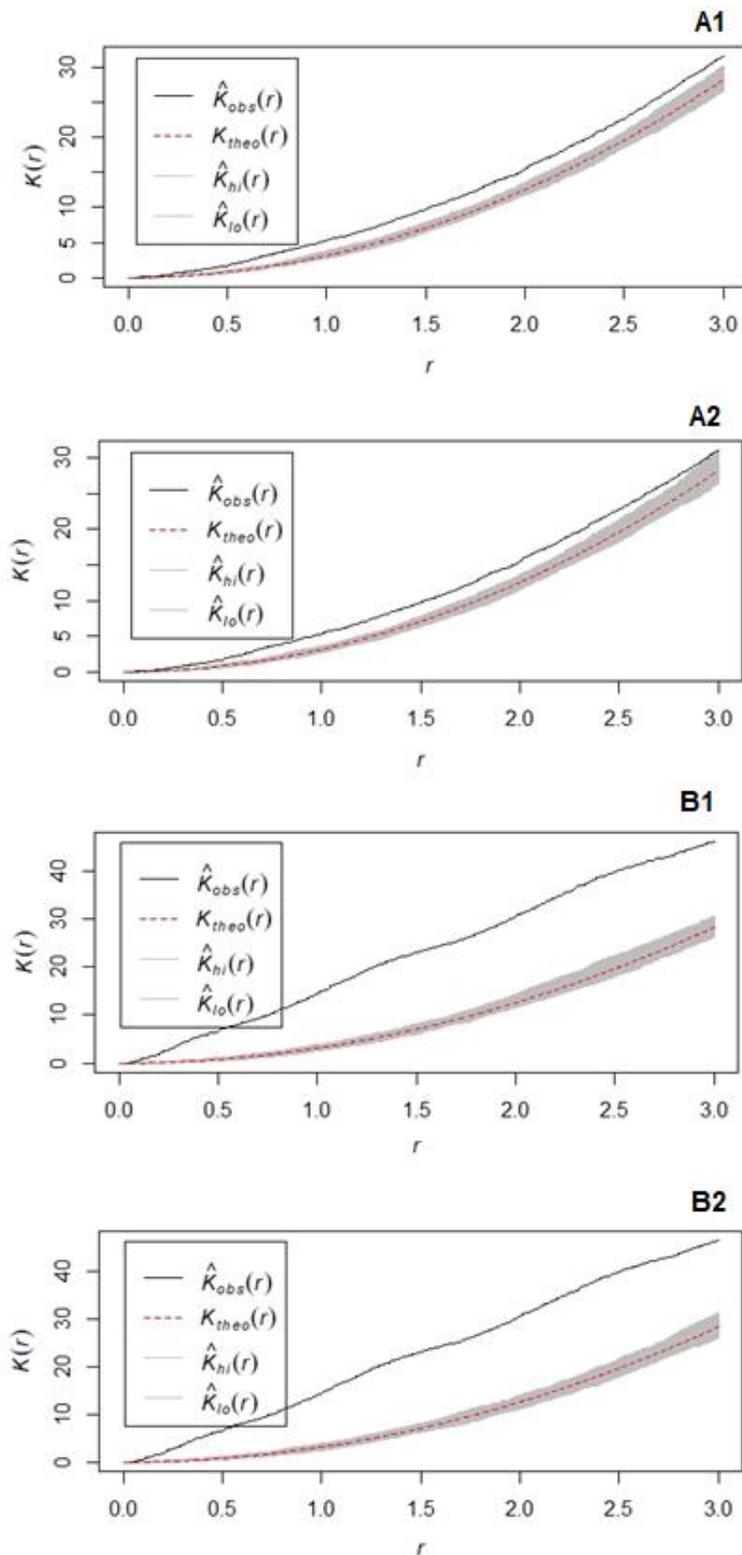


Figura 30. Función K de Ripley ($k(r)$) en el sitio Q7, representando el intervalo de confianza (banda gris). A1: *C. natans* en 2018 (n=171); A2: *C. natans* en 2019 (n=165); B1: *O. annularis* en 2018 (n=121); B2: *O. annularis* en 2019 (n=121); $K_{obs}(r)$: valor observado; $K_{theo}(r)$: valor teórico; $K_{hi}(r)$ y $K_{lo}(r)$: el intervalo de confianza; r : rango de distancias.

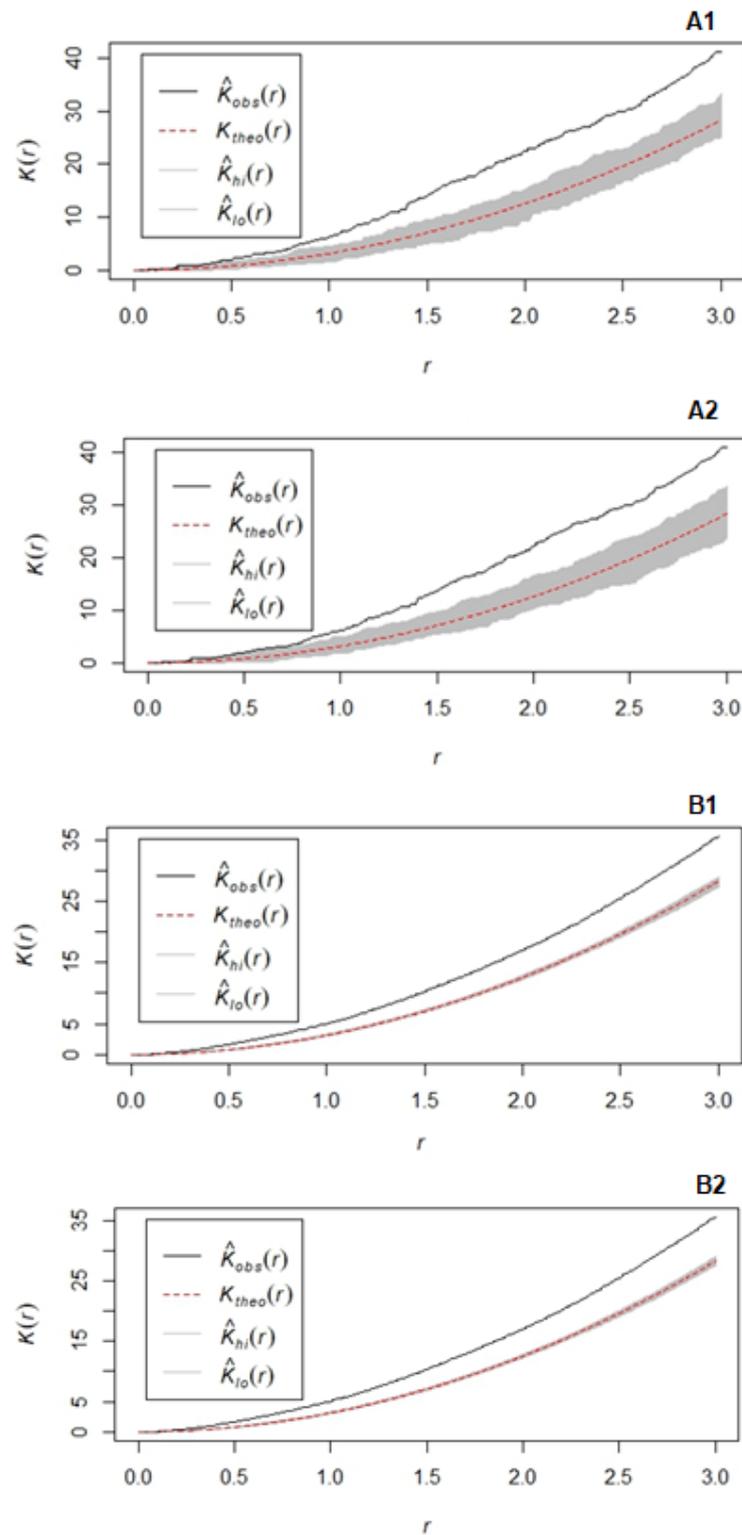


Figura 31. Función K de Ripley ($K(r)$) en el sitio Q8, representando el intervalo de confianza (banda gris). A1: *C. natans* en 2018 (n=56); A2: *C. natans* en 2019 (n=57); B1: *O. annularis* en 2018 (n=521); B2: *O. annularis* en 2019 (n=525); $K_{obs}(r)$: valor observado; $K_{theo}(r)$: valor teórico; $K_{hi}(r)$ y $K_{lo}(r)$: el intervalo de confianza; r : rango de distancias.

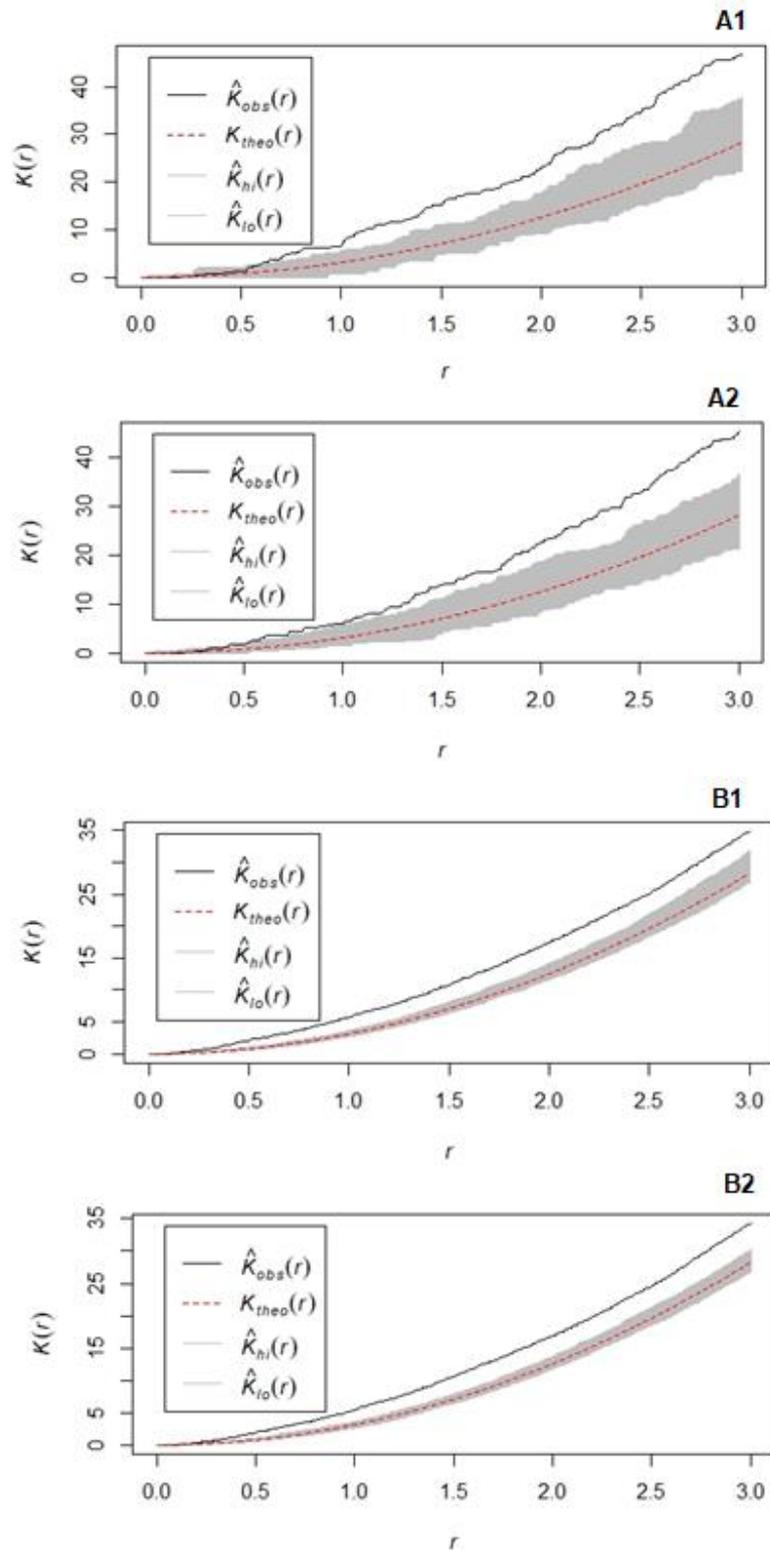


Figura 32. Función K de Ripley ($K(r)$) en el sitio Q9, representando el intervalo de confianza (banda gris). A1: *C. natans* en 2018 ($n=40$); A2: *C. natans* en 2019 ($n=40$); B1: *O. annularis* en 2018 ($n=167$); B2: *O. annularis* en 2019 ($n=168$). $K_{obs}(r)$: valor observado; $K_{theo}(r)$: valor teórico; $K_{hi}(r)$ y $K_{lo}(r)$: el intervalo de confianza; r : rango de distancias.

Tasas de incidencia, recuperación y avance

Previo a la generación de los modelos epidemiológicos β SI se estimó la tasa de incidencia y de recuperación que presentaron las colonias de coral con signos blancos en los sitios de muestreo (Cuadro 11), observándose que ambas diferían entre los sitios. La mayor incidencia registrada fue en Q8 (9%) seguido de Q7 (4%) y Q3 (2%), mientras que el sitio Q9 registró el menor valor (1%). Respecto a la recuperación de las colonias, esta fue mayor en Q9 (75%), seguido de los sitios Q3 y Q7 (50% y 52%) y menor en Q8 (39%).

Cuadro 11. Tasas de incidencia y recuperación (%) de los signos blancos en los sitios de muestreo en el arrecife Tuxpan. TI: Tasa de incidencia; TR: Tasa de recuperación

	Nº de susceptibles	Nº de nuevos casos 2019	TI (%)	Nº de afectados 2018	Nº de recuperados 2019	TR (%)
Q3	706	14	2	2	1	50
Q7	433	19	4	36	19	53
Q8	635	58	9	74	29	39
Q9	231	2	0.9	4	3	75

Al estimar la incidencia de signos blancos y la tasa de recuperación para cada especie en cada sitio (exceptuando a *M. cavernosa* que solo presentó una colonia afectada para el año 2019 en el Q7) (Cuadro 12), se observa que *O. faveolata* presentó la mayor tasa de incidencia en Q9 (100%), seguido de Q7 (13%) y Q8 (12%), mientras que en Q3 (9 %) presentó el menor valor. En cuanto a la recuperación, solo presentó colonias recuperadas de los signos blancos el sitio Q7 (50%), en el resto de los sitios no se registró recuperación.

La segunda especie con una mayor incidencia fue *O. annularis*, presentando el mayor valor en Q8 (9%), seguido de Q7 (7%) y Q3 (3%), mientras que en el sitio Q9 se registró el menor valor (1%). La mayor recuperación fue en Q3 (100%), seguido de Q7 y Q9 (73% y 50%), sin embargo, Q8 donde mayor incidencia se registró, presentó la menor recuperación (41%).

Por otro lado, *C. natans* presentó una baja tasa de incidencia en Q3 y Q7 (1% y 2%) en comparación al Q8 (7%). El Q9 por su parte, no presentó nuevas colonias enfermas en 2019. En cuanto a la recuperación de la especie, esta fue mayor en Q9, (100%), seguido de Q8 (60%) y Q7 (36%), mientras que en Q3 no se observó recuperación.

Por su parte, la especie *P. strigosa* mostró la mayor incidencia en el sitio Q8 (12%), seguida del Q3 (1%), mientras que en el Q7 y Q9 no se presentaron nuevos casos. La recuperación solo se observó en el sitio Q8 (50%), mientras que en el resto de los sitios no se registraron colonias recuperadas.

Por último, en lo referente a *S. siderea*, el sitio Q8 (40%) presentó la mayor incidencia, seguido del Q7 (3%), mientras que el Q3 y Q9 no presentaron nuevos casos en 2019. Por su parte, el Q7 fue el único sitio que presentó recuperación, con un valor de 67%.

Cuadro 12. Tasas de incidencia y recuperación (%) de los signos blancos por especie en los sitios de muestreo en el arrecife Tuxpan.

TI: Tasa de incidencia; TR: Tasa de recuperación.

Sitio	Hospedero	Nº de susceptibles	Nº de nuevos casos 2019	TI (%)	Nº de afectados 2018	Nº de recuperados 2019	TR (%)
Q3	<i>C. natans</i>	202	2	1	1	-	-
	<i>O. annularis</i>	297	10	3	1	1	100
	<i>O. faveolata</i>	11	1	9	-	-	-
	<i>P. strigosa</i>	108	1	1	-	-	-
	<i>S. siderea</i>	17	-	-	-	-	-
Q7	<i>C. natans</i>	167	3	2	14	5	36
	<i>O. annularis</i>	120	8	7	11	8	73
	<i>O. faveolata</i>	38	5	13	6	3	50
	<i>P. strigosa</i>	28	-	-	2	1	50
	<i>S. siderea</i>	58	2	3	3	2	67
Q8	<i>C. natans</i>	57	4	7	5	3	60
	<i>O. annularis</i>	526	48	9	64	26	41
	<i>O. faveolata</i>	25	3	12	5	-	-
	<i>P. strigosa</i>	8	1	12	-	-	-
	<i>S. siderea</i>	5	2	40	-	-	-
Q9	<i>C. natans</i>	41	-	-	2	2	100
	<i>O. annularis</i>	168	1	1	2	1	50
	<i>O. faveolata</i>	1	1	100	-	-	-
	<i>P. strigosa</i>	8	-	-	-	-	-
	<i>S. siderea</i>	4	-	-	-	-	-

La tasa de avance del signo blanco se estimó para las tres especies de coral más afectadas en cada sitio de muestreo (Cuadro 13), excepto *O. faveolata* que no se registró en los sitios Q3 y Q8. La tasa de avance más rápida se registró en el sitio Q8 (227.10 cm²/ año), seguido del Q9 (141.46 cm²/ año), y Q7 (114.39 cm²/ año), mientras que en Q3 la tasa fue mucho menor (16.037 cm²/año respectivamente). Las especies que presentaron las mayores tasas de avance fueron *C. natans* en Q8 (511.04 cm²/ año) y *O. faveolata* en Q9 (355.10 cm²/ año). En cambio, *O. annularis* presentó una menor tasa de tanto en Q3 (16.04 cm²/ año) como en Q9 (6.76 cm²/ año), sin embargo, presentó un máximo de 165.37 cm²/ año en Q8.

Cuadro 13. Tasas de avance diaria y anual del signo blanco (en área y lineal) en tres especies de coral y cuatro sitios de muestreo en el arrecife Tuxpan. El total por sitio corresponde al promedio ponderado de las tres especies. Los valores se calcularon a partir de la diferencia entre 2018 y 2019.

SITIO	Hospedero	cm ² /año	cm ² /día	cm/día
Q3	<i>C. natans</i> (n=1)	20.67	0.06	0.13
	<i>O. annularis</i> (n=9)	16.04	0.04	0.12
	<i>O. faveolata</i> (n=0)	-	-	-
Total (n=10)		16.500	0.045	0.120
Q7	<i>C. natans</i> (n=8)	165.00	0.45	0.38
	<i>O. annularis</i> (n=3)	14.78	0.04	0.11
	<i>O. faveolata</i> (n=1)	8.36	0.02	0.08
Total (n=12)		114.39	0.31	0.32
Q8	<i>C. natans</i> (n=5)	511.04	1.40	0.67
	<i>O. annularis</i> (n=23)	165.37	0.45	0.38
	<i>O. faveolata</i> (n=0)	-	-	-
Total (n=28)		227.10	0.62	0.44
Q9	<i>C. natans</i> (n=1)	197.21	0.54	0.41
	<i>O. annularis</i> (n=2)	6.76	0.02	0.08
	<i>O. faveolata</i> (n=1)	355.10	0.97	0.56
Total (n=4)		141.46	0.39	0.35

Los modelos epidemiológicos se realizaron diferenciando la zona norte (Q7+Q8) de la zona sur (Q3+Q9), por lo que se obtuvieron las tasas de avance para el conjunto de las tres especies más afectadas en ambas zonas (Cuadro 14). La zona norte presentó una mayor tasa de avance (193.29 cm²/año) que la zona sur (52.20 cm²/año). Al analizar las especies por separado se observó que *O. faveolata* fue la única que presentó una mayor tasa de avance del signo blanco en la zona sur (355.10 cm²/año) que en la norte (8.36 cm²/año).

Cuadro 14. Tasas de avance del signo blanco (en área y lineal) en el arrecife Tuxpan en *C. natans*, *O. annularis* y *O. faveolata*. La tasa de avance se estimó combinando los datos de la zona norte (Q7 y Q8) y de la zona sur (Q3 y Q9). El total por zona corresponde al promedio ponderado de las tres especies. Los datos se estimaron a partir de la diferencia entre 2018 y 2019. La tasa lineal se estimó asumiendo que el área perdida forma un círculo con un radio que aumenta en cm/día.

ZONA	Hospedero	cm ² /año	cm ² /día	cm/día
Norte (Q7 +Q8)	<i>C. natans</i> (n=13)	298.09	0.82	0.51
	<i>O. annularis</i> (n=26)	148.00	0.40	0.36
	<i>O. faveolata</i> (n=1)	8.36	0.02	0.08
	Total (n=40)	193.29	0.53	0.41
Sur (Q3 +Q9)	<i>C. natans</i> (n=2)	108.94	0.30	0.32
	<i>O. annularis</i> (n=11)	14.35	0.04	0.11
	<i>O. faveolata</i> (n=1)	355.10	0.97	0.56
	Total (n=14)	52.20	0.14	0.21

Modelo epidemiológico βSI estructurado por tamaños

Para usar en el modelo epidemiológico se realizó la estructura de tamaños de las colonias muestreadas en base a los tamaños pre-reproductivos de las especies afectadas en el arrecife (Cuadro 15).

Cuadro 15. Tamaño pre-reproductivo (cm^2) de las especies coralinas afectadas por signo blanco en el arrecife Tuxpan (Szmant, 1986; Soong y Lang, 1992). Este tamaño se utilizó para la primera categoría de la estructura de tamaños.

Especie coralina	Tamaño prereproductivo (cm^2)
<i>C. natans</i>	195
<i>O. annularis</i>	300
<i>O. faveolata</i>	300
<i>P. strigosa</i>	195
<i>S. siderea</i>	156

La estructura de tamaños se realizó para los sitios del norte (Q7 y Q8) (Figura 33A) y del sur (Q3 y Q9) (Figura 33B). La clasificación final resultó en cuatro categorías de tamaño: la categoría 1 con un área menor a 195 cm^2 , la categoría 2 con un área entre $195\text{-}300 \text{ cm}^2$, la categoría 3 con un área entre $300\text{-}1000 \text{ cm}^2$, y por último, la categoría 4 con un área mayor a 1000 cm^2 .

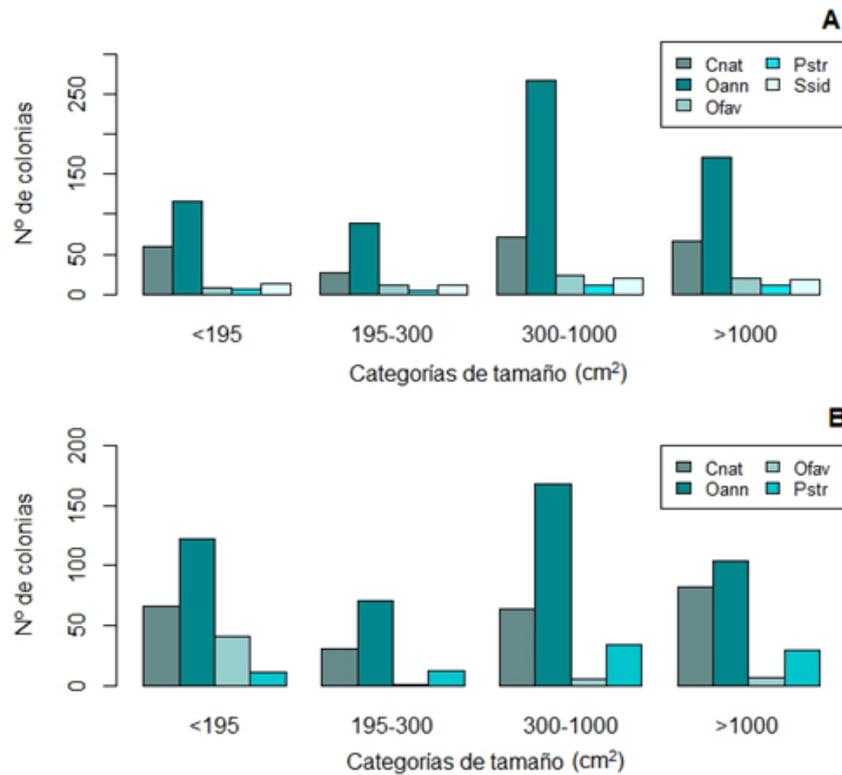


Figura 33. Estructura de tamaños de las especies coralinas afectadas por signo blanco en el arrecife Tuxpan en 2018. A: zona norte (Q7 y Q8); B: zona sur (Q3 y Q9); Cnat: *C. natans*; Oann: *O. annularis*; Ofav: *O. faveolata*; Pstr: *P. strigosa*; Ssid: *S. siderea*.

El modelo epidemiológico por categorías de tamaño solo se realizó para las especies *O. annularis* y *C. natans*, dado que para el resto de las especies no se obtuvieron todos los parámetros necesarios para el modelo. Por tanto, una vez establecidas las cuatro categorías de tamaño, se establecieron los parámetros utilizados en el modelo epidemiológico para ambas especies, tanto en la zona norte como en la zona sur (Cuadro 16). En estos parámetros se incluyeron datos de incidencia de signos blancos, de recuperación y la tasa de avance del signo para determinar la tasa de mortalidad “m”. Esta tasa de mortalidad se halló tras asumir que, en ausencia de recuperación y con las tasas de avance obtenidas, el 100% de las colonias de todos los tamaños morirían en un momento dado.

Cuadro 16. Parámetros del modelo epidemiológico por categorías en *C. natans* y *O. annularis*, tanto en el norte como en el sur del arrecife Tuxpan. *Sn*: colonias susceptibles; *In*: colonias afectados en 2018; *Rn*: colonias recuperadas en 2019; *Mn*: colonias muertas; βn : tasa de infección; α : tasa de transferencia de recuperados a susceptibles; *rn*: tasa de recuperación; *mn*: tasa de mortalidad; *g*: tasa de crecimiento; *f*: tasa de fisión; *n*: número de categoría de tamaño.

Parámetros	Norte (Q7 Y Q8)		Sur (Q3 Y Q9)		
	<i>C. natans</i>	<i>O. annularis</i>	<i>C. natans</i>	<i>O. annularis</i>	
CATEGORÍA 1 (<195 cm ²)	S1	55	105	66	121
	I1	4	12	0	1
	R1	1	5	0	0
	M1	0	0	0	0
	$\beta 1$	0.004	0.004	0	0.008
	$\alpha 1$	1	1	1	1
	r1	0.250	0.41	0	0
	m1	0.800	0.722	0	1
	g1	0	0.350	0	0.270
CATEGORIA 2 (195-300 cm ²)	S2	27	79	31	70
	I2	0	10	0	1
	R2	0	2	0	1
	M2	0	0	0	0
	$\beta 2$	0	0.006	0	0.014
	$\alpha 2$	1	1	1	1
	r2	0	0.20	0	1
	m2	0	0.870	0	0.500
	g2	0.250	0.330	0.380	0.350
f1	0	0.060	0	0.500	
CATEGORÍA 3 (300-1000 cm ²)	S3	63	231	63	168
	I3	8	37	1	0
	R3	6	22	1	0
	M3	0	0	0	0
	$\beta 3$	0.001	0.003	0	0
	$\alpha 3$	1	1	1	1
	r3	0.750	0.594	1	0
	m3	0.330	0.670	0	1
	g3	0.028	0.160	0.015	0.190
f2	0.110	0.014	1	0.200	
CATEGORIA 4 (>1000 cm ²)	S4	60	156	80	103
	I4	7	16	2	1
	R4	1	5	1	1
	M4	0	0	0	0
	$\beta 4$	0.010	0.004	0.012	0.028
	$\alpha 4$	1	1	1	1
	r4	0.142	0.312	0.500	1
	m4	0.910	0.820	0.750	0.750
	f3	0.080	0.034	0.250	0.250

Con los datos presentados en el cuadro 15, se parametrizó el modelo epidemiológico por categorías de tamaño de cada especie de coral. En el caso de *C. natans* en la zona norte (Figura 34A) se observa que las colonias susceptibles de la categoría uno ($<195 \text{ cm}^2$), se mantuvieron estables en el tiempo, mientras que las de las categorías dos ($195\text{-}300 \text{ cm}^2$) y tres ($300\text{-}1000 \text{ cm}^2$) descendieron, llegando a no haber colonias de la categoría dos a los 15 años aproximadamente; por el contrario, las colonias de la categoría cuatro ($>1000 \text{ cm}^2$) mostraron una tendencia de aumento desde los primeros años hasta los 60 años. Esto es debido a que las colonias de las categorías dos y tres van creciendo y pasando a categorías superiores, por ello, en los primeros años la categoría tres incrementa, por el paso de las colonias provenientes de la categoría dos. A su vez, la mortalidad de la categoría cuatro incrementa desde los 6 años hasta mantenerse estable a partir de los 80 años, donde las colonias susceptibles de esta misma categoría también permanecen estables.

Por su parte, en la zona sur (Figura 34B), la dinámica poblacional es similar al norte, donde las colonias de la categoría dos y tres descienden, la categoría uno se mantiene estable, y la categoría cuatro mostró un aumento en el número de colonias desde los primeros años. Sin embargo, en este último caso, la categoría cuatro no presenta un incremento de la mortalidad, de hecho la mortalidad de las colonias se mantiene en 0. Así mismo, las colonias infectadas y recuperadas mantienen en ambas zonas valores muy bajos.

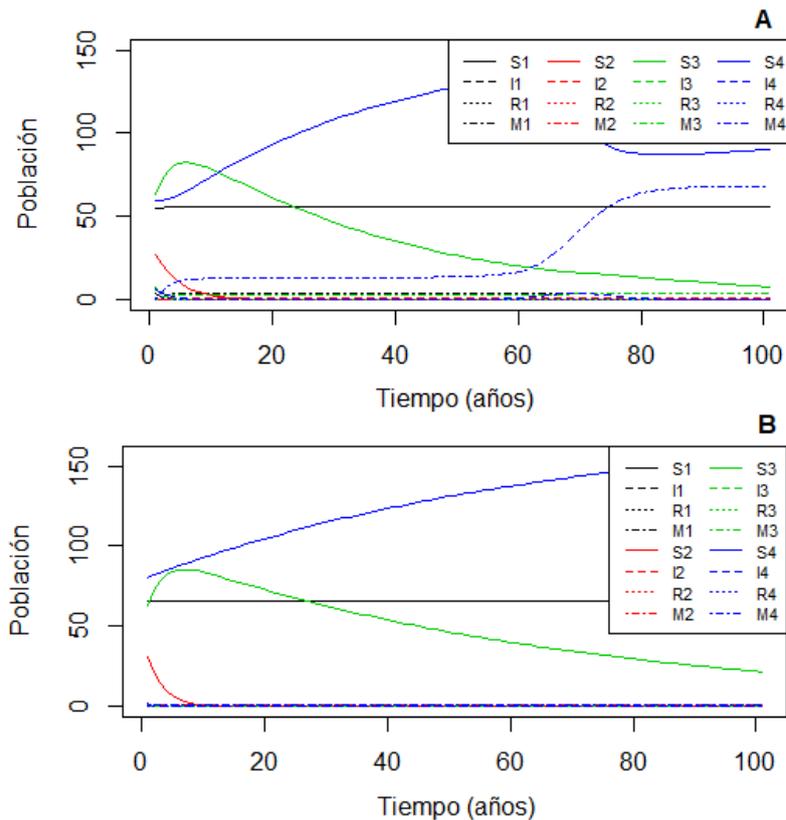


Figura 34. Modelo epidemiológico βSI por categorías de tamaño de la especie *C. natans* en el arrecife Tuxpan. A: zona norte (Q7+Q8); B: zona sur (Q3+Q9). Categoría 1 (negro): $<195 \text{ cm}^2$; categoría 2 (rojo): $195-300 \text{ cm}^2$; categoría 3 (verde): $(300-1000 \text{ cm}^2)$, categoría 4 (azul): $> 1000 \text{ cm}^2$. S_n : colonias susceptibles; I_n : colonias afectados en 2018; R_n : colonias recuperadas en 2019; M_n : colonias muertas; n : número de categoría de tamaño.

En el caso de la especie *O. annularis* en la zona norte (Figura 35A), se asemeja a lo ocurrido en el modelo realizado para *C. natans*, donde, los susceptibles de las primeras tres categorías disminuyen con el tiempo. Sin embargo, en este caso, las colonias de la categoría cuatro ($>1000 \text{ cm}^2$) en los primeros años incrementan alrededor de 100 individuos y posterior a esto, la mortalidad de esta categoría incrementa generando una disminución en el número de colonias. Por lo que, en el norte para esta especie si se observa una disminución de las colonias susceptibles con el paso de los años. De igual

forma, en el sur (Figura 35B), los susceptibles de las cuatro categorías disminuyen con el tiempo, sin embargo, en este caso, el incremento de la mortalidad se da más rápido en comparación a la zona norte. Además en este caso, la mortalidad de la categoría uno se dispara en los dos primeros años. Al igual que sucedió con la especie *C. natans*, las colonias infectadas y recuperadas presentaron valores bajos.

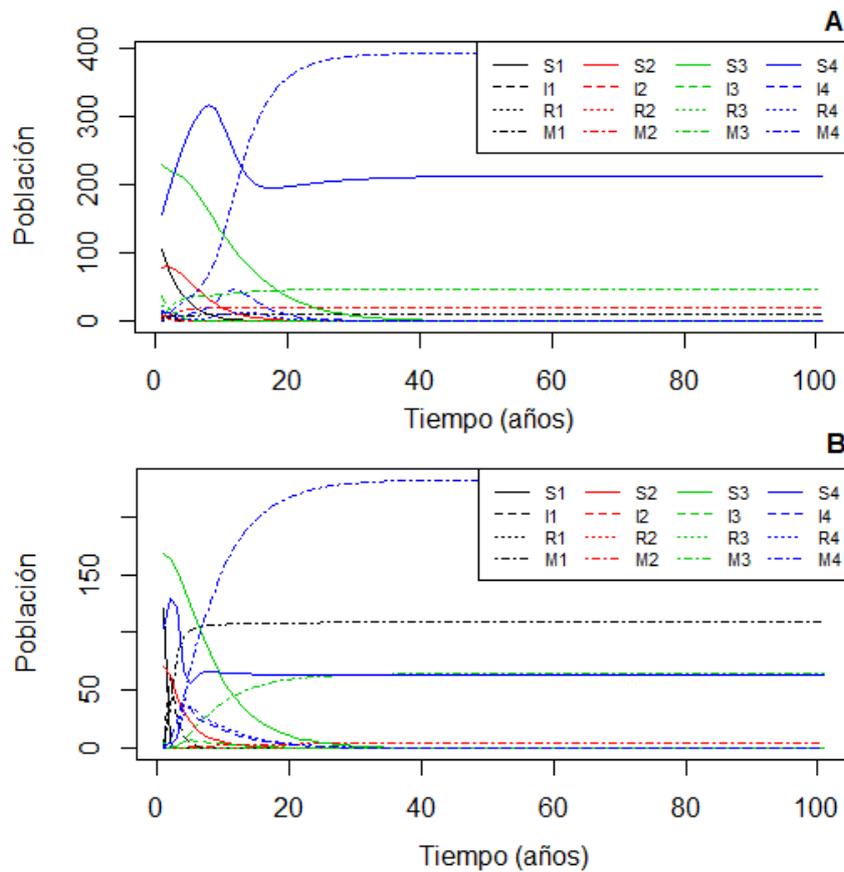


Figura 35. Modelo epidemiológico βSI por categorías de tamaño de la especie *O. annularis* en el arrecife Tuxpan. A: zona norte (Q7+Q8); B: zona sur (Q3+Q9). Categoría 1 (negro): $<195 \text{ cm}^2$; categoría 2 (rojo): $195-300 \text{ cm}^2$; categoría 3 (verde): $(300-1000 \text{ cm}^2)$, categoría 4 (azul): $> 1000 \text{ cm}^2$. S_n : colonias susceptibles; I_n : colonias afectados en 2018; R_n : colonias recuperadas en 2019; M_n : colonias muertas; n : número de categoría de tamaño.

Finalmente, se halló el número de reproducción básico (R_0) para cada categoría de tamaño utilizando los datos del modelo epidemiológico. Para la especie *C. natans*, en el norte, se observa que para la categoría uno (Figura 36A), el valor de R_0 es constante así como el valor de prevalencia disminuye abruptamente, por lo que en este caso no habría epizootia. La categoría dos (Figura 36B), presenta un valor de R_0 entre 0 y 1, y a su vez un incremento en la prevalencia, indicando un aumento en la prevalencia más lento. Sin embargo, en las categorías tres (Figura 36C) y cuatro (Figura 36D), se observa como la prevalencia está disminuyendo, así como presenta valores de $R_0 < 0$ para los primeros años; esto indica una fase de decline de la epizootia.

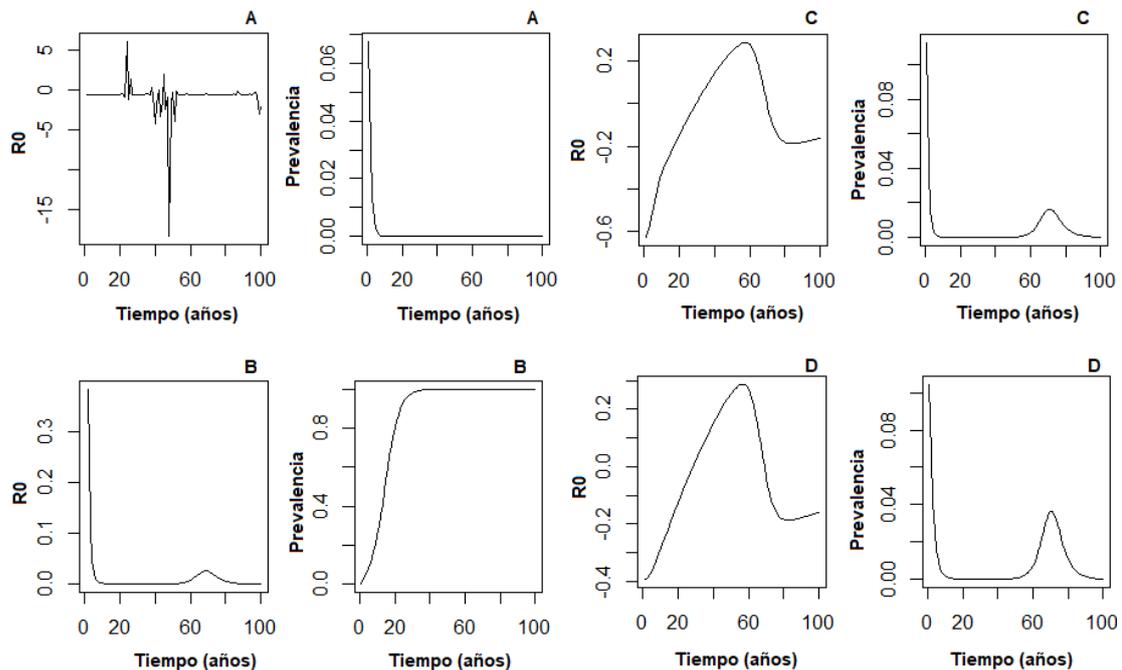


Figura 36. R_0 y prevalencia de signos blancos de la especie *C. natans* en la zona norte del arrecife Tuxpan (Q7 y Q8) en los años 2018 y 2018. A: categoría 1 ($< 195 \text{ cm}^2$); B: categoría 2 ($195\text{-}300 \text{ cm}^2$), C: categoría 3 ($300\text{-}1000 \text{ cm}^2$); D: categoría 4 ($> 1000 \text{ cm}^2$).

En la zona sur, al igual que en la norte, la categoría uno (Figura 37A) no presentó epizootia (no hubo aumento en número de casos) y, la prevalencia fue igual a 0. No obstante, para la categoría dos (Figura 37B), se observa como el valor de R_0 está disminuyendo y es menor a 1, y que la prevalencia está en aumento. Esto indica que a pesar de que la epizootia está activa, la prevalencia aumenta lentamente. El valor de R_0 para las categorías tres (Figura 37C) y cuatro (Figura 37D) se mantiene constante en 0 para los primeros años, indicando que no hay presencia de una epizootia.

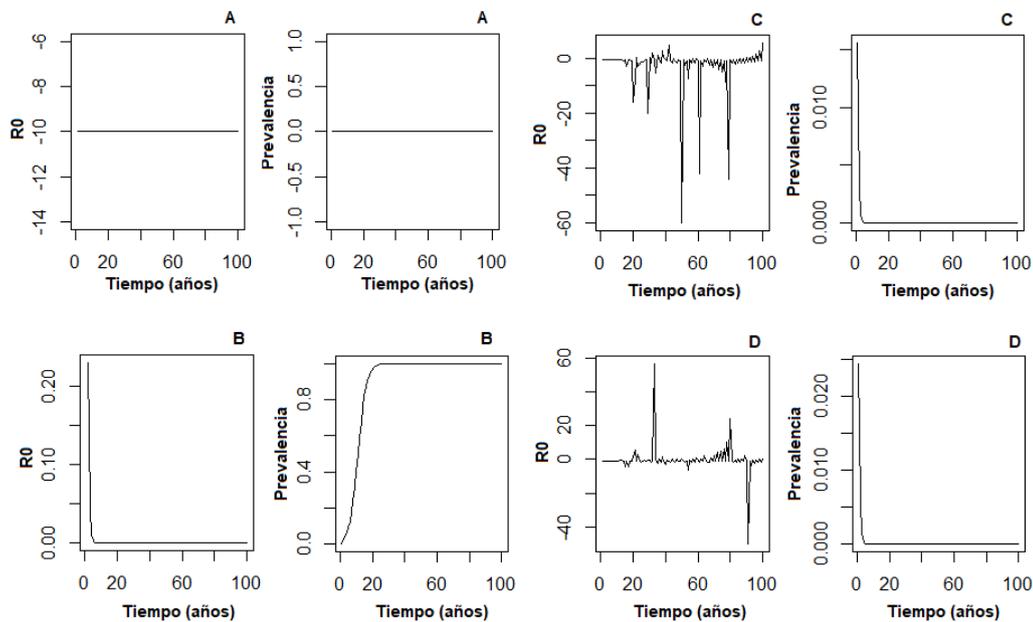


Figura 37. R_0 y prevalencia de signos blancos de la especie *C. natans* en la zona SUR del arrecife Tuxpan (Q3 y Q9) en los años 2018 y 2018. A: categoría 1 ($<195 \text{ cm}^2$); B: categoría 2 ($195\text{-}300 \text{ cm}^2$), C: categoría 3 ($300\text{-}1000 \text{ cm}^2$); D: categoría 4 ($> 1000 \text{ cm}^2$).

En lo que respecta a la especie *O. annularis*, en la zona norte (Figura 38), las cuatro categorías presentaron un valor de $R_0 < 0$, indicando que la epizootia estaba en su fase de declive. Esto coincide con lo observado en la prevalencia, la cual en los cuatro casos disminuyó.

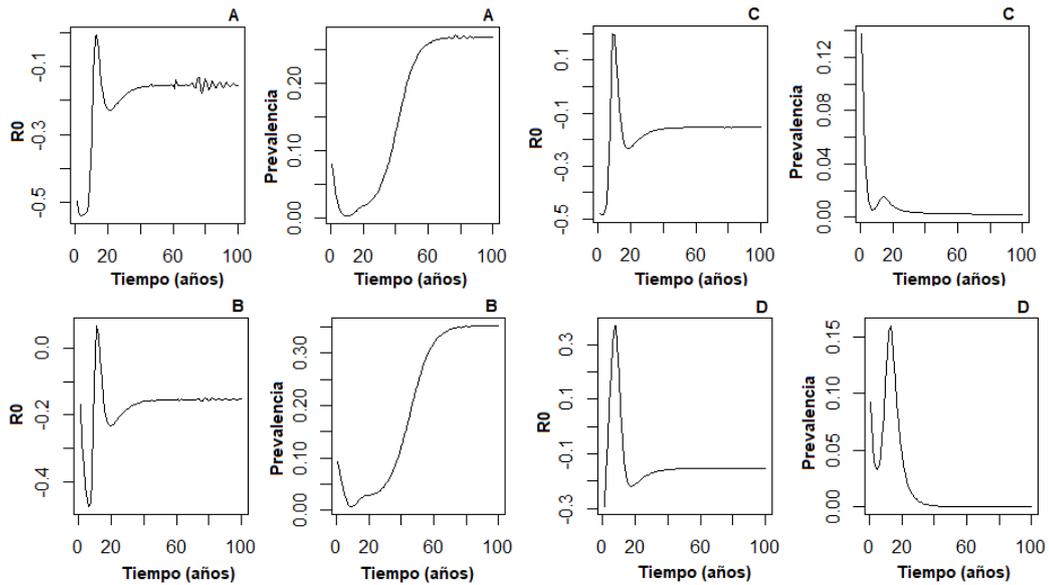


Figura 38. R0 y prevalencia de signos blancos de la especie *O. annularis* en la zona norte del arrecife Tuxpan (Q7 y Q8) en los años 2018 y 2018. A: categoría 1 (<195 cm²); B: categoría 2 (195-300 cm²), C: categoría 3 (300-1000 cm²); D: categoría 4 (> 1000 cm²).

Por su parte, en la zona sur, al igual que en la zona norte, la categoría uno (Figura 39A) presentó un valor de $R_0 > 1$, indicando una fase exponencial de la epizootia, con un incremento notables de la prevalencia. A su vez, la categoría dos (Figura 39B), se encontraba en fase de declive de la epizootia, presentando valores de $R_0 < 0$; así como una disminución de la prevalencia. Por su parte, las categorías tres (Figura 39C) y cuatro (Figura 39D), al igual que para la categoría uno, presentaron un valor de $R_0 > 1$, lo que coincide con una fase exponencial en una epizootia. Así mismo, se observa que la prevalencia de ambas categorías en los primeros años aumenta.

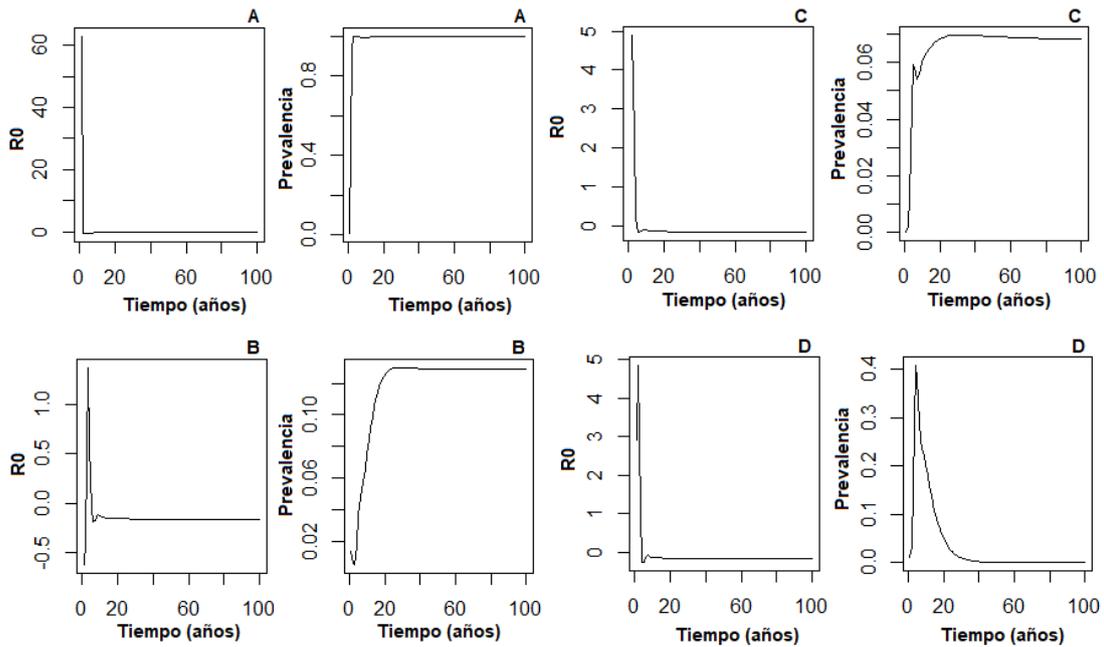


Figura 39. R0 y prevalencia de signos blancos de la especie *O. annularis* en la zona sur del arrecife Tuxpan (Q3 y Q9) en los años 2018 y 2018. A: categoría 1 (<195 cm²); B: categoría 2 (195-300 cm²), C: categoría 3 (300-1000 cm²); D: categoría 4 (> 1000 cm²).

Transmisión entre especies

El segundo modelo epidemiológico βSI se realizó únicamente para las tres especies más afectadas por los signos blancos en el arrecife Tuxpan (*C. natans*, *O. annularis* y *O. faveolata*) para las cuales se determinaron los parámetros de susceptibilidad, infección y recuperación (Cuadro 17). Cabe mencionar, que este modelo únicamente se realizó para la zona norte, debido a que para ésta se contó con un mayor número de datos.

Cuadro 17. Parámetros del modelo epidemiológico para las especies *C. natans*, *O. annularis* y *O. faveolata*. *S_n*: colonias susceptibles; *I_n*: colonias afectados en 2018; *R_n*: colonias recuperadas en 2019; *M_n*: colonias muertas; β *n*: tasa de infección; α : tasa de transferencia de recuperados a susceptibles; *rn*: tasa de recuperación; *mn*: tasa de mortalidad; *n*: número de especie.

Parámetros	<i>Colpophyllia natans</i> (especie 1)	<i>Orbicella annularis</i> (especie 2)	<i>Orbicella faveolata</i> (especie 3)
S	201	511	47
I	26	131	19
R	8	34	3
M	0	0	0
β	0.0011	0.0006	0.0063
α	1	1	1
r	0.307	0.259	0.157
m	0.106	0.219	0.324

El modelo epidemiológico para cada una de las tres especies de coral (Figura 40) mostró que las colonias susceptibles de todas ellas disminuyen con el tiempo, llegando a una estabilidad en los primeros años. De las tres especies, las que más mortalidad presentaron fueron *O. annularis*, la cual disminuyó alrededor de 200 individuos (40% de la población) en los primeros años y *C. natans*, disminuyendo un 50% su población. La especie *O. faveolata*, a pesar de tener menor número de colonias susceptibles presentó una menor mortalidad de colonias. Sin embargo, pese a la pérdida poblacional que presenta cada especie, las tres especies perduran en el tiempo.

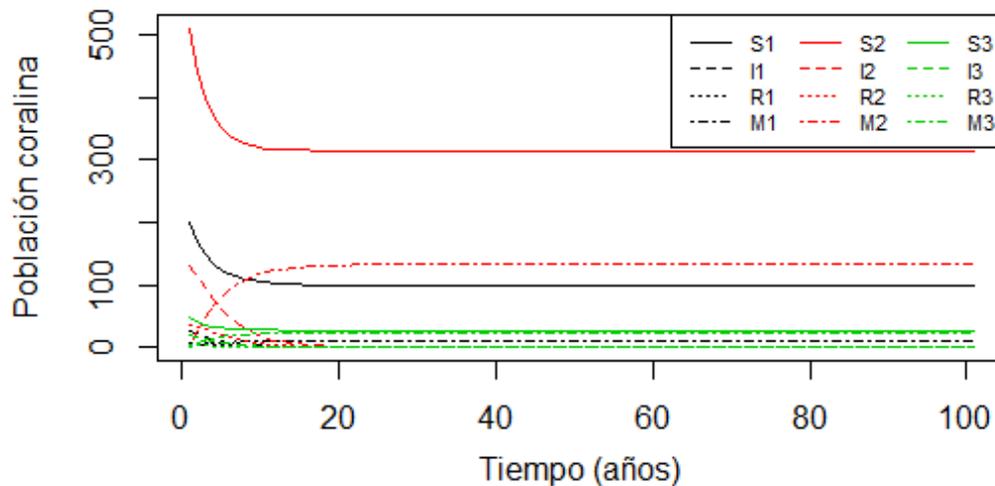


Figura 40. Modelo epidemiológico βSI de las tres especies coralinas. Especie 1 (negro): *C. natans*; Especie 2 (rojo): *O. annularis*; Especie 3 (verde): *O. faveolata*. S_n : colonias susceptibles; I_n : colonias afectados en 2018; R_n : colonias recuperadas en 2019; M_n : colonias muertas; n : número de especie.

De acuerdo con los modelos, tanto por categorías como por especies, la enfermedad de signos blancos ha impactado mayormente a la especie *O. annularis*, ya que presenta una disminución de colonias mayor en comparación a las otras especies.

Por último, se estimó el valor de R_0 y la prevalencia de signos blancos en todas las especies de coral en los cuatro sitios de muestreo del arrecife Tuxpan (Figura 41), registrándose en los primeros años valores de R_0 entre 0 y 1, lo que coincide con un aumento en la prevalencia más pausado, partiendo de una prevalencia <6% y superando el 8% en los primeros 20 años. Con base a esto, se estima que durante el periodo de estudio la epizootia estaba en una fase declive, donde la curva de la epizootia está descendiendo, dado que el valor de R_0 no llegó a ser negativo ni se mantuvo constante.

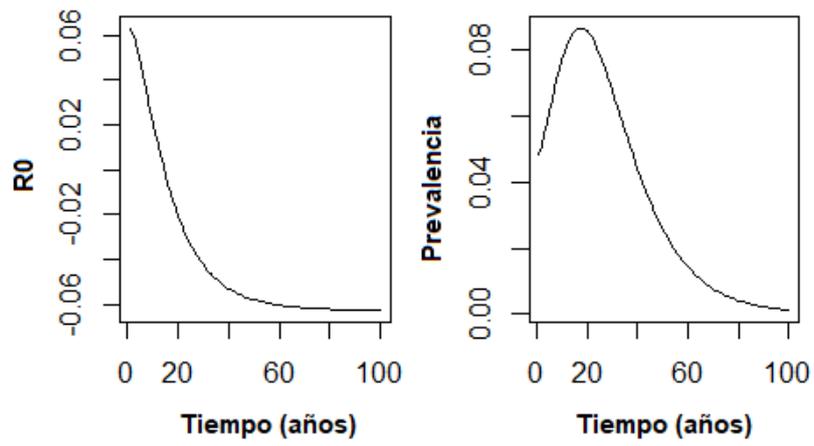


Figura 41. R0 y prevalencias de los signos blancos de las seis especies afectadas y los cuatro sitios de muestreo del arrecife Tuxpan.

VII. DISCUSIÓN

7.1. Descripción morfológica y estimación de la prevalencia asociada a los signos blancos.

La cobertura coralina analizada en los cuatro sitios de muestreo se encontró en un intervalo entre 42 y 58%, similar al ~40% reportado anteriormente para esta área (González-Gándara y Salas-Pérez, 2019). No obstante, a pesar de presentar una alta cobertura coralina en el área de sotavento a una profundidad entre 5 y 10 metros, la cobertura coralina promedio reportado para este arrecife es de 15% (González-Gándara y Salas-Pérez, 2019), siendo inferior a la cobertura coralina registrada en algunos arrecifes del Sistema Arrecifal Lobos Tuxpan, como son el arrecife Enmedio, el cual presenta una cobertura del 19.8% (González *et al.*, 2016) y la isla Lobos con una cobertura de hexacorales del 27.7% (Escobar-Vázquez y Chávez, 2012); y en los arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano (19.1%) (Horta-Puga *et al.*, 2015).

La comunidad coralina descrita para los sitios en el arrecife Tuxpan constó de un total de 16 especies escleractinios, las cuales se incluyen entre las 30 especies que ya habían sido reportadas para el área de sotavento del arrecife Tuxpan por González-Gándara y Salas-Pérez (2019). Las especies de mayor abundancia fueron *Orbicella annularis*, *Colpophyllia natans* y *Pseudodiploria strigosa*, las cuales se encuentran entre los principales corales constructores de arrecife en el Atlántico (Jordan-Dahgren y Rodríguez Martínez, 2003).

Así mismo, el análisis SIMPER mostró que las especies que más contribuyen a la diferenciación entre los sitios de muestreo respecto a la cobertura coralina son las especies *O. annularis*, *C. natans* y *O. faveolata*, lo que coincide con las ya reportadas anteriormente como las que mayor cobertura coralina brindan al arrecife (González-Gándara y Salas-Pérez, 2019). Por otro lado, entre las especies más abundantes del área estudiada a parte de las tres ya mencionadas anteriormente, se encuentran *Montastraea cavernosa*, *Pseudodiploria strigosa* y *Porites astreoides*, coincidiendo con lo reportado anteriormente en el estudio de Jordán-Garza *et al.* (2015). Estos datos son de esperar puesto que a excepción de *P. astreoides*, el resto son principales constructoras del arrecife.

La comunidad coralina entre los años de estudio (2018-2019) apenas varió, tanto en número de colonias coralinas como en cobertura. De igual forma, la densidad coralina de los sitios de muestreo presentó muy poca variación entre los dos años. Sin embargo, partiendo de la base de datos de 2012 del estudio de García-Ayala (2017), sí se observó una disminución del 50-84% de la densidad coralina en todos los sitios de muestreo para el 2018 y 2019. Cabe señalar que, para el estudio del 2012, en lo que respecta a la especie *O. annularis*, se tomaron como individuos los nódulos en vez de las colonias; esto pudo ocasionar una sobreestimación de la densidad coralina del 2012, y por lo tanto una sobreestimación de la disminución de ésta para el 2018 y 2019. No obstante, eliminando la especie *O. annularis* en la comparación de la densidad de 2012 respecto a 2018, la densidad disminuyó entre un 35-71%.

Por su parte, los signos blancos observados en el arrecife Tuxpan que afectaron a las especies masivas *O. annularis*, *O. faveolata*, *C. natans*, *M. cavernosa*, *P. strigosa* y *S. siderea* presentaron diferentes morfologías. La característica común entre las diferentes lesiones observadas, fue presentar el esqueleto blanco expuesto, carecer de un blanqueamiento del tejido coralino en la zona adyacente al signo y presentar un borde de lesión discreto. Sin embargo, el modo de inicio de los signos blancos (base de la colonia, en medio de la colonia o de una lesión antigua), el patrón de lesión (focal y multifocal) y la forma del margen (lineal e irregular) variaron entre especies, así como entre colonias de la misma especie. Esto indica que los signos blancos observados en el arrecife Tuxpan, a pesar de presentar lesiones visualmente similares, no corresponden a una sola enfermedad coralina, si no a varias con etiologías diferentes, a este conjunto de signos se le conoce como síndrome blanco.

Las morfologías observadas en el arrecife Tuxpan guardaron similitudes y disimilitudes con dos enfermedades coralinas de pérdida de tejido reportadas para especies masivas en Caribe y Florida: la enfermedad de la plaga blanca y la actual enfermedad de pérdida de tejido en corales duros (SCTLD). En primer lugar, los tres modos de inicio de lesiones observados en el arrecife Tuxpan, coinciden con lo reportado en Florida para la SCTLD, sin embargo, en la plaga blanca las lesiones no se inician desde el medio de la colonia (en el tejido sano sin lesiones antiguas) (FDEP, 2018). Por otro lado, los patrones de lesión reportados en el presente estudio concuerdan tanto con plaga blanca (Bruckner y Woodley, 2009) como con la SCTLD (FDEP, 2018; Aeby

et al., 2019). Por último, las lesiones por plaga blanca se caracterizan por presentar una forma de margen lineal y anular (Harvell *et al.*, 2008; Richardson, 2016), sin embargo, a excepción de algunas lesiones que fueron lineales, la mayoría de ellas presentaron un patrón irregular. Este último patrón se asemeja a las lesiones por SCTLTD observadas en Florida (FDEP, 2018). Por tanto, a nivel morfológico, macroscópicamente algunos signos blancos del arrecife Tuxpan son similares a las lesiones generadas por la plaga blanca, sin embargo, otros se parecen en mayor medida con lo reportado para SCTLTD.

Respecto a las prevalencias de signos blancos, éstas fueron mayores en el año 2018 que en el año 2012 en dos de los cuatro sitios (Q7 y Q9), mostrando en el análisis bayesiano que existen diferencias significativas entre ambos años en estos dos sitios. En Q3 y Q8 la prevalencia fue mayor en el año 2012 que en el 2018, sin embargo, el Q8 no presentó diferencias significativas entre los dos años. Este descenso de la prevalencia de 2012 a 2018 puede deberse a la disminución de las colonias susceptibles y a una mayor presencia de colonias resistentes a la enfermedad (Harvell *et al.*, 2008); aunque debería de considerarse el conteo de colonias de la especie *O. annularis* realizado en 2012 basado en nódulos.

Por otro lado, el hecho de registrarse una mayor prevalencia en ciertos sitios en 2012, indica que la epizootia estaba activa antes de lo planteado en el presente trabajo. Por lo que, al contrario que como en un inicio se pensó, la epizootia del arrecife Tuxpan no concuerda en tiempo con la epizootia de

SCTLD reportada en el verano de 2018 para el Caribe mexicano (Álvarez-Filip, 2018; Álvarez-Filip *et al.*, 2019) y Jamaica (AGRRA, 2018).

Adicionalmente, se han visto más afectados por los signos blancos los sitios de muestreo más al norte del arrecife (Q8 y Q7) observándose en ellos una mayor prevalencia e incluso mayor incidencia. Asimismo, en ambos muestreos (2018 y 2019) la prevalencia en los sitios del sur del arrecife (Q3 y Q9) ha sido menor que al norte. Esa zona más afectada coincide con el área donde mayor actividad de buceo se realiza (Jordán-Garza *et al.*, 2017). Tras esta observación, se insta a realizar estudios en este sistema arrecifal para determinar si la prevalencia de los signos blancos está relacionada con la actividad de buceo y si esta actividad implica un mayor estrés para los corales en el norte y colonias más susceptibles respecto a las del sur. Las áreas con un mayor uso para el turismo recreativo como el buceo, presentan una mayor prevalencia de enfermedades y daños físicos en los corales, así como un incremento en la susceptibilidad debido a la reducción de la salud de los corales que presentan (Lamb *et al.*, 2014).

Las correlaciones realizadas entre las prevalencias por sitio y la abundancia y cobertura no fueron significativas. Estos resultados muestran diferencias con lo reportado por Bruno *et al.* (2007), ya que mencionan que a mayor cobertura coralina hay una mayor prevalencia del síndrome blanco. De la misma manera, las correlaciones realizadas con la incidencia entre ambos años (2018 y 2019) y la cobertura tampoco fueron significativas. Sin embargo, entre la incidencia y abundancia en dos de los cuatro sitios (Q7 y Q8) si se obtuvo

una correlación significativa, siendo como se mencionó anteriormente los sitios más impactados por los signos blancos.

Por su parte, las prevalencias de las especies afectadas no presentaron diferencias estadísticamente significativas en ninguno de los cuatro sitios muestreados en 2018 y 2019, aunque sí se presentaron especies con mayor prevalencia que otras. En concreto, de las seis especies con presencia de signo blanco, tres fueron las más afectadas: *O. annularis*, *O. faveolata* y *C. natans*; presentando unas prevalencias máximas de 14%, 25% y 9% respectivamente. No obstante, respecto a la incidencia, si se obtuvieron valores diferentes entre algunas de las especies en algunos sitios de muestreo; como por ejemplo entre la especie *S. siderea* (40%) y *C. natans* (2%) en el Q8, o entre la especie *O. faveolata* (9%) y *P. strigosa* (1%) en el Q3. Estos resultados muestran cuales son las especies más susceptibles a los signos blancos en este arrecife (*O. annularis*, *O. faveolata* y *C. natans*), así como cuales a pesar de presentar signo blanco registran una baja prevalencia e incidencia (*P. strigosa* y *M. cavernosa*), siendo menos susceptibles.

De manera general, las enfermedades coralinas reportadas en los arrecifes del Caribe presentan una baja prevalencia (<10%) (Ruiz-Moreno *et al.*, 2012), entre las que se incluye la plaga blanca (Kaczmarzsky *et al.*, 2005; Francini-Filho *et al.*, 2010). Sin embargo, la SCTLD presenta una alta prevalencia (>10%), superando en algunos arrecifes el 30% (Prech *et al.*, 2016; Álvarez-Filip *et al.*, 2019). En el caso de la prevalencia promedio del arrecife Tuxpan,

los signos blancos presentaron un valor inferior al 6%, valor similar a los reportados para las enfermedades coralinas en los arrecifes del caribe (Ruiz-Moreno *et al.*, 2012).

En lo que respecta a las seis especies afectadas, en el arrecife Tuxpan, han sido reportadas como especies susceptibles tanto para la plaga blanca (Sutherland *et al.*, 2004; Harvell *et al.*, 2007) como para la SCTL (Álvarez-Filip *et al.*, 2019; FDEP, 2019; Weil *et al.*, 2019). Sin embargo, a pesar de que las especies coincidan, en algunos casos, las prevalencias y las clasificaciones de las más susceptibles son diferentes. En el caso de la plaga blanca, en las Islas Vírgenes, las especies del género *Orbicella* han sido reportadas como las más susceptibles, seguido de *C. natans*, *Pseudodiploria* spp. y *S. siderea* (Miller *et al.*, 2009). Estos datos coinciden completamente con lo observado en el arrecife Tuxpan, donde las especies más afectadas han sido *O. annularis* y *O. faveolata*, considerándose las más susceptibles, seguido de *C. natans*, *P. strigosa* y *S. siderea*. Por el contrario, la enfermedad SCTL, afectó en Florida en mayor medida a la especie *C. natans* (38%) (Precht *et al.*, 2016); y a su vez, la especie *P. strigosa* fue la más afectada en el Caribe mexicano, con una disminución del 90% en su abundancia (Álvarez-Filip *et al.*, 2019) y Bahamas (Dahlgren, 2020). Ambas especies, *C. natans* y *P. strigosa* se encuentran enlistadas en la categoría de especies altamente susceptibles a SCTL (FDEP, 2018). Teniendo en cuenta las especies más susceptibles para cada enfermedad, estos datos sugieren que los signos blancos del arrecife Tuxpan difieren de lo reportado para la SCTL.

7.2. Caracterización del ambiente al momento del brote

La temperatura superficial del mar (TSM) se ha relacionado con varias enfermedades coralinas, puesto que el aumento de TSM incrementa la susceptibilidad de los corales (Bruno *et al.*, 2007; Muller *et al.*, 2018). A pesar del incremento de las TSM debido al cambio climático en los últimos años, la tendencia observada en la serie de tiempo no fue significativa. Esto se debe a que la serie de tiempo es relativamente corta y además el promedio anual de 2010 presentó una baja temperatura respecto al resto de años de la serie de tiempo.

Por otra parte, de acuerdo con los datos de las anomalías “HotSpot” en los años 2016, 2017 y 2018, a pesar de registrarse cierto número de eventos positivos para cada año, no hubo ningún DHW en los años próximos al brote. Aparentemente, estos datos reflejan una falta de estrés térmico, sin embargo, debido a que el estrés en las colonias coralinas podría presentarse de manera acumulativa, no se pudo determinar si realmente hubo o no un estrés térmico. No obstante, cabe señalar, que los signos blancos se mantuvieron activos en el invierno (febrero 2019) mayoritariamente en la especie *O. annularis* (observación personal), lo que también concuerda con una falta de relación entre el brote y la temperatura.

Las condiciones ambientales del arrecife Tuxpan en el momento del brote, presentan similitudes y disimilitudes con lo reportado en otros brotes de enfermedades coralinas. En el caso del brote de SCTLD, estudios recientes sugieren que la epizootia SCTLD no está asociada a aumentos en la

temperatura superficial del mar, dada la falta de estrés térmico y observarse que la enfermedad continuó en el periodo de invierno (Walton *et al.*, 2018; Álvarez-Filip *et al.*, 2019; Muller *et al.*, 2019). Estos datos son similares a lo registrado en el arrecife Tuxpan, donde además de no observarse ningún DHW, algunos signos blancos se presentaron activos en invierno. Por el contrario, en cierta manera no coinciden con lo reportado para la plaga blanca, ya que esta enfermedad sí se ha relacionado con el aumento de la TSM (Borger, 2005; Miller *et al.*, 2009). Sin embargo, cabe destacar, que a excepción de la especie *O. annularis*, la mayoría de las lesiones del resto de las especies en invierno no se observaron (observación personal), coincidiendo con lo registrado para la plaga blanca, donde los signos en invierno presentan una baja prevalencia e incidencia (Borger, 2005), o desaparecen (Weil *et al.*, 2009). Esto último, apoya el planteamiento de que lo observado en el arrecife Tuxpan es el síndrome blanco, siendo un conjunto de signos blancos con diferentes etiologías.

La concentración de Clo-a se ha usado en estudios de enfermedades coralinas observando los posibles cambios en la concentración de nutrientes (Parker *et al.*, 2017); ya que algunos estudios relacionan la prevalencia y avance de las enfermedades coralinas con las altas concentraciones de nutrientes (Bruno *et al.*, 2003; Voss y Richardson, 2006; Vega-Thurber *et al.*, 2014). Así mismo, en un estudio reciente se observó en análisis de correlaciones una asociación positiva entre la Clo-a y con otros parámetros ambientales como la profundidad y diversidad de especies y la epizootia de SCTL D en Florida, sin embargo, esta asociación no se ha realizado con parámetros de calidad del agua *in situ* (Muller *et al.*, 2019).

El análisis de tendencia del aumento de la concentración de clorofila realizado no fue significativo. El promedio anual de 2017 es similar al resto de años de la serie de tiempo, presentando un valor de $0.75 \pm 0.66 \text{ mg/m}^3$. Estos valores son semejantes a los que se reportan para arrecifes cercanos a la costa que están influenciados por ríos. Por ejemplo, Cooper *et al.* (2007), comparan arrecifes cercanos y lejanos de la influencia de los ríos y comprueban que los arrecifes cercanos presentan mayor concentración de Clo-a en comparación a los que se localizan alejados de los ríos, reportando un promedio de 0.59 mg/m^3 para arrecifes cercanos a la costa frente a una concentración de 0.31 mg/m^3 para arrecifes exteriores. Así mismo, Furnas y Brodie (1996), establecen que para los arrecifes próximos a la costa la concentración de Clo-a es de $\sim 1 \text{ mg/m}^3$.

No obstante, un estudio que incluye monitoreo de Clo-a en el Parque Nacional de Arrecifes de Puerto Morelos (PNAPM) y el Parque Nacional de Arrecifes de Cozumel (PNAC), reportan un promedio de concentración de clorofila de 0.25 mg/m^3 para PNAPM y de 0.17 mg/m^3 para PNAC (Carriquiry *et al.*, 2017), el cual según lo establecido por Furnas y Brodie (1996), se aproxima a lo reportado para arrecifes lejanos a la costa o de la influencia de ésta. Esto se debe a que no están influenciados por ríos terrestres, como en el caso de estudio, puesto que la península de Yucatán se caracteriza por ser roca kárstica y presentar agua subterránea la cual a pesar de presentar gran cantidad de nutriente (Aranda-Cirerol, 2004) es más oligotrófica que la terrestre (Chávez-Martínez, 2015).

Por otro lado, a pesar de que en verano de 2018 (observación del aumento de colonias afectadas) los datos muestren anomalías negativas en la concentración de Clo-a (-0.20 mg/m^3), en momentos previos se presenta la anomalía positiva más alta de la serie de tiempo 2012-2019 (1.59 mg/m^3), alcanzando una concentración máxima de Clo-a de 2.6 mg/m^3 en el mes de octubre de 2017. Pese a que estos valores son mayores a 1 mg/m^3 , no superan los 5 mg/m^3 , por lo que sigue siendo un ambiente oligotrófico (Ardizzone y Giardini, 1983); es decir, es un ambiente con baja productividad y concentración de nutrientes que proporciona una alta oxigenación al medio, incremento de la transparencia y por ende, una mayor penetración de luz (Thomas, 1970; Ignatiades, 1998; Idrus *et al.*, 2017). Además, los valores máximos de este trabajo son similares a los obtenidos en un estudio realizado en la zona norte del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) en el que reportan un promedio de concentración de Clo-a de 2.18 mg/m^3 para el norte de este sistema, obteniendo valores en la superficie entre 1.2 y 2 mg/m^3 en la mayoría de las estaciones, excepto algunas que superaron los 2 mg/m^3 (Robles-Cortés, 2013). De manera que, los valores máximos de Clo-a reportados en el capítulo anterior, se encuentran dentro de lo aceptable para los corales siendo éste sistema arrecifal próximo a la costa, puesto que presenta valores inferiores a los reportados para arrecifes de Veracruz, y similares a otros arrecifes costeros.

En consecuencia, a pesar de que ambas variables ambientales presentaron valores máximos el año previo a la observación del brote (2017), los

resultados de las anomalías mostraron que aparentemente no hubo un estrés térmico ni un incremento excesivo de nutrientes que pudieran explicar la aparición de la epizootia de signos blancos.

7.1. Patrón espacial de transmisión de los signos blancos

La epidemiología espacial de las enfermedades coralinas, nos ayudan a tener una idea sobre el posible contagio de la enfermedad. Si bien es cierto, estos patrones deben estar más agrupados que la distribución nula de las colonias (Muller y van Woesik, 2012). En el presente estudio los signos blancos presentaron una distribución agregada, lo que sugiere un contagio de colonia a colonia (Zvuloni *et al.*, 2009; Muller y van Woesik, 2012; Burns *et al.*, 2016), sin embargo, para que la enfermedad sea contagiosa, ésta debe ser infecciosa, es decir, que esté causada por agentes microbianos y que se transmita por contacto directo o indirecto (Miller y Keane, 2003). A través del análisis de distribución espacial estos datos etiológicos no se pueden obtener, por ello, para conocer si realmente los signos blancos del arrecife Tuxpan son contagiosos, más allá del patrón espacial que presentan, se deben realizar estudios de transmisión directa; además de estudios que determinen si la enfermedad puede ser causa de algún agente microbiano, o por el contrario, es una respuesta por estrés ambiental.

Por otro lado, como mencionan Muller y van Woesik (2012), en los arrecifes de cobertura baja es más probable que las enfermedades contagiosas se transmitan de manera indirecta por vectores o el agua, y no de colonia a

colonia. En este caso, la cobertura coralina en el área de estudio es aproximadamente del 50%, lo cual implica que si los signos blancos fueran contagiosos, pudiera darse una transmisión directa de colonia a colonia.

Al analizar por separado a las especies *C. natans* y *O. annularis* en cada sitio en 2018 y 2019, también se observó que la enfermedad presentaba una distribución agrupada, sugiriendo nuevamente esa transmisión directa entre colonias. Sin embargo, dada la reproducción asexual de estos organismos analizar la distribución de los genotipos es importante, puesto que a pesar de que los análisis de distribución espacial aludan a un contagio, puede que los individuos cercanos presenten parentesco y todos ellos tengan una mayor susceptibilidad a la enfermedad (Highsmith, 1982; Muller y van Woesik, 2014). En este sentido, en los análisis de distribución espacial del presente estudio no se tomaron en cuenta la distribución de los genotipos, por lo que el agrupamiento de la enfermedad podía deberse al parentesco de las colonias.

Por otra parte, los análisis por separado se realizaron dado que la transmisión, en caso de que la haya, se desconoce si se da entre colonias de diferentes especies. Hay enfermedades coralinas como la SCTL, la cual es altamente contagiosa (Precht *et al.*, 2016), en la que se ha demostrado en experimentos de laboratorio que si se da la transmisión entre especies (Aeby *et al.*, 2019; Paul *et al.*, 2019); sin embargo, en otras como la plaga blanca, se desconoce si es una enfermedad contagiosa (Precht *et al.*, 2016) y si existe transmisión entre especies; aunque Muller y van Woesik (2012) mencionan que la enfermedad de la plaga blanca no sigue un patrón de enfermedad contagiosa. En el caso del presente estudio, cabe destacar, que en un buceo errante fuera

de los sitios de estudio se observaron juntas colonias enfermas de *C. natans* y *O. annularis*, sugiriendo que un contagio por contacto directo entre estas dos especies podría ser posible.

De la misma manera, en caso de que sea contagiosa, la transmisión indirecta de la enfermedad podría ser posible por medio de vectores, a pesar de que en el muestreo realizado no se observara presencia de ningún vector biótico. No obstante, para el arrecife Tuxpan, un estudio reciente dirigido a los peces arrecifales como posibles vectores de la enfermedad de signos blancos, reportó una correlación positiva para el sitio Q7 entre la enfermedad y peces coralívoros (Fam. Chaetodontidae) y herbívoros; además de observar una correlación entre las enfermedades y los ensambles de peces estudiados (Ruiz-Blanco, 2020), sin embargo, estos resultados no son concluyentes a la hora de determinar si son vectores de la enfermedad. Por lo que, a pesar de que los resultados de la distribución espacial aludan a un contagio de colonia a colonia, la transmisión por medio de vectores ya bien sean bióticos (peces) o abióticos (agua) podría ser posible.

En lo que respecta a las tasas de recuperación, cabe destacar que pese a presentar una recuperación de colonias enfermas notable en algunos sitios como el Q9 (75%) y el Q7 (53%), la prevalencia ha incrementado de un año a otro, y se han registrado nuevos casos para el 2019, destacando el Q8 con un total de 58 casos nuevos. Sin embargo, la mortalidad coralina observada entro de los sitios de muestreo de un año a otro fue una mortalidad parcial (afectando solamente una parte del coral), en ningún caso hubo mortalidad

total de las colonias coralinas dentro de los sitios permanentes. No obstante, en un buceo errante al norte del arrecife fuera de los sitios de muestreo se observó mortalidad completa de algunas colonias de *O. annularis*, lo que indica que la mortalidad de colonias completas si se está dando en el arrecife (Figura 42).

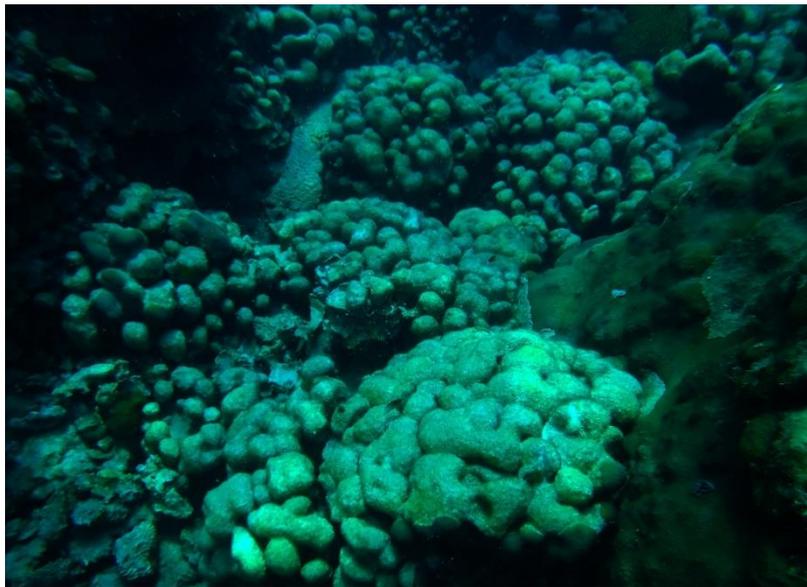


Figura 42. Colonias de *Orbicella annularis* con mortalidad completa de la colonia a causa de los signos blancos al norte del sitio Q8 en el arrecife Tuxpan.

Estos datos son importantes, puesto que muestran que los signos blancos en el arrecife Tuxpan no causan una alta mortalidad de la comunidad coralina a corto plazo. Esto difiere de lo registrado para la SCTLD, la cual causó en el Caribe mexicano un 58% de mortalidad coralina en menos de un año (Estrada-Saldívar *et al.*, 2020), siendo una mortalidad muy superior a la observada en el arrecife Tuxpan. Por su parte, la enfermedad de plaga blanca a pesar de ser la causa del 60% de pérdida de cobertura coralina en las islas vírgenes en el periodo de años (Miller *et al.*, 2009; Rogers *et al.*, 2009) y del 55% de la

mortalidad coralina total en los arrecifes de Florida en 2002 (Borger 2005), esta presenta valores de mortalidad más bajos que la SCTLTD. Por tanto, partiendo de esta base, a nivel de impacto en la comunidad coralina los signos blancos del arrecife Tuxpan son más similares a la plaga blanca que a la epizootia de SCTLTD del Caribe y Florida.

Respecto a las tasas de avance de los signos blancos obtenidas en este estudio en la zona sur se presentaron valores más bajos (52.20 cm²/año) que en la norte (193.29 cm²/año). Por su parte, las mayores tasas de avance se registraron en las especies *C. natans* en el sitio Q8 (511.04 cm²/año) y en *O. faveolata* en el Q9 (355.10 cm²/año). Las tasas de avance en todo el arrecife variaron entre los valores 0.08 – 0.67 cm/día. Estas tasas son similares a las reportadas para la plaga blanca, concretamente, a las reportadas para la plaga blanca tipo 1, donde la tasa que presenta es de 3.10mm/día (Gil-Agudelo *et al.*, 2009). Sin embargo, son muy diferentes a la reportada para la SCTLTD, la cual presentó una tasa de avance en los arrecifes de Puerto Rico de 3-4cm/día (Weil *et al.*, 2009). No obstante, en el presente estudio no se realizó un seguimiento diario ni mensual del avance, por lo que se desconoce si el avance de las lesiones fue constante todos los días.

Todo lo visto en las secciones anteriores apunta a que lo observado en el arrecife Tuxpan corresponde a más de una enfermedad presentando diversas etiologías, así como se observa que los signos blancos del presente estudio difieren de la epizootia de SCTLTD de Caribe y Florida, sobre todo a nivel de prevalencias, especies susceptibles, mortalidad y tasas de avance. De la

misma manera, algunos signos blancos presentan cierta similitud con la plaga blanca, mientras que existen otros que difieren en algunos aspectos morfológicos, así como en la distribución espacial y la relación con el ambiente.

Finalmente, tras modelar la epizootia, se observó que la enfermedad impacta mayormente en la especie *O. annularis*, el principal constructor de este arrecife, seguido de la especie *C. natans*. En los modelos epidemiológicos βSI realizados, tanto el de categorías como el de las tres especies, se observa que ambas especies se mantendrán en el tiempo a pesar de la disminución del número de colonias sanas.

En lo que respecta al modelo por categorías de tamaño, hubo gran diferencia entre las colonias grandes y las pequeñas, en concreto, mostraron una mayor sobrevivencia las colonias de la categoría 4 ($>1000 \text{ cm}^2$), las cuales perdurarán en el tiempo. Estos resultados no coinciden con lo reportado anteriormente para algunas enfermedades coralinas como la viruela blanca (Muller y van Woesik, 2014) o la plaga blanca (Nugues, 2002), donde en estos estudios las colonias más afectadas fueron las de gran tamaño debido a la reducción de las defensas a causa de la senescencia (Muller y van Woesik, 2014). No obstante, los eventos de mortalidad total afectan en menor medida a las grandes, las cuales tienen mayor probabilidad de recuperarse y sobrevivir (Voss y Richardson, 2006; Hurtado-López, 2010). Esto implica que si los signos blancos afectan a una colonia grande ($<1000 \text{ cm}^2$), para causar la mortalidad total de la colonia necesitaría más tiempo que una colonia

pequeña, y teniendo en cuenta las tasas de avance mencionadas anteriormente, el signo podría llegar a detenerse antes de generar la mortalidad total de la colonia, ya sea por la defensa que presente el coral, así como por una variación de alguna variable ambiental (p.ej. disminución de TSM en invierno).

El modelo de las tres especies mostró que en los primeros años la población de *O. annularis* disminuirá en un 40%, al igual que se espera una pérdida poblacional del 50% de la especie *C. natans*. Esto es similar a lo ocurrido a causa de la enfermedad de la plaga blanca en las Islas Vírgenes entre el 2005-2007, donde la cobertura de *Orbicella spp*, disminuyó en un 51%, así como también lo hizo la especie *C. natans* (78%) (Miller *et al.*, 2009). Sin embargo, en comparación a lo ocurrido en Caribe y Florida con SCTL, esta disminución es mucho más lenta, puesto que la SCTL está provocando mortalidades muy altas e incluso extinciones locales en periodos de un año e inferiores (Álvarez-Filip *et al.*, 2019; Estrada-Saldívar *et al.*, 2020). Este hecho permitiría que el arrecife Tuxpan sea un reservorio genético en caso de que los corales del Caribe disminuyen de forma importante.

Por otro lado, cabe señalar, que *O. annularis* además de presentar la enfermedad de signos blancos en el arrecife Tuxpan, también presenta una alta prevalencia de la enfermedad denominada lunares oscuros (García-Ayala, 2017). Por lo que, a pesar de que la parametrización muestre que la especie se mantendrá en el tiempo con cierto número de colonias, no se tomó en cuenta la mortalidad de otras enfermedades, así como tampoco la

mortalidad por otras causas; pudiéndose estar obviando una mayor mortalidad de la especie en este arrecife. Todo lo anterior, apunta a una pérdida poblacional de los principales constructores del arrecife en los próximos 8-10 años, seguido de una disminución de la cobertura coralina, y posiblemente un cambio en la estructura del arrecife, como ya se ha visto en otros arrecifes del Caribe (Miller *et al.*, 2009).

Este cambio, teniendo en cuenta que la reducción de la cobertura se espera en los próximos 10 años, sería mucho más lento de lo ocurrido en el Caribe, puesto que los signos blancos en este arrecife presentan una menor mortalidad en comparación a la epizootia de SCTL (Estrada-Saldívar *et al.*, 2020) y de plaga blanca (Miller *et al.*, 2009), como ya se ha visto en el presente estudio. Sin embargo, el cambio podría darse de igual forma, comenzando por la pérdida de cobertura coralina de los principales constructores seguido por el incremento en la cobertura de especies coralinas con una mayor resistencia a perturbaciones, como es el caso de *Porites astreoides* (Green *et al.*, 2008) o incluso, un incremento de cobertura algal (Gardner *et al.*, 2003). Esto implica que en ese tiempo estimado de 10 años, el arrecife Tuxpan podría presentar una reducción de la comunidad coralina, en abundancia, densidad y cobertura, además de no mantenerse el buen estado de conservación que actualmente tiene.

VIII. CONCLUSIONES

Los signos blancos en el arrecife Tuxpan podrían corresponder a varias enfermedades con diferentes etiologías, guardando similitudes con la SCTLTD y la plaga blanca, que afectan en mayor medida a tres especies coralinas más importantes de la comunidad por su condición de constructoras arrecifales. Esto supone que de mantenerse la enfermedad e incrementar la mortalidad, ocurra una reducción en la abundancia y cobertura de los principales constructores arrecifales, así como de la densidad coralina, la cual ya se ha visto reducida desde 2012.

La epizootia observada en este arrecife en el verano de 2018 que pudo estar activa desde el año 2012 se encuentra en fase de declive, por lo que se esperaría una disminución en los efectos sobre el arrecife a partir del momento. Por su parte, las variables ambientales analizadas aparentemente no mostraron una relación con la epizootia, sin embargo, el estrés térmico pudo haberse ocasionado de manera acumulativa en las colonias coralinas y no apreciarse en los análisis realizados de las anomalías térmicas.

Por último, se postula que la enfermedad sigue un patrón de contagio directo entre individuos y que de acuerdo con el modelo epidemiológico habrá persistencia de las poblaciones coralinas en relación con la sobrevivencia de las colonias reproductivas. Por lo que, teniendo en cuenta solamente esta causa de mortalidad y lo obtenido en el presente estudio, la comunidad coralina del arrecife Tuxpan podrá verse reducida pero perdurará en el tiempo.

IX. APLICACIÓN PRÁCTICA

El presente trabajo concluye con un estudio sobre su aplicabilidad que consiste en realizar una propuesta de modificación al enfoque del Plan de Manejo vigente para el Área de Protección de Flora y Fauna Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (APFFSALT).

Esta área natural protegida es uno de los cuatro sistemas arrecifales del golfo de México bajo el amparo de la Ley Mexicana de Mares y Costas (2018), ya que se considera un ecosistema sensible a presiones de origen antrópico (contaminación y elevación de sedimentos por dragados), así como a la variación de la temperatura o acidificación del mar ocasionados por el cambio climático (DOF, 2018). Sin embargo, a pesar de que su vulnerabilidad está contemplada en esta Ley y de que el área cuenta con un plan de manejo desde 2014, las conclusiones del presente trabajo muestran que al menos uno de los seis arrecifes incluidos dentro del APFFSALT presenta corales afectados por los signos blancos por lo menos en la zona de sotavento.

En este sentido, se propone un manejo adaptativo en beneficio de las especies de coral más afectadas, en especial las especies masivas como *Orbicella annularis* y *O. faveolata* que recientemente fueron incluidas en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 en la categoría de amenazada (DOF, 2019) y, que están enlistadas en el Libro Rojo de la UICN también en la categoría amenazada (IUCN, 2020). Esta propuesta se concreta con la elaboración de un programa de monitoreo a mediano plazo para

especies del género *Orbicella* que se encuentran distribuidas en el APFFSALT.

En los capítulos anteriores se evidencia que los corales se encuentran en un buen estado de conservación, dada la alta cobertura coralina y la baja prevalencia de signos blancos que presentan, sin embargo, las especies más afectadas por los signos blancos son los principales constructores arrecifales. De la misma manera, estudios previos reportan varias enfermedades coralinas con alta prevalencia en los corales constructores del arrecife (Randall *et al.*, 2014; García-Ayala, 2017).

Así mismo, ha quedado de manifiesto que las áreas de sotavento–norte del arrecife Tuxpan, concretamente los sitios Q7 y Q8, que se caracterizan por presentar una mayor cobertura coralina y un mayor número de colonias de *O. annularis* y *O. faveolata*, presentan una mayor prevalencia de signos blancos. Cabe destacar, que esta zona coincide con la que mayor actividad turística soporta, puesto que dos de las tres boyas de amarre ubicadas en el sotavento del arrecife Tuxpan se encuentran, una en el sitio Q7 y la segunda, al sur de este sitio, concretamente en las coordenadas 21°01'53.9"N 97°12'04.1"O y 21°01'46.3"N 97°12'01.8"O (Jordán-Garza *et al.*, 2017).

A pesar de ser una actividad de bajo impacto, ésta conlleva presiones antrópicas como son la contaminación por residuos, extracción de especies y daños a los corales por toques, patadas y levantamiento de sedimento por los buzos inexpertos (SEMARNAT y CONANP, 2014; Jordán-Garza *et al.*, 2017).

Por este motivo, y dada la coincidencia de las boyas con las zonas más afectadas, se insta a realizar un estudio que permita comprobar si la zona norte presenta un mayor estrés por la actividad de buceo, siendo ésta más susceptible a las enfermedades coralinas. En caso de confirmar este hecho, se hace la recomendación de rotar las actividades turísticas de bajo impacto entre los diferentes puntos del área de sotavento; dejando el área de Q7 y Q8 temporalmente libres de boyas de amarre. En este sentido, se reduce el factor humano que propicia un estrés en esta zona vulnerable (Jordán-Garza *et al.*, 2017).

Para cerrar la aplicación de esta tesis en el ámbito de un manejo adaptativo se plantea un cambio en la evaluación del esfuerzo gubernamental dirigido a la conservación y preservación de la riqueza biológica y los servicios ambientales que brindan los ecosistemas naturales, incluyendo como indicador ecológico el señalamiento de afectaciones por signo blanco, indicador que alerte la necesidad de cambios en el manejo del sistema y no sólo evaluar a través del indicador de cobertura de las ANPs (ILAC, 2017). Un indicador debe de proporcionar información de presencia y causa de amenazas, respuesta a impactos y por último ser un indicador fácil y efectivo (Niemi y McDonald, 2004; Jørgensen *et al.*, 2016).

Finalmente se propone su aplicabilidad en el ámbito metodológico. Proponiendo la ejecución de un monitoreo bajo las siguientes características:

- Un plan de monitoreo integrado, creando un vínculo entre el sector social y el sector científico; monitoreando actividades como el arribo de turistas, el turismo recreativo, la pesca y la presión de ésta en el arrecife y alrededores (GCRMN y ICRI, 2017). Esto es imprescindible, dado que en el área no existe información suficiente para determinar las causas de las enfermedades coralinas.
- Se recomienda analizar los indicadores que se establecen en las directrices del Caribe para el monitoreo biofísico del arrecife coralino. Los elementos del ecosistema que se recomienda estudiar son: la cobertura relativa de organismos constructores del arrecife (corales, algas) y competidores bentónicos dominantes, la abundancia y biomasa de peces clave en el arrecife, la abundancia de especies clave de macroinvertebrados, la calidad del agua, el reclutamiento de los principales constructores arrecifales y por último, la evaluación de la salud del coral. Teniendo en cuenta estos elementos biofísicos del arrecife, y monitoreándose regularmente a través del tiempo, se podrá describir con mayor conocimiento el estado de salud de estos ecosistemas y evaluar la efectividad de los esfuerzos de gestión local y regional para el APFFSALT (GCRMN y ICRI, 2016).
- El monitoreo de la salud del coral es importante para establecer el estado de conservación de estos arrecifes; el cual se realiza a través de las prevalencias relativas de las enfermedades que se presentan en los corales. Dicho esto, dado que en el presente trabajo se ha registrado que algunas especies de coral de gran importancia para el sistema arrecifal han sido afectadas por los signos blancos, se propone un protocolo de

muestreo como continuidad del presente trabajo. Este protocolo debe contemplar los mismos sitios de muestreo establecidos en esta investigación, así como realizarlo a través de diversas técnicas como por ejemplo por medio de videotransecto o fotocuadrantes (GCRMN y ICRI, 2016). No obstante, existen indicios de una mayor mortalidad de las colonias fuera de los sitios de muestreo, por lo que se necesita realizar un seguimiento más exhaustivo cubriendo una mayor área de estudio, sobre todo la zona norte.

- El monitoreo bajo estas condiciones metodológicas permitirá estudiar las colonias coralinas a través del tiempo, considerando que se cuenta con una línea base de datos del 2018 y 2019. De esta manera se podrá realizar un seguimiento exhaustivo de cada colonia y de las enfermedades, estableciendo la mortalidad por enfermedad, así como la resistencia a ellas.
- Se recomienda que cada prestador de servicio reporte una bitácora de visita al arrecife por salida, el cual incluya un apartado de comentarios sobre casos anómalos que pudieran observar en los corales (enfermedades, blanqueamiento, etc.). En cuanto a los turistas, se recomienda habilitar una página web en la cual puedan subir fotografías de las colonias que presenten alguna anomalía. Todos estos datos servirán como antecedente a los investigadores y a los responsables del ANP para realizar un muestreo y evaluar esos casos atípicos observando si requieren una atención minuciosa o no.

De modo que, ha quedado demostrada la aplicabilidad de este estudio a través de las propuestas y recomendaciones emitidas con base a las conclusiones obtenidas para la mejora del manejo del arrecife

X. BIBLIOGRAFÍA

- Aeby, G., Ushijima, B., Campbell, J.E., Jones, S., Williams, G., Meyer, J.L., Håse, C. y Paul, V. 2019. Pathogenesis of a tissue loss disease affecting multiple species of corals along the Florida Reef Tract. *Frontiers in Marine Science*. 6:678.
- AGRRA. 2018. August Update on Coral Disease Outbreak. [14 de Agosto de 2018] Página electrónica (<https://www.agrra.org/front-page-news/august-update-coral-disease-outbreak/>).
- AGRRA. 2020. Coral Disease Outbreak, Stony coral tissue loss disease. [2020] Página electrónica (<http://www.agrra.org/coral-disease-outbreak/>).
- Aguilera-Pérez, A.E. y De la Cruz-Francisco, V. 2017. Composición taxonómica de las algas césped y su macrofauna asociada, arrecife Tuxpan, Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. 56(2):66-80.
- Ainsworth, T.D., Heron, S.F., Ortiz, J.C., Mumby, P.J., Grech, A., Ogawa, D., Eakin, C.M. y Leggat, W. 2016. Climate change disables coral bleaching protection on the Great Barrier Reef. *Science* 352(6283): 338-342.
- Álvarez-Filip, L. 2018. Outbreaks of Caribbean Coral Disease on the Rise. [2018] Página electrónica (<https://www.barcolab.org/copy-of-outbreak-of-caribbean-coral>).
- Álvarez-Filip, L., Estrada-Saldívar, N., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A. y González-Barrios, F.J. 2019. A rapid spread of the Stony

- Coral Tissue Loss Disease outbreak in the Mexican Caribbean. PeerJ Preprints. 7:e27893v1.
- Antonious, A. 1973. New observations on coral destruction in reefs. 10th Meeting Assoc Isl Mar Lab Carib 10:3.
- Aranda-Cirerol, N. 2004. Eutrofización y calidad del agua de una zona costera tropical. Tesis de Doctorado. Universidad de Barcelona. Barcelona, España.
- Ardizzone, G.D. y Giardini, M. 1983. Annual cycle of nutrients and chlorophyll" A" of an artificial reef area (Middle Tyrrhenian Sea) [Italy]. En: Journee d'Etudes sur les Aspects Scientifiques concernant les Recifs Artificiels et la Mariculture Suspendue. Cannes (France), 7 Dec 1982. CIESM. Citado en: Ardizzone, G., Somaschini, A. y Belluscio, A. 2000. Prediction of benthic and fish colonization on the Fregene and other Mediterranean artificial reefs. pp. 113-128. En: Artificial reefs in European seas. Jensen, A.C., Collins, K.J. y Lockwood, A.P.M. (eds.). Ed. Springer, Dordrecht.
- Aronson, R.B. y Precht, W.F. 1997. Stasis, biological disturbance, and community structure of a Holocene coral reef. *Paleobiology*. 23(3):326-346.
- Bartlett, L.A., Brinkhuis, V.I., Ruzicka, R.R., Colella, M.A., Lunz, K.S., Leone, E.H. y Hallock, P. 2018. Dynamics of stony coral and octocoral juvenile assemblages following disturbance on patch reefs of the Florida Reef Tract. pp. 99-120. En: *Corals in a Changing World*. Duque, C. y Camacho, E.T. (eds.). Ed. InTechOpen, Londres.
- Bastidas, C., Bone, D., Croquer, A., Debrot, D., Garcia, E., Humanes, A., Ramos, R. y Rodríguez, S. 2012. Massive hard coral loss after a severe

- bleaching event in 2010 at Los Roques, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*. 60:29-37.
- Berger, J.O. 1985. *Statistical Decision Theory and Bayesian Analysis*. Ed. Springer, Nueva York. 617 pp.
- Berkelmans, R., Jones, A.M. y Schaffelke, B. 2012. Salinity thresholds of *Acropora* spp. on the Great Barrier Reef. *Coral reefs*. 31(4):1103-1110.
- Birkeland, C. 2015. Coral Reefs in the Anthropocene. pp. 1-15. En: *Coral Reefs in the Anthropocene*. Birkeland, C. (ed.). Springer, Dordrech.
- Borger, J.L. 2005. Scleractinian coral diseases in south Florida: incidence, species susceptibility, and mortality. *Diseases of aquatic organisms*. 67(3):249-258
- Bourne, D.G., Ainsworth, T.D. y Willis, B.L. 2016. White Syndromes of Indo-Pacific Corals. pp: 300-315. En: *Diseases of Coral*. Woodley, C.M., Downs, C.A., Bruckner, A.W., Porter, J.W. y Galloway, S.B. (eds.). Ed. Wiley & Sons, New Yersey.
- Brown, B.E. 1987. Worldwide death of corals-Natural cyclical events or man-made pollution? *Marine Pollution Bulletin*. 18(1):9-13.
- Brown, B.E. 1997. Adaptations of reef corals to physical environmental stress. *Advances in Marine Biology*. 31:221-299.
- Bruckner, A.W. y Woodley, C.M. 2009. Field guide to western Atlantic coral diseases. NOAA Institutional Repository. 22 pp.
- Bruno, J.F., Petes, L.E., Drew-Harvell, C. y Hettinger, A. 2003. Nutrient enrichment can increase the severity of coral diseases. *Ecology letters*. 6(12):1056-1061.

- Bruno, J.F., Selig, E.R., Casey, K.S., Page, C.A., Willis, B.L., Harvell, C.D., Sweatman, H. y Melendy, A.M. 2007. Thermal stress and Coral Cover as Drivers of Coral Disease Outbreaks. *Plos Biology*. 5(6): 1220-1227.
- Burns, J.H., Alexandrov, T., Ovchinnikova, E., Gates, R.D. y Takabayashi, M. 2016. Investigating the spatial distribution of growth anomalies affecting *Montipora capitata* corals in a 3-dimensional framework. *Journal of invertebrate pathology*. 140:51-57.
- Burns, J.H., Alexandrov, T., Ovchinnikova, E., Gates, R.D. y Takabayashi, M. 2016. Investigating the spatial distribution of growth anomalies affecting *Montipora capitata* corals in a 3-dimensional framework. *Journal of invertebrate pathology*. 140:51-57.
- Bythell, J., Pantos, O. y Richardson, L. 2004. White Plague, White Band, and Other “White” Diseases. pp 351-365. En: *Coral Health and Disease*. Rosenberg, E. y Loya, Y. (eds.). Ed. Springer, Berlín, Heidelberg.
- Bythell, J.C., Barer, M.R., Cooney, R.P., Invitado, J.R., O'Donnell, A.G., Pantos, O. y Le Tissier, M.D.A. 2002. Histopathological methods for the investigation of microbial communities associated with disease lesions in reef corals. *Letters in Applied Microbiology*. 34(5):359-364.
- Calderón-Aguilera, L., Reyes-Bonilla, H., Morzagaray-López, C.O. y Lopez-Perez, R.A. 2017. Los arrecifes coralinos de México: servicios ambientales y secuestro de carbono. *Elementos para políticas públicas*. 1(1):53-62.
- Caldwell, J.M., Donahue, M.J. y Harvell, C.D. 2018. Host size and proximity to diseased neighbours drive the spread of a coral disease outbreak in Hawai'i. *Proc. R. Soc. B*. 285:20172265.

- Camarero-Rioja, L., Llorente, A.A. y Ramírez, B.M. 2015. Regresión Logística: Fundamentos y aplicación a la investigación sociológica. Departamento de Sociología I, UNED. España. 57pp.
- Carrillo, L., Horta-Puga, G. y Carricart-Ganivet, J.P. 2007. Climate and oceanograph. pp. 34-40. En: Coral reefs of the southern Gulf of Mexico. Tunnel, J.W., Chávez, E.A., Withers, K. (eds.). Ed. Texas A&M University Press, USA.
- Carriquiry, J.D., Villaescusa, J.A., Cupul-Magaña, A.L. y Rodríguez-Zaragoza, F.A. 2017. Monitoreo del bentos, nutrientes e isótopos en relación a la salud arrecifal de áreas naturales protegidas del norte de Quintana Roo con mayor vulnerabilidad al cambio de fase arrecifal: Segunda Etapa. Universidad Autónoma de Baja California. Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Informe final SNIB-CONABIO, Proyecto No. GM006. Ciudad de México.
- Cervantes-Duarte, R., Rodríguez-Mata, L.M. y López-López, S. 2017. Efecto de la marea en la concentración de nutrientes, clorofila ay parámetros físicos y químicos en una laguna costera subtropical (Bahía Magdalena, México). *Hidrobiológica*. 27(2):253-264.
- Chávez-Martínez, L.N. 2015. Evaluación espacial y temporal del índice de calidad del agua del río Cazones en Coatzintla, Ver. Tesis de Maestría. Universidad Veracruzana. Tuxpan, Veracruz, México.
- Chong-Seng, K.M., Cole, A.J., Pratchett, M.S. y Willis, B.L. 2011. Selective feeding by coral reef fishes on coral lesions associated with brown band and black band disease. *Coral Reefs*. 30(2):473-481.

- Cole A.J., Seng, K.M.C., Pratchett, M.S. y Jones, G.P. 2009. Coral-feeding fishes slow progression of black-band disease. *Coral Reefs*. 28(4):965.
- Contreras-Silva, A.I., Tilstra, A., Migani, V., Thiel, A., Pérez-Cervantes, E., Estrada-Saldívar, N., Elias-Ilosvay, X., Mott, C., Álvarez-Filip, L. y Wild, C. 2020. A meta-analysis to assess long-term spatiotemporal changes of benthic coral and macroalgae cover in the Mexican caribbean. *Scientific Reports*. 10(1):1-12.
- Cooper, T.F., Uthicke, S., Humphrey, C. y Fabricius, K.E. 2007. Gradients in water column nutrients, sediment parameters, irradiance and coral reef development in the Whitsunday Region, central Great Barrier Reef. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 74(3):458-470.
- Cortés, J., Murillo, M.M., Guzmán, H.M. y Acuña, J. 1984. Pérdida de zooxantelas y muerte de corales y otros organismos arrecifales en el Caribe y Pacífico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 32(2):227-231.
- Cróquer, A., Bastidas, C., Lipscomp, D., Rodríguez-Martínez, R.E., Jordan-Dahlgren, E. y Guzman, H.M. 2006. First report of folliculinid ciliates affecting Caribbean scleractinian corals. *Coral Reefs*. 25(2):187-191.
- Cuevas, P.L., González, X., Hernández, I.A., Lozano, J.M., Pizano, A. y Gutiérrez, V.J. 2019. Wave energy potential in Veracruz state coast. pp. 40-44. En: 2019 IEEE International Fall Meeting on Communications and Computing (ROC&C), IEEE, Acapulco, México.
- Cyronak, T., Andersson, A.J., Langdon, C., Albright, R., Bates, N.R., Caldeira, K., Carlton, R., Corredor, J.E., Dunbar, R.B., Enochs, I., *et al.*, 2018. Taking the metabolic pulse of the world's coral reef. *PloS one*. 13(1): e0190872.

- Dahlgren, C. 2020. Rapid Assessment of the occurrence of Stony Coral Tissue Loss Disease (SCTLD) along the southern coast of Grand Bahama. Perry Institute for Marine Science, Bahamas. 11 pp.
- Darling, E.S., Álvarez-Filip, L., Oliver, T.A., McClanahan, T.R. y Côté, I.M. 2012. Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. *Ecology Letters*. 15(12):1378-1386.
- De Velasco, G.G. y Winant, C.D. 1996. Seasonal patterns of wind stress and wind stress curl over the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 101(C8):18127–18140.
- Denner, E.B.M., Smith, G.W., Busse, H.J., Schumann, P., Narzt, T., Polson, S.W., Lubitz, W. y Richardson, L.L. 2003. *Aurantimnas coralicida* gen.nov, sp. nov, the causative agent of White plague type II on Caribbean scleractinian corals. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 53:1115-1122.
- Díaz, J.M., Garzón-Ferreira, J. y Zea, S. 1995. Los arrecifes coralinos de la Isla de San Andrés, Colombia: estado actual y perspectivas para su conservación. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras 7. Bogotá. 150 pp. Citado en: Garzón-Ferreira, J. y Gil, D.L. 1998. Another unknown Caribbean coral phenomenon? *Reef Encounter*. 24:10.
- Diluvi, G.C. 2017. Modelos lineales generalizados: un enfoque Bayesiano. *Laberintos e Infinitos*. 45:36-45.
- Dimond, J. y Carrington, E. 2008. Symbiosis regulation in a facultatively symbiotic temperate coral: zooxanthellae division and expulsion. *Coral Reefs*. 27(3):601–604.

- Dixon, P.M. 2002. Ripley's K function. Pp. 1796-1803. En: Encyclopedia of Environmetrics. El-Shaarawi, A.H. y Piegorisch, W.W (eds.). Ed. John Wiley & Sons, Inglaterra.
- DOF. 2009. Decreto por el que se declara área natural protegida, con el Carácter de Área de Protección de Flora y Fauna, la región conocida como Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan, localizada frente a las costas de los municipios de Tamiahua y Tuxpan, en el Estado de Veracruz. Tomo DCLXIX 5, 79e84.
- DOF. 2018. Acuerdo mediante el cual se expide la Política Nacional de Mares y Costas de México. Expedido el 30 de Noviembre de 2018, México.
- DOF. 2019. Modificación de la NOM-059-SEMARNAT-2010. [28 de Oct de 2019]. Página electrónica
 (http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5576689&fecha=28%2F10%2F2019&fbclid=IwAR0fmAAcu-bCAYufa6QwHnJQpDEHoyQyfyEx3ULUxK9GyER415FRcJhY9Es).
- Dustan, P. 1977. Vitality of reef coral populations off Key Largo, Florida: recruitment and mortality. *Environmental Geology* 2(1):51–58.
- Dustan, P. 1987. Preliminary observations of the vitality of reef coral in San Salvador, Bahamas. En: Currant H.A. (ed.). Proc 3rd Symp on Geol of the Bahamas. Ft Lauderdale, Florida. pp 57–65. Citado en: Weil, E. 2004. Coral Reef Diseases in the Wider Caribbean. pp. 35-68. En: Coral disease and health. Rosemberg, E. y Loya, Y. (eds.). Ed. Springer-Verlag Berlín Heidelberg, Berlin.

- Dustan, P., Halas, J.C. 1987. Changes in the reef-coral community of Carysfort Reef, Key Largo, Florida: 1974 to 1982. *Coral Reefs*. 6(2):91-106.
- Eakin, C.M., Morgan, J.A., Heron, S.F., Smith, T.B., *et al.* 2010. Caribbean corals in crisis: record thermal stress, bleaching, and mortality in 2005. *PloS one*. 5(11):e13969.
- Edmunds, P.J. 2019. Three decades of degradation lead to diminished impacts of severe hurricanes on Caribbean reefs. *Ecology*. 100(3):e02587.
- Escobar-Vázquez, C. y Chávez, E. 2012. Coral community structure at Isla Lobos reef, Gulf of México. *Biodiversity and systematic*. En: Proceedings of the 12th International Coral Reef Symposium, Cairns. pp. 1-4.
- Estrada-Saldívar, N., Molina-Hernández, A., Pérez-Cervantes, E., Medellín-Maldonado, F., González-Barrios, F. J. y Álvarez-Filip, L. 2020. Reef-scale impacts of the stony coral tissue loss disease outbreak. *Coral Reefs*. 39:861-866.
- FDEP (Florida Department Environmental Protection). 2018. Stony Coral Tissue Loss Disease (SCTLD) Case Definition. [18 de Jul 2019]. Página electrónica (<https://floridadep.gov/rcp/coral/documents/stony-coral-tissue-loss-disease-sctld-case-definition>).
- FDEP (Florida Department Environmental Protection). 2019. Stony Coral Tissue Loss Disease Response. [31 de Mar 2020]. Página electrónica (<https://floridadep.gov/rcp/coral/content/stony-coral-tissue-loss-disease-response>).
- Ferreira, B.P., Costa, M.B.S.F., Coxey, M.S., Gaspar, A.L.B., Veleza, D. y Araujo, M. 2013. The effects of sea surface temperature anomalies on

oceanic coral reef systems in the southwestern tropical Atlantic. *Coral reefs*. 32(2):441-454.

Fisher, R., O'Leary, R.A., Low-Choy, S., Mengersen, K., Knowlton, N., Brainard, R.E. y Caley, M.J. 2015. Species richness on coral reefs and the pursuit of convergent global estimates. *Current Biology*. 25(4):500-505.

Foley, J.E., Sokolow, S.H., Girvetz, E., Foley, C.W. y Foley, P. 2005. Spatial epidemiology of Caribbean yellow band syndrome in *Montastrea spp.* Coral in the Eastern Yucatan, Mexico. *Hydrobiologia*. 548:33-40.

Francini-Filho, R., Reis, R., Meirelles, P., Moura, R., Thompson, F., Kikuchi, R. y Kaufman, L. 2010. Seasonal prevalence of white plague like disease on the endemic Brazilian reef coral *Mussismilia braziliensis*. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 38(2):292-296.

Furnas M.J., and Brodie, J. 1996. Current status of nutrient levels and other water quality parameters in the Great Barrier Reef. pp. 9-23. En: *Downstream Effects of Land Use*. Hunter, H., Eyles, A.G. y Rayment, G.G. (eds.). Ed. Department of Natural Resources. Brisbane, Australia. Citado en: Brodie, J., De'Ath, G., Devlin, M., Furnas, M. y Wright, M. 2007. Spatial and temporal patterns of near-surface chlorophyll a in the Great Barrier Reef lagoon. *Marine and Freshwater Research*, 58(4):342-353.

Galván-Mendoza, A.B. 2013. Calidad Bacteriológica y Riesgo Sanitario de las playas norte de Tuxpan, Ver. Tesis de Especialización. Universidad Veracruzana. Tuxpan, Veracruz, México.

- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen Serie Libros No 6, Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 90 pp.
- García-Ayala, G. 2017. Prevalencia de signos de enfermedades y estructura de los ensamblajes coralinos en arrecifes del Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana. Tuxpan, Veracruz, México.
- Gardner, T.A., Côté, I.M., Gill, J.A., Grant, A. y Watkinson, A.R. 2005. Hurricanes and Caribbean Coral Reefs: Impacts, Recovery Patterns, and Role in Long-Term Decline. *Ecology*. 86(1):174-184.
- Gardner, T.A., Côté, I.M., Gill, J.A., Grant, A. y Watkinson, A. R. 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science*. 301(5635):958-960.
- Gatrell, A.C., Bailey, T.C., Diggle, P.J., Rowlingson, B.S. y Rowlingson, B.S. 1996. Point Spatial application pattern analysis geographical epidemiology. *Trans Inst Br Geogr*. 21:256–274.
- GCRMN y ICRI. 2016. GCRMN-Caribbean guidelines for coral reef biophysical monitoring. [12 de Octubre de 2016]. Página electrónica (<https://gcrmn.net/resource/caribbean-guidelines-coral-reef-biophysical-monitoring/>).
- GCRMN y ICRI. 2017. GCRMN-Caribbean guidelines for integrated coral reef monitoring. [Publicado el 21 de Febrero de 2017]. Página electrónica (<https://gcrmn.net/resource/caribbean-guidelines-integrated-coral-reef-monitoring/>).

- Gil-Agudelo, D.L., Navas-Camacho, R., Rodríguez-Ramírez, A., Reyes-Nivia, M.C., Bejarano, S., Garzón-Ferreira, J. y Smith, G.W. 2009. Enfermedades coralinas y su investigación en los arrecifes colombianos. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. 38(2):189-224.
- Gil-Agudelo, D.L., Smith, G.W. y Weil, E. 2006. The White band disease type II pathogen in Puerto Rico. *Rev. Biol. Trop.* 54(3):59-67.
- Gladfelter, W.B. 1982. White-band disease in *Acropora palmata*: implications for the structure and growth of shallow reefs. *Bulletin of Marine Science*. 32(2): 639-643.
- Glynn, P.W. 1984. Widespread coral mortality and the 1982-83 El Niño warming event. *Environmental Conservation*. 11(2):133-146.
- Glynn, P.W. y D'croz, L. 1990. Experimental evidence for high temperature stress as the cause of El Niño-coincident coral mortality. *Coral reefs*. 8(4):181-191.
- González, M.G., de la Cruz Francisco, V., Quijano, I.M. y Medrano, R.E.O. 2016. Diversidad y cobertura de la comunidad bentónica del arrecife Enmedio, Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan, México. *Revista Ciencias Marinas y Costeras*. 8(2):47-65.
- González-Gándara, C. y Salas-Pérez, J.D.J. 2019. Caracterización del sustrato bentónico del arrecife Tuxpan, Veracruz, México, con énfasis en la comunidad de corales escleractinios. *Revista de biología marina y oceanografía*. 54(3):259-271.
- González-Gándara, C., Cruz-Arellano, M., Domínguez Barradas, C., Serrano-Solís, A. y Basáñez-Muñoz, A. 2007. Macroalgas asociadas a cuatro

- hábitats del arrecife Tuxpan, Veracruz, México. Revista UDO Agrícola. 7(1): 252-257.
- González-Gándara, C., Lozano-Vilano, M.L., De La Cruz-Francisco, V. y Domínguez-Barradas, C. 2013. Peces del Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan, Veracruz, México. Universidad y Ciencia. 29 (2):191-208.
- González-Gándara, C., Patiño-García, A., Asís-Anastasio, U., Serrano, A. y Gómez, P. 2009. Lista de esponjas marinas asociadas al arrecife Tuxpan, Veracruz, México. Revista Mexicana de Biodiversidad. 80:1-5.
- Graus, R.R., Chamberlain, J.A. y Baker, A.M. 1977. Structural modifications of corals in relation to waves and currents. Am. Soc. Petrol. Geol. Stud. Geol. 4:135:153. Citado en: Jordan-Dahlgren, E. 1993. El ecosistema arrecifal Coralino del Atlántico Mexicano. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. 44:157-175.
- Green, D.H., Edmunds, P.J. y Carpenter, R.C. 2008. Increasing relative abundance of *Porites astreoides* on Caribbean reefs mediated by an overall decline in coral cover. Marine Ecology Progress Series. 359:1-10.
- Green, E.P. y Bruckner, A.W. 2000. The significance of coral disease epizootiology for coral reef conservation. Biological Conservation. 96:347-361.
- Green, R.H. 1979. Sampling design and statistical methods for environmental biologists. Estados Unidos: John Wiley & Sons. 272 pp.
- Gutiérrez-Ruiz, C.V., Román-Vives, M.A., Vergara, C.H. y Badano, E.I. 2011. Impact of anthropogenic disturbances on the diversity of shallow stony corals in the Veracruz Reef System National Park. Revista Mexicana de Biodiversidad 82(1):249-260.

- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4(1):9.
- Harvell, C.D., Jordan-Dahlgren, E., Merkel, S., Rosenberg, E., Raymundo, L., Smith, G., Weil, E. y Willis, B. 2007. Coral Disease Environmental Drivers and the Balance Between Coral and Microbial Associates. *Oceanography*. 20 (1):172-195.
- Harvell, C.D., Woodley, C., Raymundo, L. y Sato, Y. 2008. Detecting and Assessing Outbreaks. Pp. 66-74. En: *Coral Disease Handbook Guidelines for Assessment, Monitoring & Management*. Raymundo, L.J., Couch, C.S. y Harvell, C.D. (eds.). Ed. The Coral Reef Targeted Research & Capacity Building for Management (CRTR), Australia.
- Heron, S.F., Willis, B.L., Skirving, W.J., Eakin, C.M., Page, C.A. y Miller, I.R. 2010. Summer Hot Snaps and Winter Conditions: Modelling White Syndrome Outbreaks on Great Barrier Reef Corals. *PloS one*. 5(8):e12210.
- Highsmith, R.C. 1982. Reproduction by fragmentation in corals. *Marine ecology progress series*. Oldendorf. 7(2): 207-226.
- Hobbs, J.P.A., Frisch, A.J., Newman, S.J. y Wakefield C.B. 2015. Selective Impact of Disease on Coral Communities: Outbreak of White Syndrome Causes Significant Total Mortality of *Acropora* Plate Corals. *PloS one*. 10(7):e0132528.
- Hoegh-Guldberg, O., McCloskey, L.R. y Muscatine, L. 1987. Expulsion of zooxanthellae by symbiotic cnidarians from the Red Sea. *Coral Reefs*. 5(4):201-204.

- Hoegh-Guldberg, O., Poloczanska, E.S., Skirving, W. y Dove, S. 2017. Coral Reef Ecosystems under Climate Change and Ocean Acidification. *Frontiers in Marine Science*. 4:158.
- Holden, C. 1996. Coral disease hot spot in the Florida Keys. *Science*. 274: 2017.
- Horta-Puga, G., Tello-Musi, J.L., Beltrán-Torres, A., Carricart-Ganivet, J.P., Carriquiry, J.D. y Villaescusa-Celaya, J. 2015. Veracruz reef system: a hermatypic coral community thriving in a sedimentary terrigenous environment. En: Granados-Barba A, Ortiz-Lozano L, Salas-Monreal D, González-Gándara C. (eds.). *Aportes al conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*. Campeche: Universidad Autónoma de Campeche. 181-207pp.
- Hurtado-López, N.M. 2017. Estado actual de las poblaciones del coral hermatípico *Colpophyllia natans* (Houttuyn, 1772) en el área de Santa Marta y el Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe Colombiano. Tesis de Licenciatura. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano.
- Hughes, T.P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*. 265(5178): 1547-1551.
- Hughes, T.P., Anderson, K.D., Connolly, S.R., Heron, S.F., Kerry, J.T., Lough, J.M., Braird, A.H., Baum, J.K., Berumen, M.L., Bridge, T.C., *et al.*, 2018. Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene. *Science*. 359: 80-83.

- Hughes, T.P., Graham, N.A.J., Jackson, J.B.C., Mumby, P.J. y Steneck, R.S. 2010. Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends in Ecology & Evolution*. 25(11):633–642.
- Idrus, F.A., Chong, M.D., Abd Rahim, N.S., Basri, M.M. y Musel, J. 2017. Physicochemical Parameters of Surface Seawater in Malaysia Exclusive Economic Zones Off the Coast of Sarawak. *Borneo Journal of Resource Science and Technology*. 7(1):1-10.
- Ignatiades, L. 1998. The productive and optical status of the oligotrophic waters of the Southern Aegean Sea (Cretan Sea). *Eastern Mediterranean. Journal of Plankton Research*. 20(5):985-995.
- ILAC. 2017. Iniciativa Latinoamericana y Caribeña para el desarrollo sostenible. [2017]. Página electrónica (https://apps1.semarnat.gob.mx:8443/dgeia/indicadores_ilac12/01_diversidad/1.2.1.1.html).
- IUCN. 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-1. [2020]. Página electrónica (<https://www.iucnredlist.org>).
- Jackson, J.B.C. 1979. Morphological strategies of sessile animals. pp. 499-555. En: *Biology and systematics of colonial organisms*. Larwood, G. y Rosen, B.R. (eds.). Ed. Academic Press, Nueva York. Citado en: Willis, B.L., Page, C.A. y Dinsdale, E.A. 2004. Coral disease on the Great Barrier Reef. pp. 69-104. En: *Coral disease and health*. Rosemberg, E. y Loya, Y. (eds.). Ed. Springer-Verlag, Berlin.
- Jackson, J.B.C., Donovan, M.K., Cramer, K.L., Lam, V.V. 2014. Status and Trends of Caribbean Coral Reefs: 1970-2012. Global Coral Reef Monitoring Network, IUCN. Gland, Switzerland.

- Jolles, A.E., Sullivan, P., Alker, A.P. y Harvell, D. 2002. Disease transmission of Aspergillosis in sea fans: inferring process from spatial pattern. *Ecology*. 83(9):2373-2378.
- Jordán-Dahlgren, E. 2002. Gorgonian distribution patterns in coral reef environments of the Gulf of Mexico: evidence of sporadic ecological connectivity? *Coral Reefs*. 21(2):205-215.
- Jordán-Garza, A.G., Basáñez-Muñoz, A.J., Hernández-Zaragoza, P.E., García-Ayala, G. y Chagoya-Fuentes, J.L. 2017. Capacidad de carga relacionada al uso turístico de la Isla Lobos y de los arrecifes emergentes del Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan. Tuxpan, Veracruz, México. 74 pp.
- Jordán-Garza, A.G., Jordán-Dahlgren, E., Rodríguez-Martínez, R.E., Abeytia-Sánchez, R. y Guendolain-García, S. 2015. Evaluación rápida de la condición de especies clave de corales escleractinios en arrecifes del golfo de México: SEMARNAT e Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC). 144 pp.
- Jørgensen, S.E., Xu, F.L., Marques, J.C. y Salas, F. 2016. Application of Indicators for the Assessment of Ecosystem Health. pp. 9-76. En: *Handbook of ecological indicators for assessment of ecosystem health*. Jørgensen, S., Xu, L. y Costanza, R. (eds.). Ed. CRC press, Nueva York.
- Joyner, J.L., Sutherland, K.P., Kemp, D.W., Berry, B., Griffin, A., Porter, J.W., Amador M.H.B., Noren H.K.G. y Lipp, E.K. 2015. Análisis sistemático de la enfermedad de la viruela blanca en *Acropora palmata* de los Cayos de Florida y el papel de *Serratia marcescens*. *Apl. Reinar. Microbiol.* 81(13): 4451-4457.

- Kaczmarzsky, L.T., Draud, M. y Williams, E.H. 2005. Is there a relationship between proximity to sewage effluent and the prevalence of coral disease? *Caribbean Journal of Science*. 41(1):124-137.
- Kayanne, H. 2017. Validation of degree heating weeks as a coral bleaching index in the northwestern Pacific. *Coral Reefs*. 36(1):63-70.
- Kéry, M. y Royle, J.A. 2015. *Applied Hierarchical Modeling in Ecology: Analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS: Volume 1: Prelude and Static Models*. Ed. Academic Press, Estados Unidos. 82 pp.
- Kleypas, J.A. 2019. Climate Change and tropical marine ecosystems: A review with an emphasis on coral reefs. *UNED Research Journal*. 11(1):S24-S35.
- Kline, D.I. y Vollmer, S.V. 2011. White Band Disease (type I) of endangered Caribbean acroporid corals is caused by pathogenic bacteria. *Scientific reports*. 1(7): 1-5.
- Kohler, K.E. y Gill, S.M. 2006. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A virtual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers & Geosciences*. 32: 1259-1269.
- Lamb, J.B., True, J.D., Piromvaragorn, S. y Willis, B.L. 2014. Scuba diving damage and intensity of tourist activities increases coral disease prevalence. *Biological Conservation*. 178:88-96.
- Lesser, M.P., Bythell, J.C., Gates, R.D., Johnstone, R.W. y Hoegh-Guldberg, O. 2007. Are infectious diseases really killing corals? Alternative interpretations of the experimental and ecological data. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 346(1-2):36–44.

- Liang, J., Yu, K., Wang, Y., Huang, X., Huang, W., Qin, Z., Pan, Z., Yao, Q., Wang, W. y Wu Z. 2017. Distinct bacterial communities associated with massive and branching scleractinian corals and potential linkages to coral susceptibility to thermal or cold stress. *Frontiers in microbiology*. 8:979.
- Liu, G., Heron, S., Eakin, C., Muller-Karger, F., Vega-Rodriguez, M., Guild, L., De La Cour, J.L., Geiger, F.E., Skirving, K.J., Burgess, T.F.R., *et al.*, 2014. Reef-scale thermal stress monitoring of coral ecosystems: new 5-km global products from NOAA Coral Reef Watch. *Remote Sensing*. 6(11):11579-11606.
- Liu, G., Strong, A.E. y Skirving, W. 2003. Remote sensing of sea surface temperatures during 2002 Barrier Reef coral bleaching. *Eos. Transactions American Geophysical Union*. 84(15):137-141.
- Liu, G., Strong, A.E., Skirving, W. y Arzayus, L.F. 2006, June. Overview of NOAA coral reef watch program's near-real time satellite global coral bleaching monitoring activities. In *Proceedings of the 10th international coral reef symposium: Okinawa*. p. 1783-1793.
- Loffler, Z. y Hoey, A.S. 2017. Canopy-forming macroalgal beds (*Sargassum*) on coral reefs are resilient to physical disturbance. *Journal of Ecology*. 106(3): 1156-1164.
- Longhurst, A., Sathyendranath, S., Platt, T. y Caverhill. C. 1995. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of plankton Research*. 17(6):1245-1271.
- López-Portillo, J.A. 2012. Programa regional para la caracterización y el monitoreo de ecosistemas de manglar del Golfo de México y Caribe Mexicano: inicio de una red multi-institucional. Veracruz. Instituto de

Ecología A.C. Informe final SNIB-CONABIO, proyecto No. FN007.
México D.F.

Martínez-López, J.G. 2020. Modos de transmisión y umbrales de enfermedades en corales hospederos del atlántico. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana. Tuxpan, Veracruz, México.

Massad, E., Coutinho, F.A.B., Burattini, M.N. y Amaku, M. 2010. Estimation of R_0 from the initial phase of an outbreak of a vector-borne infection. *Tropical medicine & international health*. 15(1):120-126.

Maynard, J., Van Hooijdonk, R., Eakin, C.M., Puotinen, M., Garren, M., Williams, G., Heron, S.F., Lamb, J., Weil, E., Willis, B. y Harvell, C.D. 2015. Projections of climate conditions that increase coral disease susceptibility and pathogen abundance and virulence. *Nature Climate Change*. 5(7):688.

McCarthy, M.A. 2007. *Bayesian Methods for Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 295 pp.

Mera, H. y Bourne, D.G. 2017. Disentangling causation: complex roles of coral-associated microorganisms in disease. *Environmental Microbiology*. 20(2):431-449.

Microsoft. 2020. Image Composite Editor. [2020]. Página electrónica (<https://www.microsoft.com/en-us/research/product/computational-photography-applications/image-composite-editor/?from=http%3A%2F%2Fresearch.microsoft.com%2Fen-us%2Fum%2Fredmond%2Fprojects%2Fice%2F>).

- Miller, B.F. y Keane, C.B. 2003. Encyclopedia and Dictionary of Medicine, Nursing & Allied Health. Ed. Saunders. Camden, Nueva Jersey. 2272 pp. Citado en: Farlex Partner Medical Dictionary. 2012. Página electrónica (<http://medicaldictionary.thefreedictionary.com/epizootic>).
- Miller, J., Muller, E., Rogers, C., Waara, R., Atkinson, A., Whelan, K.R.T., Patterson, M. y Witcher, B. 2009. Coral disease following massive bleaching in 2005 causes 60% decline in coral cover on reefs in the US Virgin Islands. *Coral Reefs*. 28(4):925.
- Miller, J., Muller, E., Rogers, C., Waara, R., Atkinson, A., Whelan, K.R.T., Patterson, M. y Witcher, B. 2009. Coral disease following massive bleaching in 2005 causes 60% decline in coral cover on reefs in the US Virgin Islands. *Coral Reefs*. 28:925-937.
- Moberg, F. y Folke, C. 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological economics*. 29: 215-233.
- Morán-Silva, Á., Martínez-Franco, L.A., Chávez-López, R., Franco-López, J., Bedia-Sánchez, C.M., Espinosa, F.C., Gutiérrez-Mendieta, F., Brown-Peterson, N.J. y Peterson, M.S. 2005. Seasonal and Spatial Patterns in Salinity, Nutrients, and Chlorophyll α in the Alvarado Lagoonal System, Veracruz, Mexico. *Gulf and Caribbean Research*. 17(1):133-143.
- Muller, E.M. y van Woesik, R. 2012. Caribbean coral diseases: primary transmission or secondary infectious? *Global Change Biology*. 1-7.
- Muller, E.M. y van Woesik, R. 2014. Genetic susceptibility, colony size, and water temperature drive white-pox disease on the coral *Acropora palmata*. *PLoS One*. 9(11):e1110759.

- Muller, E.M., Bartels, E. y Baums, I.B. 2018. Bleaching causes loss of disease resistance within the threatened coral species *Acropora cervicornis*. eLife. 7: e35066.
- Muller, E.M., van Woesik, R. y Sartor, C. 2019. Spatial Epidemiology Modeling of the Florida Coral Disease Outbreak. Miami: Florida DEP. 20 pp.
- Muller-Parker, G., D'Elia, C.F. y Cook, C.B. 2015. Interactions Between Corals and Their Symbiotic Algae. pp. 99–116. En: Coral Reefs in the Anthropocene. Birkeland C. (ed.). Ed. Springer, Dordrecht.
- Nicolet, K.J., Hoogenboom, M.O., Gardiner, N.M., Pratchett, M.S. y Willis, B.L. 2013. The corallivorous invertebrate *Drupella* aids in transmission of brown band disease on the Great Barrier Reef. Coral Reefs. 32(2):585-595.
- Niemi, G.J. y McDonald, M.E. 2004. Application of Ecological Indicators. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 35(1):89–111.
- Niu, H., Álvarez-Álvarez, I., Guillén-Grima, F. y Aguinaga-Ontoso, I. 2017. Prevalencia e incidencia de la enfermedad de Alzheimer en Europa: metaanálisis. Neurología. 32(8): 523-532.
- Nugues, M.M. 2002. Impact of a coral disease outbreak on coral communities in St. Lucia: What and how much has been lost?. Marine Ecology Progress Series. 229:61-71.
- OpenBUGS. 2014. Members of OpenBUGS Project Management, UK. Ver. 3.2.3. rev 1012.
- Ortiz-Lozano, L. 2006. Análisis crítico de las zonas de regulación y planeación en el parque nacional sistema arrecifal veracruzano. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México.

- Ortiz-Lozano, L., Pérez-España, H., Granados-Barba, A., González-Gándara, C., Gutiérrez-Velázquez, A. y Martos, J. 2013. The Reef Corridor of the Southwest Gulf of Mexico: Challenges for its management and conservation. *Ocean & Coastal Management*. 86:22-32.
- Palmer, C.V., Bythell, J.C. y Willis, B.L. 2010. Levels of immunity parameters underpin bleaching and disease susceptibility of reef corals. *The FASEB Journal*. 24(6): 1935-1946.
- Palumbi, S.R., Barshis, D.J., Traylor-Knowles, N. y Bay, R.A. 2014. Mechanisms of reef coral resistance to future climate change. *Science*. 344(6186): 895-898.
- Parker, C.L, Lynch, A.H., Spera, S.A. y Spangler, K.R. 2017. The Relationship between tropical cyclone activity, nutrient loading, and algal blooms over the Great Barrier Reef. *Biogeosciences Discussions*. 1-35 pp.
- Patterson, K.L., Porter, J.W. Ritchie, K.B., Polson, S.W., Mueller, E., Peters, E.C., Santavy, D.L. y Smith, G.W. 2002. The etiology of White pox, a lethal disease of the Caribbean elkhorn coral, *Acropora palmata*. *Procedimientos de la Academia Nacional de Ciencias*. 99(13): 8725-8730.
- Paul, V.J., Ushijima, B. y Aeby, G. 2019. *Studies of the Ecology and Microbiology of Florida's Coral Tissue Loss Diseases*. Miami: Florida DEP. 33 pp.
- Peters, E.C. 1997. Diseases of coral reef organisms. pp. 114-139. En: *Life and death of coral reefs*. Birkeland, C. (ed.). Ed. Chapman y Hall, Nueva York.
- Peters, E.C. 2016. Anatomy. Pp. 85-107. En: *Diseases of Corals*. Woodley, C.M., Downs, C.A., Bruckner, A.W., Porter, J.W. y Galloway, S.B. (eds.). Ed. John Wiley & Sons, New Jersey.

- Pinzón, J.H.C., Dornberger, L., Beach-Letendre, J., Weil, E. y Mydlarz, L.D. 2014. The link between immunity and life history traits in scleractinian corals. *PeerJ*. 2:e628.
- Pliego-Pliego, E.C. 2011. Modelos epidemiológicos de enfermedades virales infecciosas. Tesis de Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México.
- Precht, W.F., Gintert, B.E., Robbart, M.L., Fura, R. y van Woosik, R. 2016. Unprecedented disease-related coral mortality in Southeastern Florida. *Scientific Reports*. 6:31374.
- Randall, C.J., Jordan-Garza, A.G., Mullen, E.M. y Van-Wowsik, R. 2014. Relationships between the history of thermal stress and the relative risk of diseases of Caribbean corals. *Ecology*. 95(7):1981-1994.
- Rasher, D.B. y Hay, M.E. 2010. Chemically rich seaweeds poison corals when not controlled by herbivores. *PNAS*. 107(21):9683-9688.
- Raymundo, L., Work, T., Bruckner, A. y Willis, B. 2008. A decision Tree for Describing Coral Lesions in the Field. pp. 18-32. En: *Coral Disease Handbook Guidelines for Assessment, Monitoring & Management*. Raymundo, L.J., Couch, C.S. y Harvell, C.D. (eds.). Ed. The Coral Reef Targeted Research & Capacity Building for Management (CRTR), Australia.
- Raymundo, L.J., Halford, A.R., Maypa, A.P. y Kerr, A.M. 2009. Functionally diverse reef-fish communities ameliorate coral disease. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 106(40):17067-17070.

- R-Core-Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Richardson, L.E., Graham, N.A. y Hoey, A.S. 2017. Cross-scale habitat structure driven by coral species composition on tropical reefs. *Scientific Reports*. 7(1):7557.
- Richardson, L.L. 2016. *Aurantimonas coralicida* - White Plague Type II. pp. 231-235. En: *Diseases of Corals*. Woodley, C.M., Downs, C.A., Bruckner, A.W., Porter, J.W. y Galloway, S.B. (eds.). Ed. John Wiley & Sons, New Jersey.
- Richardson, L.L., Goldberg, W.M., Carlton, R.G. y Halas, J.C. 1998a. Coral disease outbreak in the Florida Keys: Plague Type II. *Revista de Biología Tropical*. 46: 187-198.
- Richardson, L.L., Goldberg, W.M., Kuta, K.G., Aronson, R.B., Smith, G.W., Ritchie, K.B., Halas, J.C., Feingold, J.S. y Miller, S.L. 1998b. Florida's mystery coral-killer identified. *Nature*. 392(6676): 557–558.
- Richardson, L.L., Smith, G.W., Ritchie, K.B. y Carlton, R.G. 2001. Integrating microbiological, microsensor, molecular, and physiologic techniques in the study of coral disease pathogenesis. *Hydrobiologia*. 460:71-89.
- Rioja-Nieto, R. y Álvarez-Filip, L. 2019. Sistemas de arrecifes de coral del Caribe mexicano: estado, tendencias recientes y conservación. *Boletín de contaminación marina*. 140:616-625.
- Ripley, B.D. 1981. *Spatial Statistics*. Ed. John Wiley y Sons, Inc, Hoboken, NJ, USA. 255 pp. Citado en: Muller, E.M. y van Woesik, R. 2012. *Caribbean*

- coral diseases: primary transmission or secondary infectious? *Global Change Biology*. 1-7.
- Ritchie, K.B. y Smith, G.W. 1998. Type II White-Band Disease. *Rev.Biol.Trop.* 46(5):199-203.
- Robles-Cortés, M. 2013. Relación de los parámetros oceanográficos con la distribución de clorofila-a en la zona norte del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, Golfo de México Occidental. Tesis de Maestría. Boca del Río, Veracruz, México.
- Rodríguez-Martínez, R.E., Banaszak, A.T. y Jordán-Dahlgren, E. 2001. Necrotic patches affect *Acropora palmata* (Scleractinia: acroporidae) in the Mexican Caribbean. *Diseases of aquatic organisms*. 47(3):229-234.
- Rogers, C.S. y Herlan, J.J. 2012. Life on the edge: corals in mangroves and climate change. pp. 9-13. En: *Proceedings of the 12^a International Coral Reef Symposium*. Cairns, Australia.
- Rogers, C.S., Muller, E., Spitzack, T. y Miller, J. 2009. Extensive coral mortality in the US Virgin Islands in 2005/2006: A review of the evidence for synergy among thermal stress, coral bleaching and disease. *Caribbean Journal of Science*. 45(2-3):204-214.
- Rosengaus-Moshinsky, M., Jiménez-Espinosa, M. y Vázquez Conde, M.T. 2002. Atlas climatológico de ciclones tropicales en México. DG Demetrio Vázquez Sánchez y Susana González Martínez.
- Ruiz-Blanco, C.A. 2020. Enfermedades coralinas y comunidades de peces en la zona de sotavento del Arrecife Tuxpan. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana. Tuxpan, Veracruz, México.

- Ruiz-Moreno, D., Willis, B.L., Page, A.C., Weil, E., Cróquer, A., Vargas-Angel, B., Jordan-Garza, A.G., Jordán-Dahlgren, E., Raymundo, L. y Harvell, C.D. 2012. Global coral disease prevalence associated with sea temperature anomalies and local factors. *Diseases of aquatic organisms*. 100(3):249-261.
- Ruiz-Moreno, D., Willis, B.L., Page, A.C., Weil, E., Cróquer, A., Vargas-Angel, B., Jordan-Garza, A.G., Jordán-Dahlgren, E., Raymundo, L. y Harvell, C.D. 2012. Global coral disease prevalence associated with sea temperature anomalies and local factors. *Diseases of aquatic organisms*. 100(3):249-261.
- Salas-Monreal, D., Marin-Hernandez, M., Salas-Pérez, J.J., Salas-de-León, D.A., Monreal-Gómez, M.A. y Pérez-España, H. 2018. Coral reef connectivity within the Western Gulf of Mexico. *Journal of Marine Systems*. 179:88-99.
- Salas-Monreal, D., Salas-Pérez, J.J., Marín-Hernández, M., Chacón-Gómez, I.C. y Avendaño-Álvarez, J.O. 2015. Dinámica Marina del Sistema Arrecifal Veracruzano. En: Granados-Barba A, Ortiz-Lozano L, Salas-Monreal D, González-Gándara C. (eds.). *Aportes al conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*. Campeche: Universidad Autónoma de Campeche. 19-34 pp.
- Salas-Monreal, D., Salas-Pérez, J.J., Salas de León, D.A., Monreal-Gómez, M.A., Pérez-España, H., Ortiz-Lozano, L.D., Granados-Barba, A., Riverón-Enzástiga, M.L. y Villegas-Sánchez, C.A. 2017. Corrientes

- superficiales dentro del corredor arrecifal del suroeste del Golfo de México. *UVserva*. 3:32-36.
- Salas-Pérez JJ, Salas-Monreal D, Arenas-Fuentes VE, Salas-de-León DA, Riveron-Enzástiga ML. 2008. Tidal characteristics in a coral reef system from the western Gulf of Mexico. *Ciencias Marinas*. 34(4): 467-478.
- Salas-Pérez, J.J. y Granados-Barba, A. 2008. Oceanographic characterization of the Veracruz reefs system. *Atmósfera*. 21(3): 281-301.
- Salas-Pérez, J.J., Jordán-Garza, A.G., Salas-Monreal, D., González-Gándara, C. y Domínguez-Barradas, C. 2018b. Features and circulation of water masses in the reef corridor of the southwestern Gulf of México. En: Salas-Pérez JJ, Jordán-Garza AG, editores. *Oceanography of the reef corridor of the Southwestern Gulg of Mexico*. Nueva York: Nova Science Publishers. p. 39-66.
- Salas-Pérez, J.J., Llasat-Botija, M.C. y González-Gándara, C. 2018a. A statistical analysis of cold surge events and their relationship with ENSO years. pp. 1-37. En: *Oceanography of the reef corridor of the Southwestern Gulf of Mexico*. Salas-Pérez, J.J., Jordán-Garza, A.G. (eds.). Ed. Nova Science Publishers, Nueva York.
- Salas-Pérez, J.J., Salas-Monreal, D., Monreal-Gómez, M.A., Riveron-Enzastiga, M.L. y Llasat, C. 2012. Seasonal absolute acoustic intensity, atmospheric forcing and currents in a tropical coral reef system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 100:102–112.
- Salgado-Costa, L. 2014. Variabilidad de la clorofila a en las aguas costeras de la Península Ibérica entre 1998 y 2007 usando datos de SeaWifs. España: Congreso Nacional del Medio Ambiente. 16 pp.

- Santavy, D.L. y Peters, E.C. 1997. Microbial pests: coral diseases in the western Atlantic. En: Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium. 1:607-612.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S. y Eliceiri, K.W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. Nature methods 9(7):671-675. PMID 22930834.
- SECTUR (Secretaría de Turismo y Cultura del Gobierno del Estado), Dirección General de Servicios Turísticos y SITE (Sistema de Información Turística Estatal). 2018. Anuario Estadístico y Geográfico del estado de Veracruz 2018. [2018]. Página electrónica (<http://www.veracruz.gob.mx/finanzas/anuario-estadistico-y-geografico-2018/>).
- SEDESOL (Secretaria de desarrollo social). 2013. Unidad de Microregiones Cédulas de Información Municipal (SCIM). [2013]. Página electrónica (<http://www.microrregiones.gob.mx/zap/datGenerales.aspx?entra=nacion&ent=30&mun=189>).
- SEMARNAT y CONANP. 2014. Programa de Manejo Área de Protección de Flora y Fauna Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan. México.
- Snieszko, S.F. 1974. The effects of environmental stress on outbreaks of infectious diseases of fishes. Journal of Fish Biology. 6(2):197-208
- SNIM (Sistema Nacional de Información municipal). 2015. Base de datos de población 2015. [2015]. Página electrónica (<http://www.snim.rami.gob.mx/>).

- Soffer, N., Brandt, M.E., Correa, A.M.S., Smith, T.B. y Vega-Thurber, R. 2014. Potential role of viruses in White lague coral disease. *The ISME journal*. 8:271-283.
- Soong, K. y Lang, J.C. 1992. Reproductive integration in reef corals. *The Biological Bulletin*. 183(3):418-431.
- Squires, D.F. 1965. Neoplasia in a Coral? *Science*. 148(3669): 503-505.
- Stedman, T.L. 1976. *Stedman's Medical Dictionary*. Baltimore: Williams and Wilkin Company. 1678 pp. Citado en: Work, T.M., Richardson, L.L., Reynolds, T.L., Willis, B.L. 2008. Biomedical and veterinary science can increase our understanding of coral disease. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 362(2): 63–70.
- Stopnitzky, S. 2014. *Studying Reefs, Staying Dry*. Khaleb bin Sultan Living Oceans Foundation. [2019]. Página electrónica (<https://www.livingoceansfoundation.org/studying-reefs-staying-dry/>).
- Sussman, M., Loya, Y., Fine, M. y Rosenberg, E. 2003. The marine fireworm *Hermodice carunculata* is a winter reservoir and spring-summer vector for the coral-bleaching pathogen *Vibrio shiloi*. *Environmental Microbiology*. 5(4):250-255.
- Sutherland, K.P., Berry, B., Park, A., Kemp, D.W., Kemp, K.M., Lipp, E.K. y Porter, J.W. 2016. Cambiando las etiologías de la viruela blanca que afectan a *Acropora palmata* en los Cayos de Florida, 1994–2014. *Transacciones filosóficas de la Royal Society B: Biological Sciences*. 371:(1689):20150205.

- Sutherland, K.P., Porter, J.W. y Torres, C. 2004. Disease and immunity in Caribbean and Indo-Pacific zooxanthellate corals. *Marine Ecology Progress Series*. 266:273-302.
- Sutherland, K.P., Shaban, S., Joyner, J.L., Porter, J.W. y Lipp, E.K. 2011. Human pathogen shown to cause disease in the threatened elkhorn coral *Acropora palmata*. *PloS one*. 6(8):e23468.
- Szmant, A.M. 1986. Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral reefs*. 5(1):43-53.
- Thomas, W.H. 1970. On nitrogen deficiency in tropical pacific oceanic phytoplankton: photosynthetic parameters in poor and rich water 1. *Limnology and Oceanography*. 15(3):380-385.
- Van Oppen, M.J. y Blackall, L.L. 2019. Coral microbiome dynamics, functions and design in a changing world. *Nature Reviews Microbiology*, 17(9):557-567.
- van Woesik, R. y Randall, C.J. 2017. Coral disease hotspots in the Caribbean. *Ecosphere*. 8(5):e01814.
- Vega-Thurber, R.L., Burkepile, D.E., Fuchs, C., Shantz, A.A., McMinds, R. y Zaneveld, J.R. 2014. Chronic nutrient enrichment increases prevalence and severity of coral disease and bleaching. *Global change biology*. 20(2):544-554.
- Voss, J.D. y Richardson, L.L. 2006. Nutrient enrichment enhances black band disease progression in corals. *Coral Reefs*. 25(4):569-576.
- Wada, N., Ohdera, A. y Mano, N. 2018. Coral Disease in Japan. pp. 41-62. En: *Coral Reef Studies of Japan*. Iguchi, A. y Hongo, C. (eds.). Ed. Springer Nature, Singapore.

- Wallace, C.C. 2019. Hexacorals 2: reef-building or hard corals (Scleractinia). pp. 267-280. En: The Great Barrier Reef. Hutchings, P., Kingford, M. y Hoegh-Guldberg, O. (eds.). Ed. CSIRO publishing. Clayton South. Australia.
- Walton, C.J., Hayes, N.K. y Guillian, D.S. 2018. Impacts of a Regional, Multi-Year, Multi-Species Coral Disease Outbreak in Southeast Florida. *Front. Mar. Sci.* 5(323):1-14
- Weil, E. 2004. Coral Reef Diseases in the Wider Caribbean. pp. 35-68. En: Coral disease and health. Rosemberg, E. y Loya, Y. (eds.). Ed. Springer-Verlag Berlín Heidelberg, Berlin.
- Weil, E. y Rogers, C.S. 2011. Coral Reef Diseases in the Atlantic-Caribbean. pp. 465-491. En: Coral Reefs: An Ecosystem in Transition. Dubinsky, Z. y Stambler, N. (eds.). Ed. Springer, Paises Bajos.
- Weil, E., Croquer, A. y Urreiztieta, I. 2009. Temporal variability and impact of coral diseases and bleaching in La Parguera, Puerto Rico from 2003–2007. *Caribbean Journal of Science*: 45(2–3):221-246.
- Weil, E., Hernández-Delgado, E.A., González, M., Williams, S., Suleimán-Ramos, S., Figuerola, M. y Metz-Estrella, T. 2019. Spread of the new coral disease “SCTLD” into the Caribbean: implications for Puerto Rico. *Reef Encounter*. 34(1):38-43.
- Weil, E., Smith, G. y Gil-Agudelo, D.L. 2006. Status and progress in coral reef disease research. *Diseases of Aquatic Organisms*. 69:1-7.
- Wilkinson, C.R. y Souter, D. 2008. Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes in 2005. Global Coral Reef Monitoring Network, and Reef and Rainforest Research Centre. Townsville. 152 pp.

- Williams, D.E. y Miller, M.W. 2005. Coral disease outbreak: pattern, prevalence and transmission in *Acropora cervicornis*. Marine Ecology Progress Series. 301:119-128.
- Willis, B.L., Page, C.A. y Dinsdale, E.A. 2004. Coral disease on the Great Barrier Reef. pp. 69-104. En: Coral disease and health. Rosemberg, E. y Loya, Y. (eds.). Ed. Springer-Verlag, Berlin.
- Wobeser, G.A. 1981. Diseases of wild waterfowl. Ed. Plenum Press. New York. 324 pp.
- Woodhead, A.J., Hicks, C.C., Norström, A.V., Williams, G.J. y Graham, N.A.J. 2019. Coral reef ecosystem services in the Anthropocene. Functional Ecology. 1-12.
- Work, T. y Meterey, C. 2014. To Understand Coral Disease, Look at Coral Cells. EcoHealth. 11:610-618.
- Work, T.M. y Aeby, G.S. 2006. Systematically describing gross lesions in corals. Diseases of aquatic organisms. 70(1-2):155-160.
- Work, T.M., Richardson, L.L., Reynolds, T.L. y Willis, B.L. 2008. Biomedical and veterinary science can increase our understanding of coral disease. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 362(2): 63–70.
- Work, T.M., Russell, R. y Aeby, G.S. 2012. Tissue loss (white syndrome) in the coral *Montipora capitata* is a dynamic disease with multiple host responses and potential causes. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 279(1746):4334-4341.
- Yakob, L. y Mumby, P.J. 2011. Climate change induces demographic resistance to disease in novel coral assemblages. Proc Natl Acad Sci. 108 (5): 1967–1969.

- Zaneveld, J.R., Burkepile, D.E., Shantz, A.A., Pritchard, C.E., McMinds, R., Payet, J.P., Welsh, R., Correa, A.M.S., Lemoine, N.P., Rosales, S., *et al.*, 2016. Overfishing and nutrient pollution interact with temperature to disrupt coral reefs down to microbial scales. *Nature communications*. 7:11833.
- Zhou, J., Huang, H., Beardall, J. y Gao, K. 2017. Effect of UV radiation on the expulsion of Symbiodinium from the coral *Pocillopora damicornis*. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. 166:12–17.
- Zvuloni, A., Artzy-Randrup, Y., Katriel, G., Loya, Y. y Stone, L. 2015. Modeling the impact of white-plague coral disease in climate change scenarios. *PLoS computational biology*. 11(6):e1004151.
- Zvuloni, A., Artzy-Randrup, Y., Stone, L., Kramarsky-Winter, E., Barkan, R. y Loya, Y. 2009. Spatio-temporal transmission patterns of black-band disease in a coral community. *PLoS One*, 4(4):e4993.

XI. ANEXO I

Modelo hipotético del análisis K de Ripley para ver cómo se comporta la gráfica cuando los signos blancos se encuentran de manera conjunta en el agrupamiento que presentan las colonias en los sitios de muestreo.

Cuando la distribución de las colonias enfermas presenta aleatoriedad a pesar de que la distribución nula de las colonias totales sea agrupada, línea de observación se encontrará dentro del intervalo de confianza en algunas distancias (r) (Figura 1A1A). Por el contrario, cuando las colonias enfermas presentan una mayor agrupación que la distribución nula de las colonias, la línea de observación se encontrará dentro del intervalo de confianza en todas las distancias (Figura 1A1B).

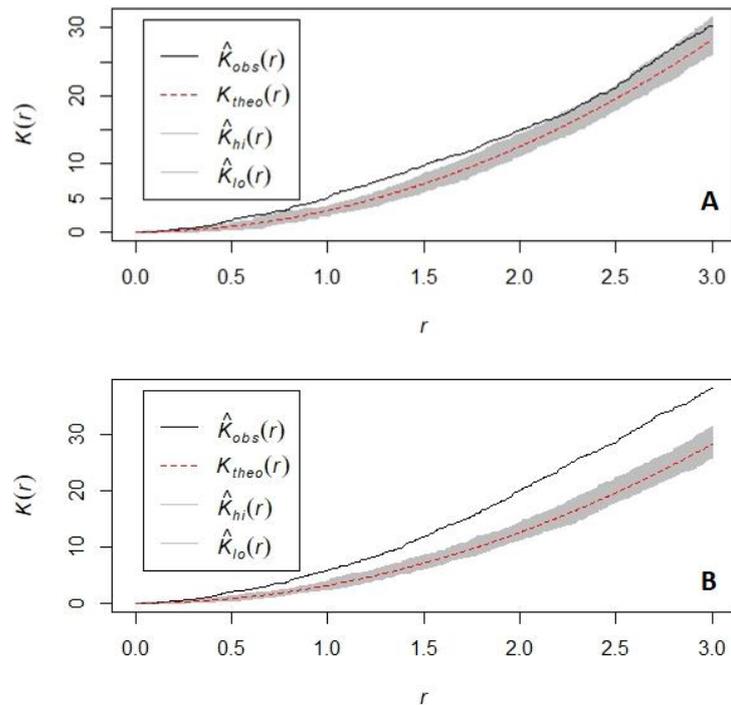


Figura 1A2. Análisis de K de Ripley en prevalencia 50% con colonias distribuidas en agrupación: A. signos blancos de manera aleatoria; B. Signos blancos de manera agrupada.

Así mismo, cuando la distribución nula de las colonias totales y la distribución de las colonias enfermas es aleatoria, la línea de observación de encontrará dentro del intervalo de confianza en todas las distancias (Figura 2A1A). Sin embargo, cuando las colonias enfermas presentan agrupamiento cuando la distribución nula de las colonias totales es aleatoria, la línea de observación se encontrará dentro del intervalo de confianza en algunas distancias ((Figura 2A1B).

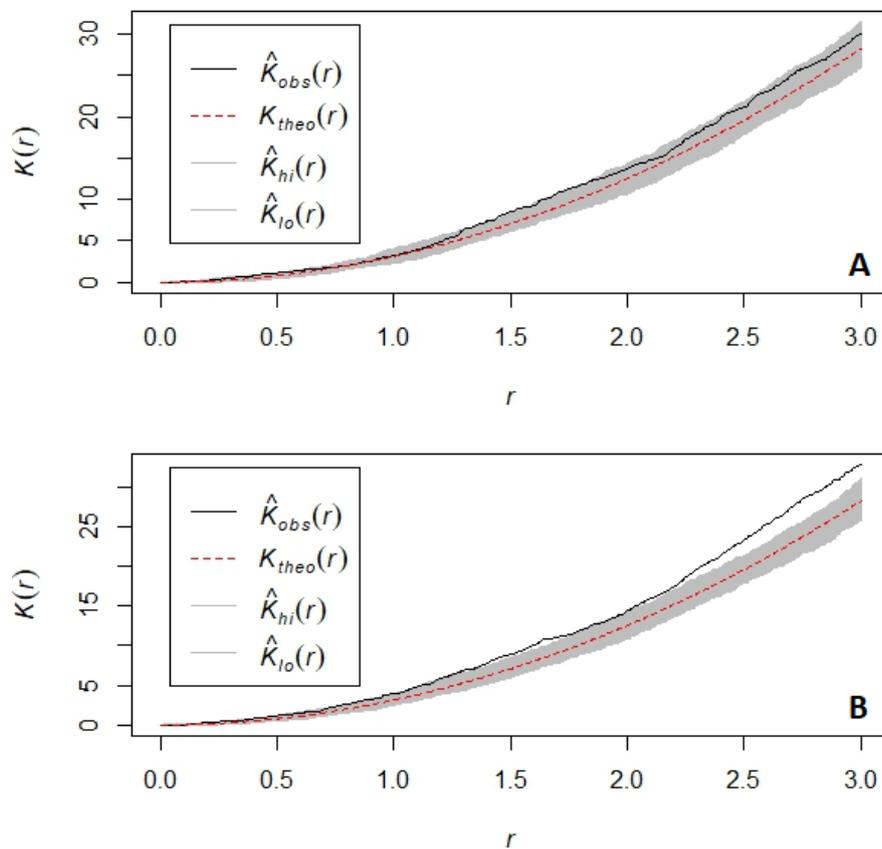


Figura 2A2. Análisis de K de Ripley en prevalencia 50% con colonias distribuidas aleatoriamente: A. signos blancos de manera aleatoria; B. Signos blancos de manera agrupada.

XII. ANEXO II

Considerando que la distribución espacial del porcentaje de mortalidad asociada al signo blanco podría dar una estimación del tiempo que cada colonia lleva infectada en la zona, se obtuvo el área del signo (el área de pérdida de tejido) de todas las especies afectadas en los cuatro sitios muestreados en 2018 y se correlacionó con el eje "x" y con el eje "Y" (Figura 1A2). Esta correlación no fue estadísticamente significativa para ninguno de los casos ($p > 0.05$), por lo que no se puede determinar que colonias o que área del sitio fue la primera en presentar signos blancos.

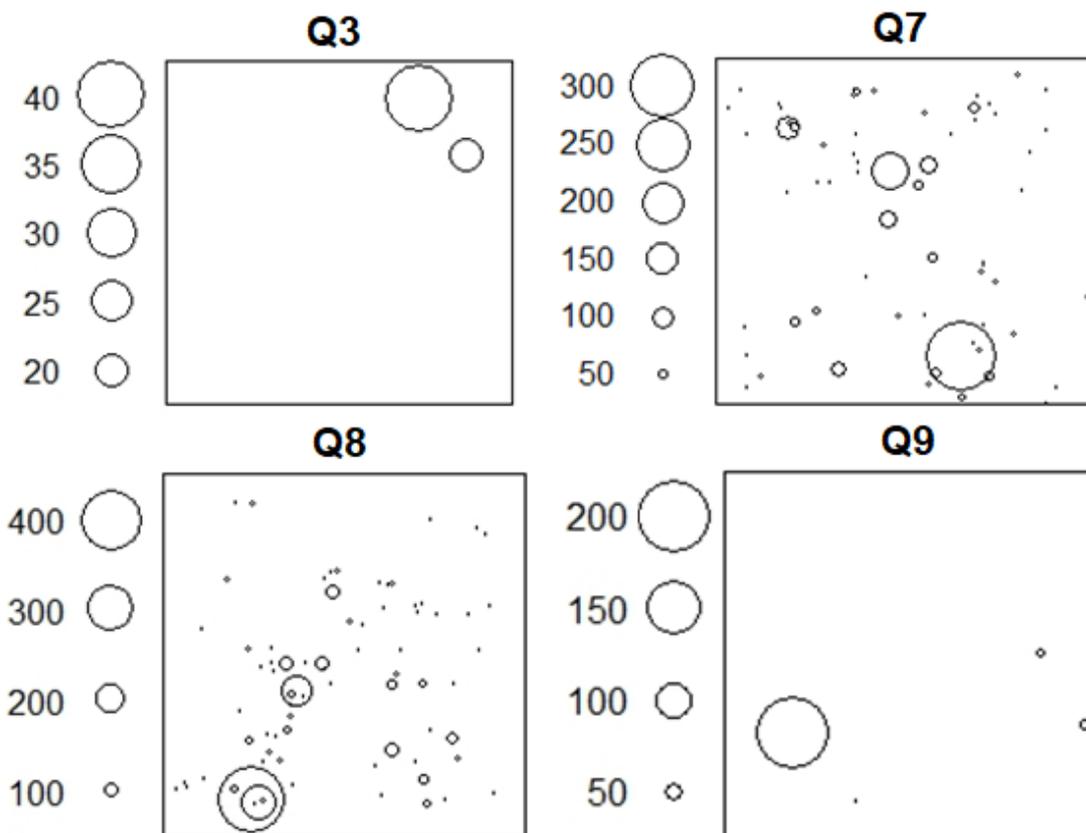


Figura 1A2. Área de signos blancos (cm²) de las colonias afectadas en los cuatro sitios.