

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

Parámetros de crecimiento y producción de carbonato de calcio de *Pocillopora* (Scleractinia: Pocilloporidae) en un año con anomalías térmicas en las Islas Marías, México.

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

María de los Ángeles González Pabón

Ensenada, Baja California, México
2019

Tesis defendida por
María de los Ángeles González Pabón

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Codirector de tesis

Dr. José de Jesús Adolfo Tortolero Langarica
Codirector de tesis

Dra. Ma. Elena Solana Arellano

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera

Dra. Clara Elizabeth Galindo Sánchez



Dr. Jorge Adrián Rosales Casián
Coordinador del Posgrado en Ecología marina

Dra. Rufina Hernández Martínez
Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **María de los Ángeles González Pabón** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología marina.

Parámetros de crecimiento y producción de carbonato de calcio de *Pocillopora* (Scleractinia: Pocilloporidae) en un año con anomalías térmicas en las Islas Marías, México.

Resumen aprobado por:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Codirector de tesis

Dr. José de Jesús Adolfo Tortolero Langarica
Codirector de tesis

Los corales del género *Pocillopora* son los más abundantes y principales constructores de arrecifes en el Pacífico Oriental Tropical (POT). La formación y mantenimiento arrecifal en el POT depende de su continua acreción (tasa de calcificación y cobertura), la cual es mediada por las condiciones ambientales, principalmente por la temperatura del océano. A pesar de que el coral *Pocillopora* desempeña un papel fundamental en el mantenimiento de arrecifes del POT, existe poca información sobre la respuesta de la tasa de crecimiento frente a condiciones con anomalías térmicas. El objetivo de la presente investigación fue determinar parámetros de crecimiento: i) densidad del esqueleto (g cm^{-3}), tasa de extensión (cm año^{-1}), tasa de calcificación ($\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$); ii) el volumen ecológico (cm^3) y iii) la producción de carbonato de calcio ($\text{kg m}^{-1} \text{ año}^{-1}$) del género de coral *Pocillopora*, en la Reserva de la Biosfera Islas Marías (México), durante un periodo anual con anomalías térmicas (2016-2017). La tasa anual de extensión, la densidad del esqueleto, y la tasa anual de calcificación, de las colonias analizadas fueron de $1.90 \pm 0.32 \text{ cm año}^{-1}$, $2.28 \pm 0.34 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$ y $4.41 \pm 1.3 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$, respectivamente. Las tasa anual de extensión y calcificación resultaron 45% y 14% inferiores a las reportadas por otros autores a lo largo del POT; la densidad del esqueleto fue 25% superior con respecto a lo reportado por otros estudios a nivel de género. Esto indica que posiblemente los parámetros de crecimiento de *Pocillopora* estuvieron influenciados por las condiciones anómalas de temperatura durante el periodo de estudio (Evento El Niño-La Niña, ENOS). El volumen ecológico mostro un incremento anual del 144 % (1166.6 cm^3), el cual está por debajo a lo reportado para corales Pocilloporidos. La producción de carbonato de calcio fue de $0.96 \pm 0.55 \text{ Kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, valor que está por debajo de lo reportado para *Pocillopora* por diversos autores para la región del POT. Los datos de este estudio, revelan una potencial reducción en la producción de carbonato frente a escenarios de incremento en la intensidad y frecuencia de eventos anómalos. En consecuencia, una disminución en la capacidad de los corales *Pocillopora* para mantener la estructura primaria de los arrecifes, poniendo en riesgo la funcionalidad y estabilidad de los ecosistemas arrecifales.

Palabras clave: *Pocillopora*, crecimiento coralino, producción de carbonato de calcio, Islas Marías.

Abstract of the thesis presented by **María de los Ángeles González Pabón** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

Growth parameters and calcium carbonate production of *Pocillopora* (Scleractinia: Pocilloporidae) in a year with thermal anomalies in the Marias Islands, Mexico.

Abstract approved by:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Codirector de tesis

Dr. José de Jesús Adolfo Tortolero Langarica
Codirector de tesis

The corals of the genus *Pocillopora* are one of the most abundant reef builders in the Eastern Tropical Pacific (ETP). The building and reef maintenance in the ETP depend on its continuous accretion (linear extension and calcification), which are influenced by environmental conditions, mainly by the seawater temperature. Despite, *Pocillopora* corals plays a fundamental role in the maintenance of ETP reefs; there is little information on the response of its growth parameters to anomalous thermal conditions. The aims of this study were to determine coral growth parameters: i) skeletal density (g cm^{-3}), extension rate (cm year^{-1}), calcification rate ($\text{g cm}^{-2} \text{yr}^{-1}$); ii) ecological volume (cm^3) and iii) calcium carbonate production ($\text{kg m}^{-1} \text{year}^{-1}$) of *Pocillopora* coral species, in the Biosphere Reserve Islas Mariás (Mexico), during a period with thermal anomalies (2016-2017). The extension rate, skeletal density, and annual calcification rate of the all analyzed colonies were: $1.90 \pm 0.32 \text{ cm yr}^{-1}$, $2.28 \pm 0.34 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$, and $4.41 \pm 1.3 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, respectively. The mean annual extension and calcification rates were 45 % and 14 % lower than those reported by other authors along the ETP; skeletal density was 25% higher compared at genus level. This indicates that possibly the growth parameters of *Pocillopora* were influenced by the anomalous temperature conditions during the study period (El Niño-La Niña, ENSO). The ecological volume showed an annual increment of 144 % (1166.6 cm^3), which is lower that the previously reported for Pocilloporid corals. The calcium carbonate production was $0.96 \pm 0.55 \text{ Kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, value which is inferior of what has been reported for *Pocillopora* of the ETP region. The data of this study exhibit a potential decline in the calcium carbonate production facing scenarios with more frequency and intensity of thermal anomalies events. Consequently, a decrease in the capacity of *Pocillopora* corals to maintain the primary reef structure, jeopardizing the functionality and stability of the reef ecosystems.

Keywords: *Pocillopora*, coral growth, calcium carbonate production, Marias Islands.

Dedicatoria

Con todo mi amor:

A Dios, quien me dio la oportunidad de estar aquí en la tierra. Al mar, quien sabe cuánto lo amo, a la naturaleza, al cielo, al sol, la luna, las estrellas, y a la vida misma, quien nos permitió coincidir en este plano terrenal.

A los Ángeles y Arcángeles quienes siempre me acompañan, guían y aman.

A mi corazón, quien me mostró el camino para enamorarme del mar, venir a Ensenada y sanar.

A mi mamá, Ana Emilia Pabón Escalante, por su amor incondicional, que abarca apoyo, comprensión, compasión, ayuda y bendición. Muchas gracias por todas sus oraciones, por su confianza, su entrega y por respetar siempre mis sentimientos.

A mis hermanas Mary y Ana Jesús, por su bendición de amor y por darle mucha alegría a mi vida, con su presencia en ella.

A Cristina Acosta, por recordarme lo hermoso que es ver la vida desde una sonrisa. Gracias Cristi por todas las risas y el humor.

Y por supuesto, a mi esposo Gabriel Silva Acosta por ser un regalo maravilloso del creador, por su ánimo, apoyo, comprensión, humor y su espectacular amor. A tus ojos preciosos de girasol...que amo, admiro, extraño y anhelo. Gracias mi amor.

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE) por permitirme realizar mis estudios de maestría en el posgrado de Ecología Marina.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico brindado para la realización de mis estudios de maestría.

A Rafael Cabral Tena, por guiarme y apoyarme durante la realización de mi trabajo de grado. Por sus enseñanzas, metáforas y por ayudarme a mantener el mar en calma cuando había mucho viento en contra. Muchas gracias.

A Adolfo Tortolero Langarica, por su ayuda, disposición y enseñanzas a lo largo de mi trabajo de tesis.

A mis sinodales, Luis Calderón y Clara Galindo Sánchez por los comentarios y sugerencias realizadas al trabajo de tesis. Y muy especialmente a Ma. Elena Solana Arellano por su apoyo y asesorías matemáticas y estadísticas, antes y durante el desarrollo de mi tesis; así como también por exhortarme a seguir mi corazón cuando el camino estaba nublado.

A mis compañeros de la generación 2017-2019 de la Maestría en Ecología Marina por sus enseñanzas y por todos los maravillosos momentos compartidos. Un enorme agradecimiento a Meli, Ale, Santi, Chris y Melina, quienes se convirtieron en una parte fundamental de mi familia en CICESE.

A mis amigos de chiza, Santi, Mily, Gissel, Emma, Juanita, Ana Luisa y Bere, su compañía y amor me han hecho muy feliz durante mi estancia en Ensenada.

A mis profesores de buceo, Ruben, Jorge y Benja, por su comprensión, ánimos y por recordarme lo hermoso que es ser valiente.

Y por último y no menos importante a Elizabeth Farias, por su apoyo diligente y por ayudarme aun antes de conocerme.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	iii
Resumen en inglés.....	iv
Dedicatorias.....	v
Agradecimientos.....	vi
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas.....	xi
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes.....	7
1.4 Objetivos.....	8
1.4.1 Objetivo general	8
1.4.2. Objetivos específicos.....	8
Capítulo 2. Metodología.....	10
2.1 Área de estudio	10
2.2 Trabajo de campo.....	12
2.3 Parámetros de crecimiento anual	15
2.4 Producción anual de carbonato de calcio	18
2.5 Análisis estadísticos.....	19
2.6 Revisión sistemática de literatura	21
Capítulo 3. Resultados	22
3.1 Parámetros de crecimiento anual	22
3.2 Parámetros de crecimiento por tamaño de las colonias.....	23
3.3 Volumen ecológico producido por corales <i>Pocillopora</i>	26
3.4 Producción anual de carbonato de calcio	28
3.5 Temperatura superficial del mar	29
3.6 Revisión sistemática de la literatura	31

Capítulo 4. Discusiones	35
4.1 Crecimiento de <i>Pocillopora</i> durante un evento oceanográfico anómalo como es el caso de una Niña débil, inmediatamente posterior a un evento extremo ENOS-El Niño 2015-2016.	35
4.1.2 Evaluando el efecto del tamaño de las colonias sobre el crecimiento del coral <i>Pocillopora</i> .	40
4.2 Volumen Ecológico	42
4.3 Producción anual de carbonato de calcio	44
Capítulo 5. Conclusiones	47
Literatura citada	48
Anexos	60

Lista de figuras

Figura		Página
1	Corte longitudinal de un corallito (C). Se observan las septas (S), los disepimentos (D) y el tejido vivo del coral. Dibujo realizado por Mercedes Yamily Chi-Chan.....	2
2	Fotografía de una colonia del género de coral <i>Pocillopora</i> en islas Marías, (México).....	5
3	Área de estudio. Se muestran las islas que conforman el archipiélago de las Islas Marías: 1) San Juanito; b) María Madre; c) María Magdalena y d) María Cleofás. Se resalta el sitio de estudio, María Cleofás	10
4	Proceso de tinción de una colonia de coral <i>Pocillopora</i> sp. en la Isla María Cleofás	13
5	Mediciones realizadas en una colonia hipotética de <i>Pocillopora</i> : a) Vista de frente; se muestra la manera de realizar la medición de la altura; b) Vista superior; se muestra la manera de realizar la medición del diámetro mayor y del diámetro menor	14
6	Cortadora de alta velocidad con disco de punta de diamante; marca Barranca Diamond, modelo 8300036.....	15
7	Fragmento de coral teñido con rojo de alizarina. Fotografía: Frida Alfonso Calles.....	16
8	Rama de una colonia de coral <i>Pocillopora</i> sp. mostrando: a) la marca de rojo de alizarina; b) luego de la extracción de la sección localizada por debajo de la marca de rojo de alizarina.....	16
9	Relación entre parámetros de crecimiento del género <i>Pocillopora</i> : a) tasa de extensión y tasa de calcificación; b) densidad del esqueleto y tasa de calcificación; c) tasa de extensión y densidad del esqueleto.....	23
10	Promedio de parámetros de crecimiento (\pm ES) de corales del género <i>Pocillopora</i> . Tasa de extensión lineal (a), Densidad esquelética (b) y tasa de calcificación (c). Las barras identificadas con el asterisco (*) corresponde al tamaño que obtuvo un valor del parámetro significativamente mayor en comparación con el otro grupo de tamaño.....	25
11	a) Relación lineal entre la tasa de extensión con el volumen de las colonias al final del experimento; b) Relación lineal entre la tasa de calcificación con el volumen de las colonias al final del experimento; c) Relación lineal entre el volumen inicial de las colonias con el diámetro de sus ramas; y d) Relación lineal entre el volumen final de las colonias y el diámetro de sus ramas.....	26
12	Crecimiento acumulado promedio (cm año ⁻¹) (\pm DE) de las medidas de crecimiento de las colonias de coral al inicio y después de un año de crecimiento.....	27

13	a) Crecimiento acumulado promedio (\pm DE) del diámetro mayor y la altura de las colonias de Pocillopora, transcurridos los 90 días (agosto 2016), 360 días (mayo 2016) y 540 días (agosto 2017); b) Incremento porcentual en talla (\pm DE) con respecto a tiempo inicial.....	28
14	Porcentaje promedio de la cobertura bentónica por metro cuadrado a nivel de grupos morfo-funcionales en la isla María Cleofás, Islas Marías (México).....	29
15	Temperatura mensual promedio (\pm DE) de la superficie del mar (TSM) durante el periodo 2015-2017. Los datos del 2016-2017 fueron obtenidos en el sitio de estudio y los del 2015 a través de información satelital.....	30
16	Anomalías de temperatura de la región 3.4 basado en el Oceanic Niño Index (ONI). Fuente: http://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/indices/sstoi.indices	30
17	Diagrama de flujo del proceso del filtrado través de las diferentes fases de la revisión sistemática. Modificado de Liberati et al. 2009.....	31

Lista de tablas

Tabla	Página
1 Rangos de interpretación del factor de Bayes (FB ₁₀).....	20
2 Rango de valores de cada uno de los parámetros de crecimiento del género de coral <i>Pocillopora</i>	22
3 Parámetros del modelo de regresión lineal Bayesiano, con intervalos de credibilidad al 95%, la ecuación parametrizada y el coeficiente de determinación, para: a) La regresión lineal Bayesiana entre tasa de extensión lineal y la tasa de calcificación y b) la regresión lineal Bayesiana entre densidad del esqueleto y la tasa de calcificación.....	22
4 Parámetros del modelo de regresión lineal Bayesiano (con intervalos de credibilidad al 95%). Se muestra la ecuación parametrizada y el coeficiente de determinación.....	24
5 Crecimiento promedio de las colonias (\pm DE) del género de coral <i>Pocillopora</i> durante el periodo del experimento (VE= volumen ecológico; h = altura; d _{mayor} = diámetro mayor; d _{menor} = diámetro menor).....	27
6 Promedio de los parámetros de crecimiento de <i>Pocillopora</i> , con valores mínimos y máximos en paréntesis (rangos), reportados en la literatura para el POT durante condiciones ENOS y neutras, basados en el índice Oceanic Niño Index 3.4 (ONI). Las referencias resaltadas con un asterisco (*) corresponden a registros adicionales identificados a través de las referencias citadas en los 7 artículos seleccionados.....	32

Capítulo 1. Introducción

Los arrecifes coralinos es uno de los ecosistemas más diversos e importantes del planeta (Connell, 1978; Moberg y Folke, 1999; Moberg y Rönnbäck, 2003; Odum y Odum, 1955). Su importancia ecológica está relacionada con la provisión de hábitat, alimento y refugio a más del 25 % de la diversidad total de los organismos marinos (Landa-Jaime et al., 2013; Odum y Odum, 1955). Por otro lado, su importancia económica, a los bienes y servicios como la pesca, turismo, protección costera, secuestro de carbono de la atmosfera, entre otros (Marubini et al., 2001; Moberg y Folke, 1999; Spalding et al., 2017; Wilson et al., 2012).

El beneficio económico producto de los bienes y servicios generados por un arrecife relativamente pequeño, con un área aproximada de $\sim 2,5 \text{ km}^2$, es de US\$1.1 millones anuales (Reyes-Bonilla et al., 2014); sin embargo, si se consideran todos los arrecifes a nivel mundial se estima que el valor económico potencial a generar por parte de estos ecosistemas, es de aproximadamente US\$ 30 mil millones cada año. Lo que equivale aproximadamente a US\$105 millones por cada Km^2 ; siendo a nivel mundial el valor del activo de los arrecifes de un total de \sim US\$800 mil millones (Cesar et al., 2003).

Estos ecosistemas son construidos principalmente por corales hermatípicos, los cuales son invertebrados marinos del phylum Cnidaria, clase Anthozoa, orden Escleractinia. Este tipo de corales vive en relación endosimbiótica con microalgas dinoflageladas (comúnmente llamadas zooxantelas) del género *Symbiodinium* (Furla et al., 2005; Inoue et al., 2018; Putnam et al., 2017). Estas microalgas tienen capacidad fotosintética, es decir, que transforman la energía solar en energía química; y así le transfieren los nutrientes que requiere su hospedero para realizar procesos fisiológicos como crecimiento, calcificación y reproducción (Leuzinger et al., 2012; Marubini et al., 2001; Yellowlees et al., 2008). Los corales obtienen la mayor parte de su energía (aprox. un 90%) a partir de los productos resultado de la fotosíntesis que realizan los simbiositos (Lesser et al., 2004) y en menor medida de la alimentación heterótrofa, es decir, del consumo de zooplancton, bacterias y demás partículas orgánicas (Muscatine et al., 1981).

Los corales hermatípicos están constituidos por pequeñas subunidades conocidas como pólipos, interconectadas permanentemente mediante un epitelio llamado coenosarco y un sistema

gastrovascular denominado coelenteron; ambos unen los esqueletos individuales del coral, a los que también se les conoce como coralitos (Tresguerres et al., 2017). En este sentido, una colonia de coral es un conjunto de múltiples pólipos todos interconectados tanto en tejido como en esqueleto entre sí (Figura 1) (Cohen y McConnaughey, 2003).

La estructura calcárea de un coralito tiene forma tubular y su pared es conocida como teca, la cual presenta un arreglo de placas verticales dispuestas radialmente, llamadas septas (Veron, J. 2000). Cuando el coral crece, se incrementa la longitud de las paredes del coralito y se forma en la parte inferior de estas paredes una placa horizontal de carbonato, llamado diseplimento (Barnes y Lough, 1992; Cohen y McConnaughey, 2003; Martin y Le Tissier, 1988). El diseplimento separa el nuevo tejido vivo del coral, del esqueleto vacío que se encuentra en la parte inferior de esta estructura. Por lo tanto, el tejido vivo solamente se encuentra en los primeros milímetros del esqueleto de la colonia coralina (Figura 1) (Barnes y Lough, 1992; Lough y Cooper, 2011), en la capa calicoblástica, la cual está aislada o semi aislada del agua, y en ella se regula y modifica las condiciones químicas del agua de mar; es aquí donde ocurre la calcificación o mineralización de carbonato de calcio (Cohen y Holcomb, 2009; Cohen y McConnaughey, 2003).

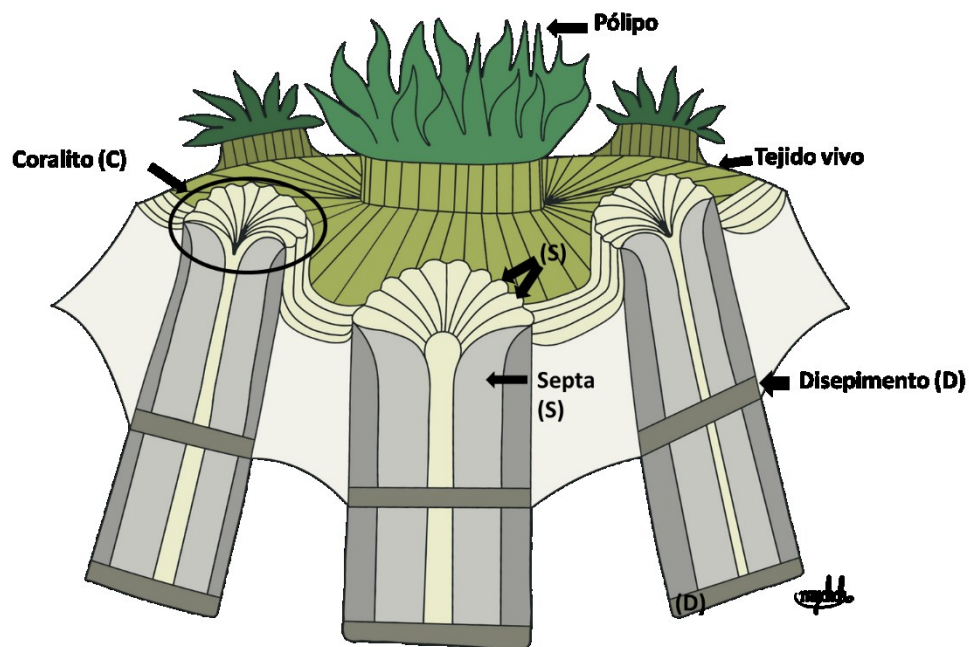


Figura 1. Corte longitudinal de un coralito (C). Se observan las septas (S), los diseplimentos (D) y el tejido vivo del coral. Dibujo realizado por Mercedes Yamily Chi-Chan.

La calcificación es el proceso metabólico que permite que los corales precipiten carbonato de calcio. Se lleva a cabo diariamente, durante el día y la noche, y es realizado de manera individual por cada uno de los pólipos de la colonia coralina; este proceso es energéticamente costoso, ya que los corales invierten aproximadamente el 30% de su energía disponible en su realización (Allemand et al., 2011).

La calcificación por parte de los corales es muy relevante, debido a que permite que se construyan y/o se mantengan los arrecifes de coral. Es por ello que la calcificación se relaciona con la resiliencia de estos ecosistemas (Manzello, 2010; Medellín-Maldonado et al., 2016; Pratchett et al., 2015). La estimación del crecimiento, calcificación y producción de carbonato de los corales es de gran importancia debido a que permite detectar cambios a largo plazo en el ecosistema arrecifal y distintos escenarios futuros de los arrecifes (Cohen y Holcomb, 2009; Putnam et al., 2017).

El crecimiento de los corales está influenciado por diferentes variables ambientales como, por ejemplo, la temperatura superficial del mar (TSM), la irradiación lumínica, energía hidráulica, concentración de nutrientes y sedimentación, entre otros (Glynn, 1976; Glynn y Stewart, 1973; Guzmán y Cortés, 1989; Lough y Cooper, 2011; Rosado-Solórzano y Guzmán del Prío, 1998). No obstante, dentro del grupo de las variables antes mencionadas, la TSM es la que más influye en el desarrollo de los corales debido a su fuerte correlación con el crecimiento coralino (Carricart-Ganivet, 2004; Carricart-Ganivet et al., 2012; Glynn y Stewart, 1973; Manzello, 2010).

En este sentido, las condiciones térmicas anómalas positivas o negativas, causadas por eventos oceanográficos como el fenómeno ENOS - Oscilación del Sur, en sus fases: El Niño (cálida) y La Niña (fría), pueden causar alteraciones en la diversidad coralina (Glynn, 2000; Maté, 2003), en la calcificación y por ende afectar fuertemente el crecimiento (D'Croz y Maté, 2004; Eakin, 1996; Glynn y D'Croz, 1990; Manzello, 2010; Tortolero-Langarica et al., 2017a). El fenómeno ENOS se reconoce como la variación climática más importante del planeta, y sus anomalías térmicas se relacionan con la fuerza de los vientos alisios del Pacífico y su efecto en la TSM (McPhaden et al., 2006). Considerándose como una anomalía positiva o negativa, a la disminución o aumento de 0.5 °C en la TSM en relación con su promedio anual, respectivamente (Cook et al., 2017).

Dentro de las herramientas que permiten evaluar el efecto de condiciones térmicas anómalas sobre los corales, se encuentran: a) **la estimación de sus parámetros de crecimiento**, estos son: i) la

densidad del esqueleto (g cm^{-3}), que indica la cantidad de carbonato de calcio que posee una colonia en un volumen determinado; ii) la tasa de extensión anual (cm año^{-1}), que hace referencia al crecimiento longitudinal del coral en un año; y iii) la tasa de calcificación anual ($\text{g cm}^{-2} \text{año}^{-1}$), al carbonato de calcio depositado en un año por unidad de área (Dodge y Brass, 1984; Gladfelter, 1984); b) **la estimación del volumen ecológico (VE)**, el cual se define como el espacio tridimensional ocupado por una colonia coralina en un tiempo determinado ($\text{cm}^3 \text{año}^{-1}$) (Mbije et al., 2010); y c) a nivel del ecosistema, mediante **la estimación de la producción de carbonato de calcio del arrecife** ($\text{Kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$); la cual se refiere a la cantidad de carbonato de calcio producido en un año por la comunidad coralina en una unidad de área (Cabral-Tena et al., 2018).

Sin embargo, las respuestas de los parámetros de crecimiento de los corales a la variabilidad ambiental está bien descrita en especies de corales con morfología masiva (de forma esférica y/o, circular, sin ramificaciones); teniendo actualmente un amplio conocimiento de la influencia de las variaciones ambientales en su crecimiento (Bessat y Buidues, 2001; Cabral-Tena et al., 2013; Carricart-Ganivet, 2004; Carricart-Ganivet et al., 2000, 2012; Cooper et al., 2008; Crabbe, 2008; Lough y Cooper, 2011; Medellín-Maldonado et al., 2016; Norzagaray-López et al., 2017; Tanzil et al., 2013; Tortolero-Langarica et al., 2016; Zamani et al., 2016). Esto se debe a la relativa facilidad de estimar con alta precisión el crecimiento coralino en un año determinado mediante el análisis de las bandas de alta y baja densidad que se registran en su esqueleto (Knutson et al., 1972). Sin embargo, esto no ocurre en los corales ramificados, al no presentar un patrón claro de bandas de diferentes densidades, su crecimiento se evalúa mediante mediciones de la extensión lineal de las ramas durante un periodo de tiempo conocido, lo cual hace más compleja las mediciones y por ende la determinación de su crecimiento (Pratchett et al., 2015).

Dentro de los corales ramificados, *Pocillopora* (Figura 2) es el género más abundante y el principal constructor de arrecifes en el Pacífico Oriental Tropical (Glynn, 1976; Jiménez y Cortés, 2003; Manzello, 2010; Obonaga y Giovanni, 2017; Reyes-Bonilla, 2003). Presentando una alta dominancia en cuanto al porcentaje de cobertura se refiere (normalmente presenta abundancias relativas superiores al 80%), si se compara con otras especies de coral de las costas en diferentes países, como por ejemplo: Panamá, Costa Rica, Ecuador, entre otros (Glynn et al., 1991; Porter, 1974). En México, las principales áreas arrecifales del Pacífico Oriental, están ubicadas en los estados de Baja California Sur, Nayarit y Oaxaca, en estas áreas se muestra el mismo patrón de dominancia por parte

del género *Pocillopora* (Carriquiry y Reyes Bonilla, 1997; Medellín-Maldonado et al., 2016; Reyes-Bonilla, 2003; Reyes-Bonilla y Leyte-Morales, 1998). En las escasas investigaciones realizadas hasta la fecha relacionadas con el crecimiento de *Pocillopora* en el Pacífico oriental, se ha observado que la disminución de la TSM se correlaciona con un decaimiento de la tasa de extensión y calcificación, como por ejemplo en *P. cf. verrucosa*, *P. cf. capitata* y *P. cf. damicornis* en las Islas Marietas, durante el periodo 2010-2011 que correspondió a una Niña fuerte (Tortolero-Langarica et al., 2017b). Y en el sur del Pacífico mexicano para *P. cf. capitata* y *P. cf. damicornis* (Medellín-Maldonado et al., 2016).



Figura 2. Fotografía de una colonia del género de coral *Pocillopora* en islas Marietas, (México).

Por otra parte, Manzello (2010) reportó una disminución de la tasa de extensión ($0.9\% \text{ año}^{-1}$) de *P. damicornis* en el Golfo de Chiriquí (Panamá), debido a la combinación de la acidificación, y del estrés térmico producido por el incremento en la temperatura en los periodos El Niño 1982-83 y 1997-98. Asimismo, en el Golfo de Papagayo (Costa Rica), Jiménez y Cortés (2003) observaron una

disminución de la tasa de crecimiento de *P. damicornis* y *P. elegans* durante el período relacionado con el aumento de la TSM en 1997.

Las anomalías térmicas son el principal factor que afecta la disminución de la producción de carbonato de calcio, la cual es fundamental para la formación de arrecifes coralinos. Y como una consecuencia colateral, las anomalías térmicas afectan el volumen ecológico, quien depende de las nuevas estructuras de carbonato para incrementar. Es por ello que estimar i) la producción de carbonato de calcio en diferentes escalas espacio-temporales permite evaluar el estado de salud, resiliencia y éxito ecológico de los arrecifes coralinos (Cabral-Tena et al., 2018); y ii) el volumen ecológico permite evaluar la tridimensionalidad y complejidad que el género *Pocillopora* aporta a la comunidad coralina.

En el caso específico del POT, la producción de carbonato de calcio está estrechamente relacionada con la abundancia y calcificación del género *Pocillopora*, tanto así que en escenarios donde *Pocillopora* es dominante, su producción de carbonato de calcio relativa es aproximadamente 91.56% del total de la producción de toda la comunidad. En este sentido, la disminución de la cobertura de coral *Pocillopora* podría relacionarse con la pérdida de complejidad estructural del arrecife, comprometiendo rasgos de la funcionalidad, estabilidad y la biodiversidad asociada a estos ecosistemas (Cabral-Tena et al., 2018).

Sin embargo, en el contexto actual de cambio climático, aún son pocos los estudios que relacionen la variabilidad ambiental con el crecimiento y la producción de carbonato de calcio de *Pocillopora*, desconociéndose en la mayoría de sus especies cómo influyen las condiciones anómalas de la TSM en sus tasas de crecimiento y producción de carbonato de calcio. En la actualidad, existen numerosas localidades en las que no se ha realizado investigación alguna sobre este tema, este es el caso de las Islas Marías (México), donde los arrecifes son dominados por *Pocillopora* y han estado expuestos a variaciones anómalas de temperatura; tanto que colonias de este género presentaron blanqueamiento durante un periodo Niño en 1997 (Pérez-Vivar et al., 2006; Reyes-Bonilla et al., 2002). En estas islas desde principios del siglo XX hasta principios del 2019 funcionó una cárcel de máxima seguridad, convirtiéndose en un lugar de acceso limitado, con poca influencia antropogénica, permitiendo que se conserve como un ambiente prístino (Pérez-Vivar et al., 2006) y

por ende un lugar adecuado para evaluar los parámetros de crecimiento de *Pocillopora* en relación con la temperatura.

Por lo tanto, la presente investigación tiene por objetivo determinar los parámetros de crecimiento, el volumen ecológico y la producción de carbonato de calcio del género *Pocillopora* en un año con anomalías térmicas en las Islas Marías (México), y comparar los resultados obtenidos con los reportados por otros autores para diferentes latitudes y en diferentes condiciones anómalas de temperatura.

1.1 Antecedentes

El crecimiento de los corales ha sido medido desde la década de los 70's principalmente mediante la técnica de marcaje con rojo de alizarina propuesta por Barnes (Barnes, 1970). Desde entonces estimar la relación entre el crecimiento de corales ramificados y variables ambientales se ha tornado más confiable y sencillo. Los reportes de la extensión lineal y producción de carbonato de calcio para el género *Pocillopora* en el POT, datan desde 1971 en el golfo de Panamá (Panamá) (Glynn, 1977). Los valores más bajos de crecimiento medidos durante un año de estudio, han sido relacionados con eventos anómalos de temperatura, como es el caso de *P. damicornis* en Onslow, Galápagos (1975) y en la Isla Gorgona, Colombia (1985), durante una Niña Fuerte y, una Niña débil ocurrida dos años después de un Niño extremo, respectivamente (Glynn et al., 1979; Prah, 1986b). No obstante, se han reportado valores superiores de extensión lineal (6.68 cm año^{-1} y 5.21 cm año^{-1}) para *P. damicornis* y *P. elegans* en el arrecife Huevos (Costa Rica), durante un evento cálido anómalo ocurrido en el 1991-1992, correspondiente a un fuerte Niño (Jiménez y Cortés, 2003). En isla del Caño (Costa Rica) durante otro periodo cálido, 1985-87, se han reportado tasas de extensión bajas ($3.46\text{-}2.98 \text{ cm año}^{-1}$ y $3.48\text{-}3.17 \text{ cm año}^{-1}$), para *P. damicornis* y *P. elegans*, respectivamente (Guzmán y Cortés, 1989). En contraste, para un evento de bajas temperatura como lo fue en 1996-1997, se reporta en promedio una tasa de extensión lineal de 3.96 cm año^{-1} para el género *Pocillopora* en dos arrecifes en Costa Rica: San Pedrito y Palmitas (Jiménez y Cortés, 2003).

La estimación de la densidad del esqueleto y la tasa de calcificación para el género *Pocillopora* en el POT es relativamente reciente, el primer reporte de estos dos parámetros de crecimientos los realizó Manzello en el 2010, quien reporta que, *P. damicornis* durante el 2003-2004 en el Golfo de Chiriquí (Panamá) evidenció una densidad de 2.08 g cm^{-3} y una tasa de calcificación de $5.75 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Tortolero-Langarica *et. al.* (2017) reportan para *P. damicornis*, en las islas Marietas (México) durante la Niña fuerte del 2010-2011, una densidad del esqueleto de 2.22 g cm^{-3} y una tasa de calcificación de $5.62 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$; por otra parte, durante periodo neutrales, 1.68 g cm^{-3} y $5.99 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$, respectivamente. Asimismo, Medellín-Maldonado *et al.* (2016) para el Pacífico sur Mexicano, registraron para esta misma especie durante el periodo 2010-2013, una densidad de 1.78 g cm^{-3} y una tasa de calcificación de $5.23 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$.

La producción de carbonato de calcio del género de coral *Pocillopora* en el POT ha sido tradicionalmente estimada mediante el producto de su tasa de calcificación por el porcentaje de cobertura en el arrecife, las cuales han sido reportadas dentro de un rango de $5.1\text{-}20 \text{ Kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Eakin, 1996; Glynn, 1977). En la actualidad se propone incluir en estos cálculos características morfológicas de los corales para evaluar con menor sesgo el aporte de las especies coralinas a la formación y mantenimiento de los ecosistemas arrecifales (González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018).

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Evaluar la respuesta en los parámetros de crecimiento y la producción de carbonato de calcio del género de coral *Pocillopora* (Scleractinia: Pocilloporidae) en un año con anomalías térmicas en las Islas Marías, México.

1.4.2. Objetivos específicos

Determinar la tasa de extensión, la densidad esquelética, volumen ecológico y la tasa de calcificación del género de coral *Pocillopora* (Scleractinia: Pocilloporidae).

Determinar si existen diferencias en la tasa de extensión, la densidad esquelética y la tasa de calcificación entre colonias de tamaño grande y de tamaño pequeño, en el género de coral *Pocillopora* (Scleractinia: Pocilloporidae).

Calcular la producción de carbonato de calcio del género de coral *Pocillopora* (Scleractinia: Pocilloporidae).

Realizar revisión sistemática de literatura, sobre la respuesta de los parámetros de crecimiento para el género de coral *Pocillopora* (Scleractinia: Pocilloporidae) en diferentes condiciones térmicas anómalas en la región del POT.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

La Reserva de Biosfera Islas Marías (RBIM) es un archipiélago conformado por cuatro islas: San Juanito; María Madre, María Magdalena y María Cleofás (Figura 3). Las dos islas con mayor área son María Madre con 14.8 ha y María Magdalena con 8.7 ha, seguido de María Cleofás con 2.7 ha y por último, el islote San Juanito con 1.2 ha (Santos del Prado Gasca et al., 2006). Se encuentran ubicadas en el Pacífico Oriental, aproximadamente a 100 km de las costas del estado de Nayarit y a 360 km al sureste de la península de Baja California, México (Erisman et al., 2011; López-Pérez et al., 2015).

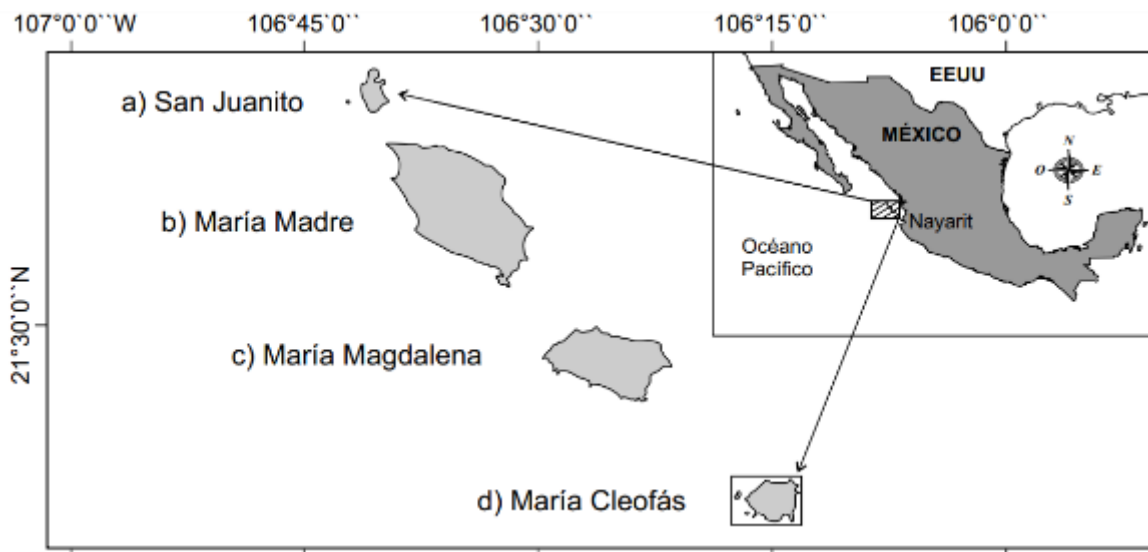


Figura 3. Área de estudio. Se muestran las islas que conforman el archipiélago de las Islas Marías: 1) San Juanito; b) María Madre; c) María Magdalena y d) María Cleofás. Se resalta el sitio de estudio, María Cleofás.

En esta zona insular interaccionan tres corrientes oceánicas, las cuales, dependiendo de la estación del año, ejercen alternada influencia sobre las islas, estas son: la Corriente de California (CC), la Corriente Costera Mexicana (CCM) y la corriente del Golfo de California. La CC es una corriente que fluye de norte a sur, aportando aguas con bajas temperaturas (10°C-20°C), baja salinidad (32.5–33.8 psu) y alto oxígeno disuelto (Durazo, 2015; Lynn y Simpson, 1987), principalmente los meses de enero a mayo. Por otra parte, la CCM proveniente de la Corriente Costera de Costa Rica que fluye del sur a norte desde Golfo de Tehuantepec hasta la entrada del Golfo de California, aportando

aguas con temperaturas cálidas (26-31°C), baja salinidad ($S < 35.0$ psu) y alto oxígeno disuelto ($> 150 \mu\text{mol kg}^{-1}$) (Chapa-Balcorta et al., 2015; Franco et al., 2014). Se caracteriza por presentar una variabilidad semi-anual, siendo en verano y otoño (junio-diciembre) las estaciones donde la CCM influye en mayor medida en las Islas Marías (Durazo, 2015; Gómez-Valdivia et al., 2015).

Asimismo, en verano y otoño la CCM ingresa por la entrada del Golfo de California cerca de las costas de Sinaloa y su flujo de salida se da cerca de las costas de Baja California, debido al giro ciclónico que se presenta la entrada del Golfo (Castro et al., 2006; Durazo, 2015). Por transporte oceánico, las islas Marías reciben aportes de aguas del Golfo de California, las cuales se caracterizan por presentar una salinidad igual o superior a los 34.8 psu y una temperatura entre los 22°C y 25°C (Beron-Vera y Ripa, 2002; Castro et al., 2000).

Por otra parte, las Islas Marías también son afectadas por condiciones térmicas anómalas causadas por eventos oceanográficos como El Niño y La Niña. Los más recientes eventos oceanográficos anómalos en el POT según el índice ONI 3.4 de la NOAA, se dieron durante los periodos 2014-2016 y 2016-2017. Durante el periodo 2014-2016 se reportaron temperaturas muy altas y durante 2016-2017 temperaturas bajas; estas condiciones anómalas puede alterar el crecimiento de las comunidades coralinas (Pérez-Vivar et al., 2006; Tortolero-Langarica et al., 2017b).

Las comunidades coralinas de las Islas Marías se encuentran ubicados generalmente en la parte suroeste, protegidos de la acción del viento en bahías o detrás de zonas rocosas. Dentro de estos arrecifes se encuentran corales de franja y algunos parches aislados, los cuales están conformados por corales hermatípicos (i.e. *Pocillopora* spp., *Porites* spp.) y ahermatípicos (i.e. *Oulangia bradleyi* y *Astrangia equatorialis*) (López-Pérez et al., 2015; Pérez-Vivar et al., 2006). No obstante, dentro del archipiélago se evidencia una variación en cuanto a los patrones de cobertura coralina, siendo María Cleofás la que presenta mayor porcentaje de cobertura (38.5%), seguida por María Madre (26.5%), María Magdalena (22.84%) y San Juanito (18.5%) (López-Pérez et al., 2015).

Hasta la fecha, se han reportado alrededor de 20 especies de coral para las islas Marías (Pérez-Vivar et al., 2006); las cuales hacen parte en un 57.3% al género *Pocillopora* spp.; un 25.5% a *Porites* spp.; un 18% a *Pavona* spp. y finalmente con un 0.6% a *Psammocora* spp. (López-Pérez et al., 2015). Su patrón de zonación es claro: *Pocillopora* es dominante en las zonas someras (~6 m) mientras

que *Porites*, *Pavona* y *Psammocora* lo son en las áreas profundas (~ 6-10 m) (Pérez-Vivar et al., 2006).

Por otra parte, en cuanto a su situación político-administrativa, desde 1905 hasta principios del 2019, en la isla María Madre, funcionó una cárcel de máxima seguridad, limitando el acceso de las personas desde esa fecha hasta la actualidad. Asimismo, en el 2000 fueron declaradas Área Natural Protegida bajo la categoría de Reserva de la Biosfera y en el 2005 se declararon Patrimonio Mundial de la Humanidad por la UNESCO (CONANP, 2007).

2.2 Trabajo de campo

El estudio fue conducido de mayo del 2016 a agosto del 2017, donde se seleccionaron diez colonias de coral del género *Pocillopora* dentro de un rango de 9 a 11 m de profundidad, que no mostraran evidencia de blanqueamiento parcial o signos de enfermedad, ni la presencia de organismos competidores como esponjas, algas coralinas o macroalgas. Estas colonias fueron marcadas y etiquetadas.

Con el fin de generar una base de referencia en el crecimiento y carbonato producido por la colonias, se realizó la tinción *in situ* basándose en la técnica descrita por Barnes (1970). Para ello se preparó una solución de rojo de alizarina a una concentración de 15 mg L⁻¹ y se colocó en bolsas de plástico de 2 litros debidamente selladas y marcadas. Estas bolsas se colocaron sobre las colonias seleccionadas, sujetándolas con cintillas de plástico y bandas elásticas, durante un periodo de 3 h (

Figura 4).



Figura 4. Proceso de tinción de una colonia de coral *Pocillopora* sp. en la Isla Maria Cleofas.

Medición de colonias *in situ*

Mediante la utilización de un vernier (precisión 0.2 mm; Foy®), se realizaron las mediciones de: i) altura, (h), definida como la distancia lineal (cm) desde la parte inferior hasta la parte superior de la colonia; ii) diámetro mayor (d_{mayor}), definido como el diámetro más largo de la colonia (Figura 5); iii) y diámetro menor (d_{menor}), definido como el diámetro más corto de la colonia que se encuentra perpendicularmente al diámetro mayor (Figura 5) (Tortolero-Langarica et al., 2019).

Las tres mediciones: h , d_{mayor} y d_{menor} se tomaron tanto al inicio como al final del experimento, es decir en mayo del 2016 y agosto del 2017. Por otra parte, tanto para h y d_{mayor} , además de las dos mediciones realizadas en las fechas anteriormente mencionadas, se tomaron adicionalmente mediciones en agosto del 2016 y mayo 2017.

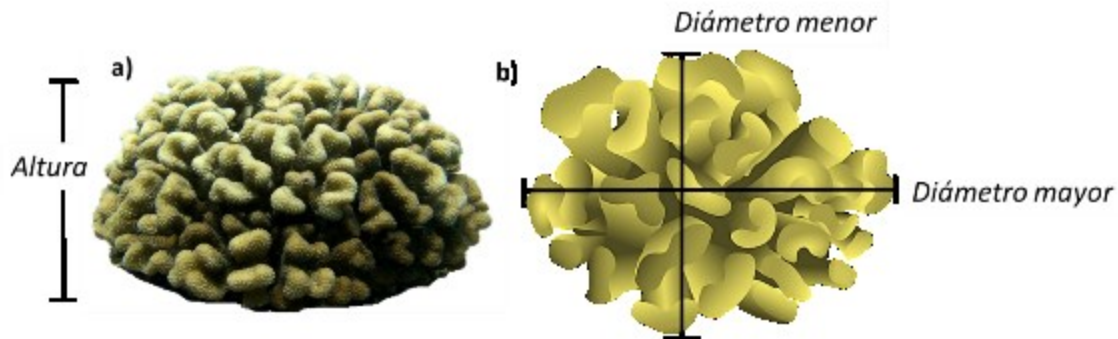


Figura 5. Mediciones realizadas en una colonia hipotética de *Pocillopora*: **a)** Vista de frente; se muestra la manera de realizar la medición de la altura; **b)** Vista superior; se muestra la manera de realizar la medición del diámetro mayor y del diámetro menor. Imágenes tomadas y modificadas de:

a) <https://philipt.smugmug.com/Species/Species-L-P/Pocillopora-meandrina/i-F4fgg5t;> y

b) [http://ian.umces.edu/imagelibrary/displayimage-6614.html.](http://ian.umces.edu/imagelibrary/displayimage-6614.html)

Las mediciones *in situ* fueron utilizadas para estimar el nuevo espacio tridimensional ocupado por cada una de las colonias sobre la estructura bentónica durante un periodo anual, conocido como el volumen ecológico (VE) (cm^3) generado de cada una de las colonias, el cual se obtuvo mediante la siguiente fórmula (Mbije et al., 2010; Rinkevich y Loya, 1983), la cual se basa en el volumen de cilindro, siendo πr^2 la superficie de la base:

$$\text{Volumen de la colonia } i = \pi r^2 h \quad (1)$$

Donde:

$$\pi = pi$$

$$r = (d_{\text{mayor}} + d_{\text{menor}})/4$$

$$h = \text{altura}$$

Para estimar el volumen ecológico anual generado por colonia ($\text{cm}^3 \text{ año}^{-1}$), se determinó la diferencia del tamaño final menos el tamaño inicial de la colonia; dividido por el número de meses que duró el experimento (15 meses), y multiplicado por los doce meses de un año; tal como se muestra en la siguiente fórmula:

$$\text{VE colonia } i = \left(\frac{\text{Tamaño final de la colonia } i - \text{tamaño inicial de la colonia } i}{15} \right) * 12 \quad (2)$$

Paralelamente se registró la TSM cada 20 minutos en el sitio de muestreo durante el periodo de estudio, utilizando termógrafos HOBO® adheridos al sustrato. Finalmente, después de un año y 3 meses se colectaron las colonias marcadas para realizar los procedimientos respectivos en laboratorio.

2.3 Parámetros de crecimiento anual

Tasa de extensión lineal

Para determinar los parámetros de crecimiento anual, las ramas de cada colonia fueron cortadas utilizando una cortadora de alta velocidad con disco de punta de diamante (Figura 6). Los cortes se realizaron por debajo y de forma paralela a la marca de rojo de alizarina; y luego de manera longitudinal, quedando cada rama dividida en dos secciones. Para determinar la extensión del coral durante el año de estudio, se midieron las ramas de cada colonia desde el extremo superior de la marca del rojo de alizarina hasta el extremo apical de crecimiento de la rama; el número total de fragmentos fue 89 (n=89) (Figura 7) (Barnes, 1970). Todas las ramas se digitalizaron utilizando un escáner *HP Deskjet Ink Advantage 3545*; para cada sección de la rama, se midió por triplicado su extensión y su diámetro, mediante el programa de procesamiento de imagen digital, ImageJ (<https://imagej.nih.gov/ij/>).



Figura 6. Cortadora de alta velocidad con disco de punta de diamante; marca Barranca Diamond, modelo 8300036.

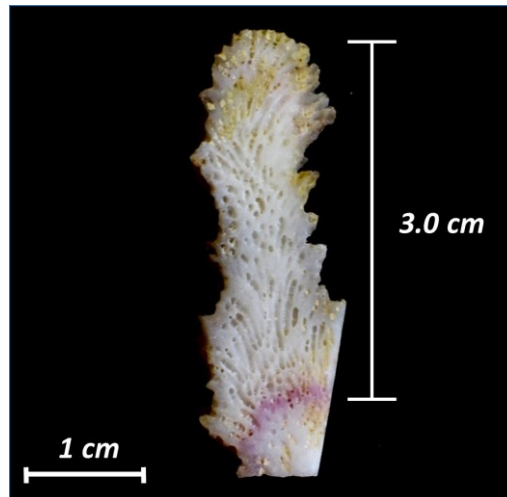


Figura 7. Fragmento de coral teñido con rojo de alizarina. Fotografía: Frida Alfonso Calles.

Densidad esquelética

La densidad del esqueleto fue obtenida mediante la técnica de volumen desplazado, utilizando agua destilada como fluido de densidad conocida (1 g cm^{-3}). Para ello, utilizando una sierra compacta de disco (Dremel®), cada una de las ramas fue cortada bordeando el límite superior de la marca de rojo de alizarina (Figura 8a-b).

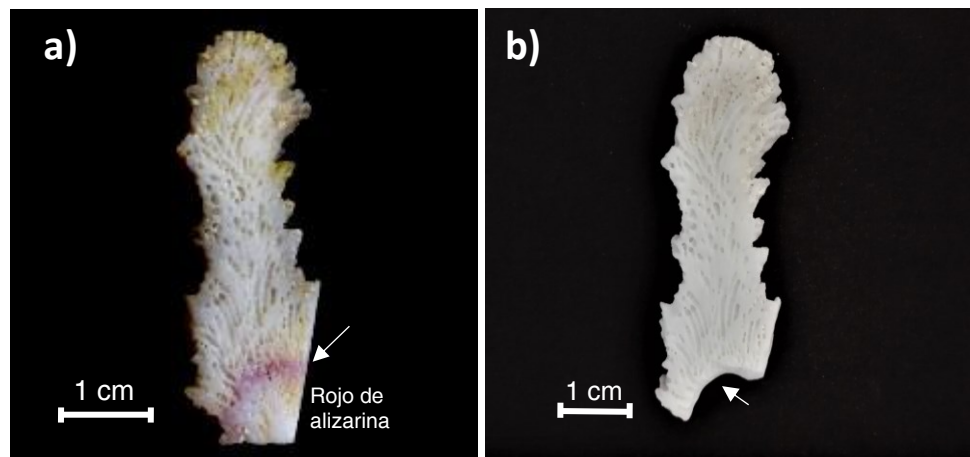


Figura 8. Rama de una colonia de coral *Pocillopora* sp. mostrando: **a)** la marca de rojo de alizarina; **b)** luego de la extracción de la sección localizada por debajo de la marca de rojo de alizarina.

Posteriormente las muestras obtenidas se secaron en el horno a una temperatura aproximada de 70°C por 48 horas; luego se determinó su peso en seco utilizando una balanza analítica, y finalmente, se estimó el peso del volumen desplazado por cada rama (peso boyante), basado en el principio de Arquímedes (Bucher et al., 1998; Jokiel, 1978). Este procedimiento se realizó para cada una de las ramas de las colonias con el objetivo de emplearlos en la Fórmula 3, para el cálculo la densidad esquelética de cada colonia.

Dónde:

Ps: peso seco del fragmento de coral

Df: densidad del fluido utilizado (agua)

Pb: peso boyante del fragmento de coral

Ve: Volumen del fragmento de coral; $Ve = (Ps - Pb) * Df^{-1}$

$$Densidad = \frac{Ps}{Ve}$$

$$Densidad = \frac{Ps}{(Ps - Pb)} * (gcm^{-3}) \quad (3)$$

Tasa de calcificación

Por otra parte, la tasa de calcificación de cada rama se estimó mediante el producto de su tasa de extensión lineal y su densidad del esqueleto (Carricart-Ganivet y Barnes, 2007), tal como se muestra en la siguiente ecuación:

$$Tasa\ de\ calcificacion = densidad\ del\ esqueleto\ x\ tasa\ de\ extensión \quad (4)$$

2.4 Producción anual de carbonato de calcio

La producción de carbonato de calcio se calculó como el producto entre el porcentaje de cobertura total del género de coral *Pocillopora* en el arrecife y la tasa de calcificación por unidad de área.

El porcentaje de cobertura total de coral vivo se estimó mediante el método de transecto en banda (Hodgson et al., 2004), para lo cual se realizaron 5 transectos de 25 m cada uno. La cobertura bentónica se midió con un cuadrante de 1 m² (6 réplicas por transecto), que representó el 100% de los principales grupos funcionales (corales a nivel de especie, macroalgas, esponjas, tapete algal, entre otros). Posteriormente se realizó un promedio de la cobertura de los cuadrantes por cada transecto y luego un promedio de la cobertura por todos transectos; obteniendo así el porcentaje de cobertura bentónica por m² (PCB) de los corales pocilloporidos, para el sitio de estudio.

Para esta sección, la tasa de calcificación fue estimada teniendo en cuenta que las colonias de los corales pocilloporidos tienen sus ramas en forma de cilindro. Por ello, por cada una de las colonias se empleó la siguiente fórmula, basada en su morfología (González-Barríos y Álvarez-Filip, 2018):

$$TCC_i = (\pi r_i^2 tex_i den_i)(rm_i)/1000 \quad (5)$$

Donde, i es el número de la colonia, las cuales van del 1 al 10; TCC_i es la tasa de calcificación de carbonato de calcio para la colonia i (Kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹); r_i es el radio promedio (cm) de las ramas de la colonia i ; tex_i es la tasa de extensión promedio (cm año⁻¹) de las ramas de la colonia i (ver sección 3.3); den_i es la densidad del esqueleto promedio (g CaCO₃ cm⁻³) de las ramas de la colonia i (ver sección 3.3) y rm_i es el número promedio de ramas en un metro cuadrado (ramas m⁻²) de la colonia i .

Posteriormente, se realizó un promedio de las estimaciones de la TCC_i de las colonias y este valor se multiplicó por la proporción de la cobertura bentónica de *Pocillopora* (es decir el valor obtenido del PCB dividido entre 100); obteniendo así la producción anual de carbonato de calcio del género de coral *Pocillopora* en las Islas Marías durante el periodo de estudio.

2.5 Análisis estadísticos

Para cada una de las colonias se obtuvo un promedio de la tasa de extensión, densidad del esqueleto, tasa de calcificación, diámetro de sus ramas y producción de carbonato de calcio; luego se obtuvo un promedio de todas las colonias, con su respectiva desviación estándar (\pm DE).

Se realizaron análisis estadísticos Bayesianos debido a que no se cumplieron los supuestos de los residuales para la realización de análisis estadísticos clásicos (*Valor p* - pruebas de Levene < 0.05 ; *valor p* - pruebas de Shapiro-Wilk < 0.05). Los análisis Bayesianos se fundamentan en la modelación de la incertidumbre, y en el cálculo de la probabilidad; considerándose a los parámetros como variables aleatorias e integrando el conocimiento inicial (a priori), para obtener el modelo de la realidad o distribución de probabilidad a posteriori (Gerrodette, 2011; Gutiérrez Pulido y Gutiérrez González, 2013).

En este sentido, se realizaron regresiones lineales Bayesianas (Bolstad, 2007) entre los parámetros de crecimiento, es decir, entre: i) la tasa de extensión y la tasa de calcificación; ii) entre la tasa de calcificación y la densidad del esqueleto; y iii) y entre la tasa de extensión y la densidad del esqueleto. El intervalo de credibilidad para los parámetros fue de 95%. Para cada regresión lineal se probaron las siguientes hipótesis:

$$\begin{aligned} \text{- Prueba de hipótesis para el intercepto:} & & H_0 : \alpha_1 = 0 \\ & & H_a : \alpha_1 \neq 0 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{- Prueba de hipótesis para la pendiente:} & & H_0 : B_1 = 0 \\ & & H_a : B_1 \neq 0 \end{aligned}$$

Debido a las diferencias en los procesos fisiológicos encontradas por Edmus y Burgess (2018a, 2018b), relacionadas con el tamaño de la colonia coralina para *P. verrucosa*, se realizó una prueba t Bayesiana (Bolstad, 2007) para comprobar la existencia de diferencias estadísticas en los parámetros de crecimiento entre los tamaños de las colonias. Para ello, se consideraron dos tamaños de colonias: pequeño (≤ 10 cm de diámetro) y grande (≥ 10 cm de diámetro) (Edmunds y Burgess, 2018a). Se realizó para cada parámetro de crecimiento una prueba t, tomando como factor el tamaño de las colonias (i.e. grande, pequeño) y como variable dependiente el parámetro de

crecimiento específico (i.e. tasa de extensión; tasa de calcificación; densidad del esqueleto). Para todos los casos la prueba de hipótesis Bayesiana fue:

$$H_0 : \mu_1 - \mu_2 = 0$$

$$H_a : \mu_1 - \mu_2 \neq 0$$

Dónde: μ hace referencia a la media del parámetro de crecimiento evaluado (i.e. tasa de extensión; tasa de calcificación; densidad del esqueleto). μ_1 corresponde a la media del parámetro de crecimiento evaluado de las colonias grandes, y μ_2 la media del parámetro de crecimiento evaluado de las colonias pequeñas.

En todos los análisis estadísticos realizados, se cuantificó la probabilidad de las hipótesis de estudio, y mediante la utilización del factor de Bayes 10, donde $P(H_1)$ es la probabilidad de la hipótesis alterna, y $P(H_0)$ es la probabilidad de la hipótesis nula, se estimó la razón entre la probabilidad de que ocurriese la hipótesis alterna en relación con la hipótesis nula.

$$FB_{10} = \frac{P(H_1)}{P(H_0)}$$

Para interpretar los resultados del factor de Bayes 10, se utilizó los rangos propuestos por Jeffreys, H. (1961) (Kass, Robert y Raftery, 1995), los cuales se detallan en la Tabla 1.

Tabla 1. Rangos de interpretación del factor de Bayes (FB_{10}).

FB₁₀	Evidencia en contra de H₀
1-3.2	Sin evidencia
3.2-10	Evidencia sustancial
10-100	Evidencia fuerte
Mayor a 100	Decisiva

Asimismo, se utilizó el programa libre y de código abierto JASP (<https://jasp-stats.org/>) (Marsman y Wagenmakers, 2017), y el nivel de credibilidad empleado fue de 0.05.

2.6 Revisión sistemática de literatura

La revisión sistemática de literatura se realizó siguiendo las recomendaciones de Liberati *et al.* (2009). En este sentido, se revisaron artículos científicos, informes y tesis, escritos tanto en el idioma inglés como en español, que han sido publicados entre 1979-2019 (con fecha de corte de 4 de julio de 2019). Se realizó la búsqueda de literatura en Web of Science, utilizando las siguientes combinaciones de términos:

TS= (Pocillopora AND pacific AND growth);

De la literatura recopilada se examinó el título, el resumen y los casos donde se consideró relevante la publicación, se revisó el texto completo. Para su inclusión en el análisis del crecimiento del género *Pocillopora* en diferentes condiciones ENSO, los estudios debían satisfacer los siguientes criterios:

- 1) el estudio debía estar relacionado con el crecimiento del género *Pocillopora*;
- 2) el estudio debía haberse realizado en el POT, es decir dentro de la zona geográfica comprendida entre México y Ecuador; incluyendo las islas oceánicas próximas.
- 3) el estudio debía mencionar el año en que se realizó la investigación;
- 4) Los valores de los parámetros de crecimiento debían estar representados en tasas, como por ejemplo para la tasa de extensión (cm año^{-1}), para la tasa de calcificación ($\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$), y para la densidad del esqueleto (g cm^{-3});

De la literatura seleccionada se extrajo la información relacionada con: 1) la tasa de extensión; 2) tasa de calcificación; 3) densidad del esqueleto; 4) área de estudio; y 5) año en el que fue realizado el estudio; así mismo para cada publicación potencial de ser incluida en el análisis, se elaboraron los criterios de inclusión o exclusión dentro del análisis, y se indagó la clasificación del año en que fue realizado en estudio según el índice ONI 3.4 de la NOAA. En el anexo 1 se muestra el modelo de la base de datos en Excel utilizada para extraer de la literatura publicada, la información potencial a incluir en el presente estudio.

Capítulo 3. Resultados

3.1 Parámetros de crecimiento anual

El promedio (\pm DE) de la tasa de extensión lineal, la densidad esquelética, y la tasas calcificación, de las colonias del género *Pocillopora* analizadas fueron: 1.90 ± 0.32 cm año⁻¹, 2.28 ± 0.34 g CaCO₃ cm⁻³ y 4.41 ± 1.3 g CaCO₃ cm⁻² año⁻¹, respectivamente (número de colonias=10; número total de ramas = 89). Los valores mínimos y máximos para cada uno de los parámetros se muestran en la Tabla 2.

Tabla 2. Rango de valores de cada uno de los parámetros de crecimiento del género de coral *Pocillopora*.

Parámetro de crecimiento	Rango (mínimo-máximo)
Tasa de extensión lineal (cm año ⁻¹)	0.35 – 3.06
Densidad del esqueleto (g CaCO ₃ cm ⁻³)	1.65 - 3.88
Tasa de calcificación (g CaCO ₃ cm ⁻² año ⁻¹)	0.78 - 10.22

Se evidenció una estrecha relación lineal positiva entre la tasa de extensión lineal y la tasa de calcificación (Figura 9a). Asimismo, una moderada relación lineal positiva entre la densidad del esqueleto y la tasa de calcificación (Figura 9b). Para ambos casos, los parámetros de los modelos de regresión lineal Bayesiano se detallan en la Tabla 3. Por otra parte, la tasa de extensión lineal y la densidad del esqueleto, no muestran evidencia de relación lineal (Figura 9c).

Tabla 3. Parámetros del modelo de regresión lineal Bayesiano, con intervalos de credibilidad al 95%, la ecuación parametrizada y el coeficiente de determinación, para: **a)** La regresión lineal Bayesiana entre tasa de extensión lineal y la tasa de calcificación y **b)** la regresión lineal Bayesiana entre densidad del esqueleto y la tasa de calcificación.

	Parámetro	FB ₁₀	Estimador (intervalos de credibilidad)	Modelo de regresión lineal	R ²
a)	α_1	1	4.27 (4.12 - 4.44)	$y = 4.27 + 2.60 (x - 1.9)$	~0.8
	β_1	$1.86e^{26}$	2.60 (2.33 - 2.92)		
b)	α_1	1	4.28 (4.00 - 4.5)	$y = 4.28 + 3.21 (x - 2.2)$	0.5
	β_1	$4.55e^{11}$	3.21 (2.43 - 3.9)		

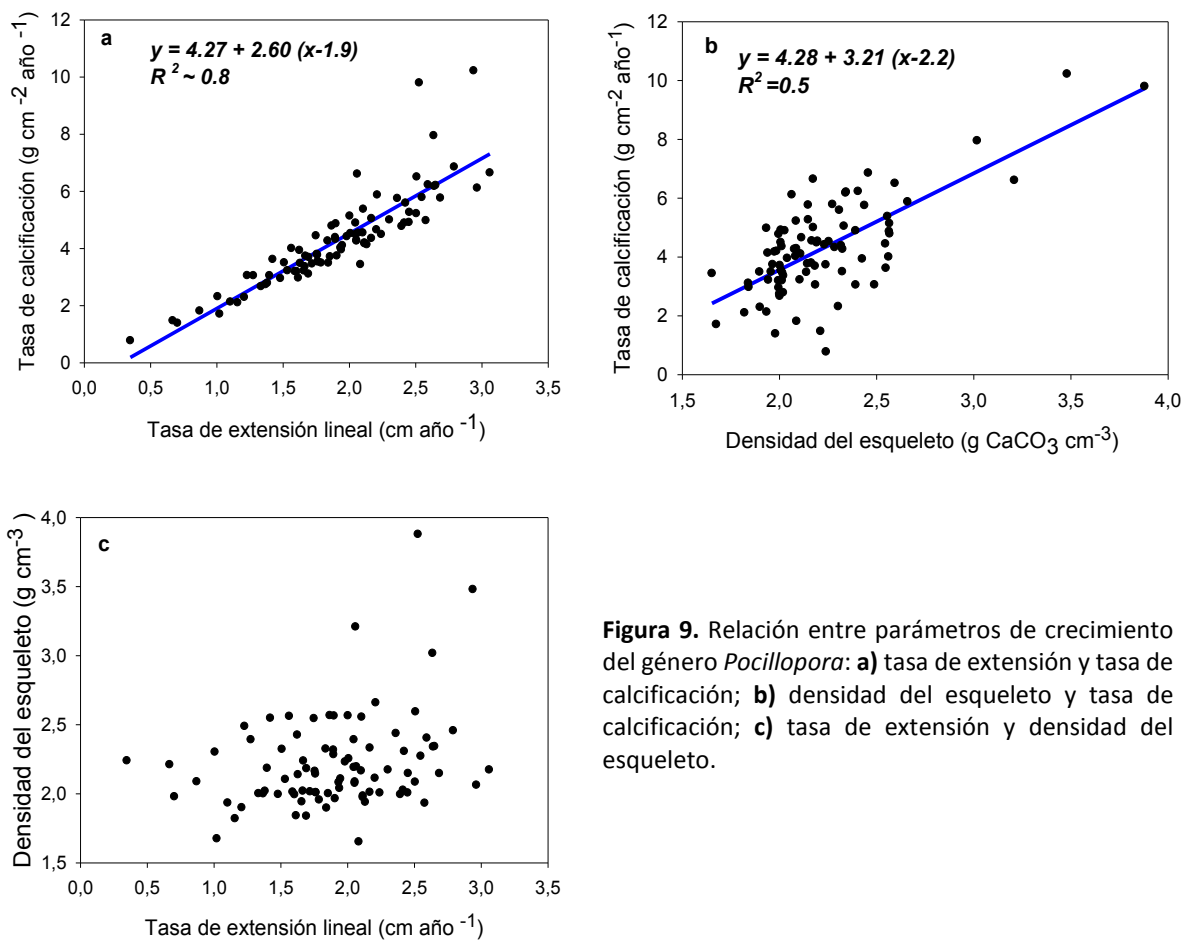


Figura 9. Relación entre parámetros de crecimiento del género *Pocillopora*: **a)** tasa de extensión y tasa de calcificación; **b)** densidad del esqueleto y tasa de calcificación; **c)** tasa de extensión y densidad del esqueleto.

3.2 Parámetros de crecimiento por tamaño de las colonias

Al agrupar las colonias por tamaño, se obtuvo que las colonias clasificadas como “grandes” (número de colonias=5; número de ramas=53), mostraron en un 16% una mayor tasa de extensión lineal (\pm ES) ($2.03 \pm 0.07 \text{ cm año}^{-1}$), en comparación con el grupo de colonias “pequeñas” (número de colonias=5; número de ramas=36) ($1.71 \pm 0.09 \text{ cm año}^{-1}$). Los resultados del análisis estadístico denotan la existencia de diferencias estadísticas significativas en la tasa de extensión entre tamaños de las colonias ($FB_{10} = 7.7$; $error = 2.07e^{-4}$), (Figura 10a).

En cuanto a la densidad del esqueleto, las colonias pequeñas evidenciaron una densidad en un 2% más alta ($2.23 \pm 0.042 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$), que las colonias grandes ($2.19 \pm 0.054 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$). Sin embargo, no existe evidencia estadística significativa de diferencia en la densidad entre grupos ($FB_{10} = 0.33$; $error = 0.029$), (Figura 10b).

Por otro lado, no existen diferencias estadísticas entre la tasa de calcificación por tamaño de las colonias. Las colonias grandes tienen una tasa de calcificación 13.3% superior ($4.52 \pm 0.23 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$), en comparación con las pequeñas ($3.92 \pm 0.24 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$). Sin embargo, no existe evidencia estadística significativa entre la tasa de calcificación entre grupos ($FB_{10} = 0.88$; $error = 0.11$), (Figura 10c). Por otra parte, se evidenció una tendencia lineal positiva entre el volumen de las colonias al final del experimento con la extensión lineal (Figura 11a, Tabla 4), y con la tasa de calcificación; sin embargo, para ambos casos no hay evidencias de relaciones lineales contundentes (Tabla 4). El volumen de las colonias al inicio del experimento no presentó esta tendencia con la extensión lineal, tampoco con la tasa de calcificación. Tanto el volumen inicial como el volumen final de las colonias no presentaron ninguna tendencia lineal con la densidad del esqueleto.

Se evidenció una tendencia lineal negativa entre el volumen de las colonias al inicio del experimento y el ancho de las ramas (Figura 11b); así mismo, presentan igual tendencia negativa el volumen de las colonias al final del experimento y el ancho de las ramas (Figura 11c). El coeficiente de determinación obtenido en ambos casos es cercano a ~ 0.6 (Tabla 4).

Tabla 4. Parámetros del modelo de regresión lineal Bayesiano (con intervalos de credibilidad al 95%). Se muestra la ecuación parametrizada y el coeficiente de determinación.

Volumen vs parámetro de crecimiento	Estimador α_1 (intervalos de credibilidad); FB_{10}	Estimador β_1 (intervalos de credibilidad); FB_{10}	Modelo de regresión lineal	R^2
Vol. final vs extensión lineal	1.9 (1.73 -2.06);1	$7.0e^{-5}$ ($4.41e^{-6}$ - $1.34e^{-4}$); 3.06	$y=1.9 - 7e^{-5}$ ($x-1.9$)	0.5
Vol. final vs tasa de calcificación	4.41 (3.71 -5.1);1	$2.92e^{-4}$ ($2.14e^{-5}$ - $5.64e^{-4}$); 3.14	$y=4.41 -2.92e^{-4}$ ($x-4.41$)	0.5
Vol. inicial vs diámetro ramas	1.48 (1.3-1.7);1	$-2.42e^{-4}$ ($-4.3e^{-4}$;- $5.6e^{-5}$); 5.14	$y=1.48 -2.42e^{-4}$ ($x-1.48$)	~ 0.6
Vol. final vs diámetro ramas	1.48 (1.3-1.7);1	$-9.42e^{-5}$ ($-1.72e^{-4}$;- $1.6 e^{-5}$); 4.16	$y=1.48 - 9.42e^{-5}$ ($x-1.48$)	~ 0.6

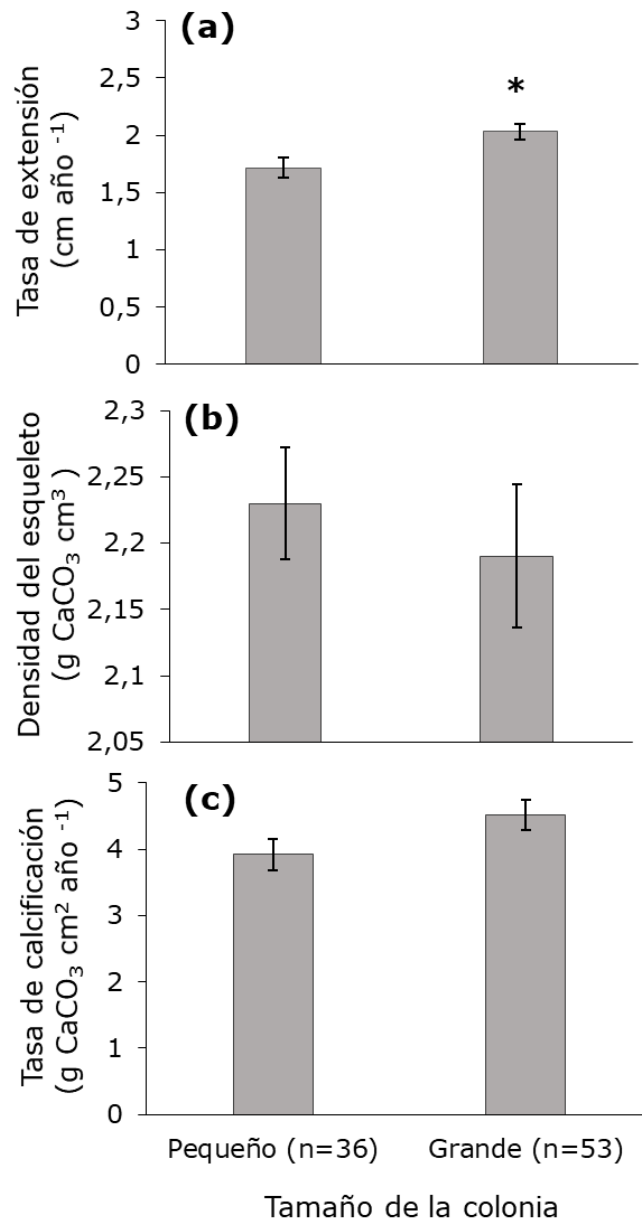


Figura 10. Promedio de los parámetros de crecimiento (\pm ES) de corales del género *Pocillopora* por tamaño de la colonia. Tasa de extensión lineal **(a)**, Densidad esquelética **(b)** y tasa de calcificación **(c)**. Las barras identificadas con el asterisco (*) corresponde al tamaño que obtuvo un valor del parámetro significativamente mayor en comparación con el otro grupo de tamaño.

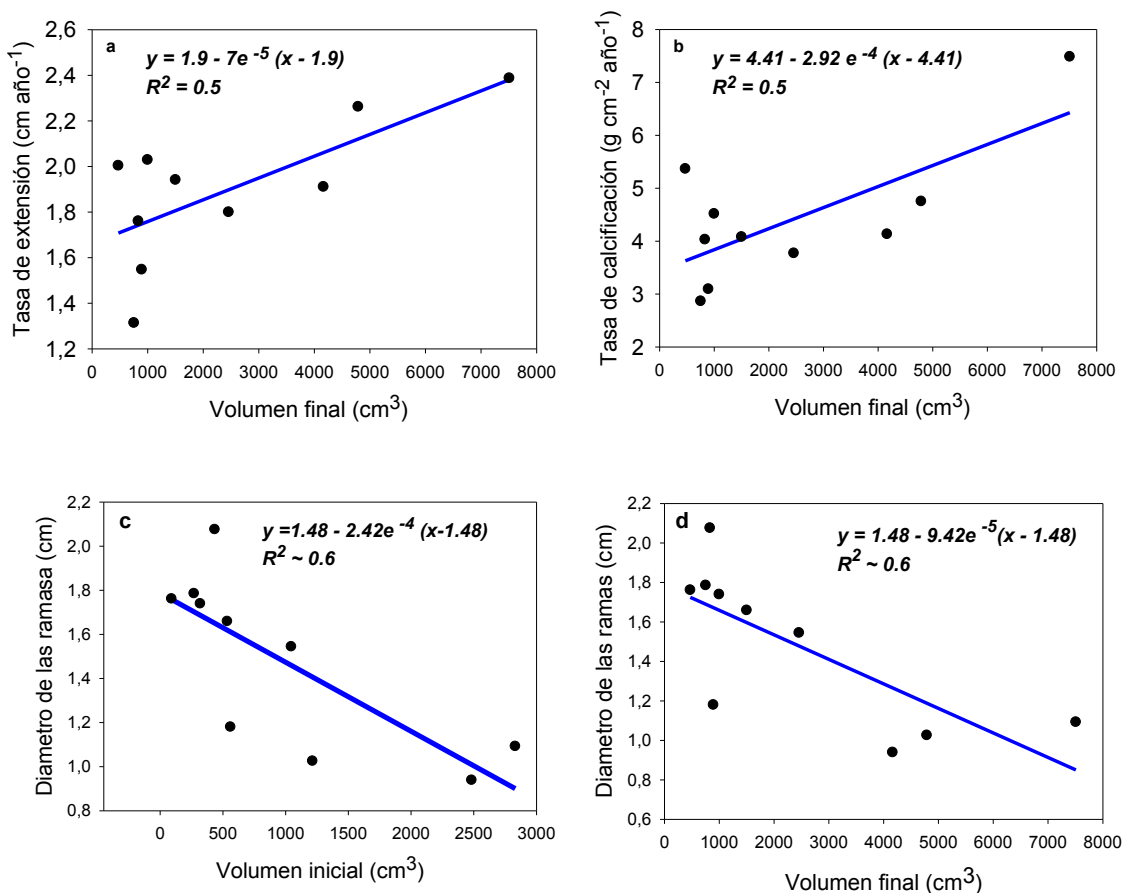


Figura 11. a) Relación lineal entre la tasa de extensión con el volumen de las colonias al final del experimento; b) Relación lineal entre la tasa de calcificación con el volumen de las colonias al final del experimento; c) Relación lineal entre el volumen inicial de las colonias con el diámetro de sus ramas; y d) Relación lineal entre el volumen final de las colonias y el diámetro de sus ramas.

3.3 Volumen ecológico producido por corales *Pocillopora*

Los valores de crecimiento promedio neto de las colonias de coral *Pocillopora* (Figura 12), mostraron un incremento en un 28% en la altura con respecto al tamaño inicial, con un crecimiento promedio en altura de las colonias (\pm DE) de 3.86 ± 1.66 cm año⁻¹ (los cuales van desde 1.62 a 6.78 cm). En relación con la longitud de las colonias, el diámetro menor aumentó en promedio un 41%, con un crecimiento (\pm DE) de 1.98 ± 0.861 cm año⁻¹, con un rango de 0.88 a 3.92 cm. El diámetro mayor, aumentó en un 29%, con un promedio de crecimiento (\pm DE) de 2.96 ± 1.94 cm año⁻¹ y con rango de 0.72 a 7.12 cm (Tabla 5).

El volumen de las colonias al inicio del experimento (\pm DE) fue de $978.4 \pm 951.5 \text{ cm}^3$, generando luego de un año de crecimiento, un incremento neto en promedio de su volumen en un $1166.6 \pm 1199.6 \text{ cm}^3 \text{ año}^{-1}$, obteniendo al final del experimento, un volumen acumulado promedio por colonia de $2145 \pm 2040 \text{ cm}^3 \text{ año}^{-1}$ (Tabla 5). Lo que corresponde a un incremento neto de un $144.45\% \pm 88\%$ con respecto al volumen inicial.

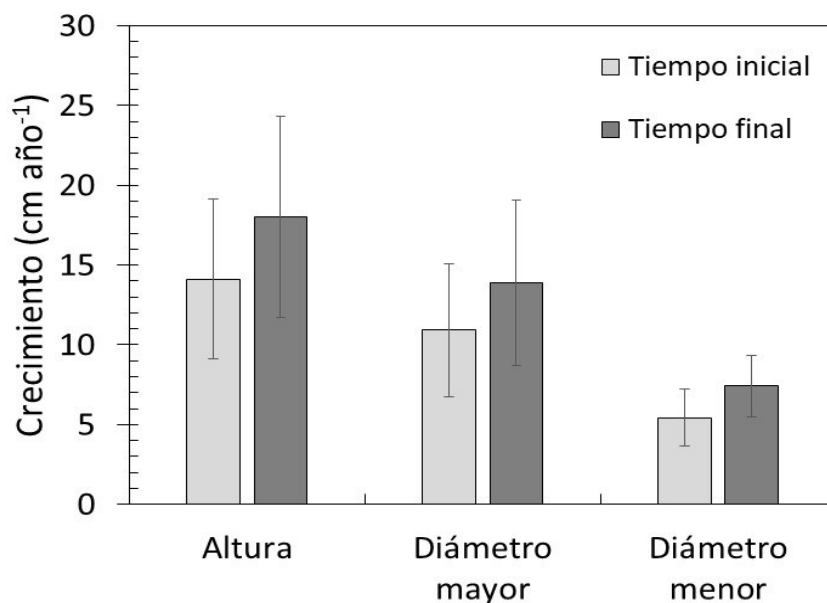


Figura 12. Crecimiento acumulado promedio (cm año^{-1}) (\pm DE) de las medidas de crecimiento de las colonias de coral al inicio y después de un año de crecimiento.

Tabla 5. Crecimiento promedio de las colonias (\pm DE) del género de coral *Pocillopora* durante el periodo del experimento (VE= volumen ecológico; h = altura; dmayor = diámetro mayor; dmenor = diámetro menor).

Días	Crecimiento (cm)				Incremento de tamaño (cm)			
	h	dmayor	dmenor	VE (cm^3)	h	dmayor	dmenor	VE (cm^3)
0	14.1	10.91 \pm 4.2	5.43 \pm 1.8	978.4 \pm 951.5	-	-	-	-
360	18 \pm 6.3	13.9 \pm 5.2	7.4 \pm 1.9	2145.1 \pm 2040	3.87 \pm 1.67	2.98 \pm 1.95	1.98 \pm 0.86	1166.6 \pm 1199.6

Por otra parte, el crecimiento de las colonias muestra que posterior a 90 días de transcurrido el experimento, las colonias incrementaron un 10% en el diámetro mayor y un 8% en la altura, con respecto al tiempo inicial. Después de un periodo anual, las colonias mostraron un incremento alrededor del 25% en ambas mediciones; y finalmente cuando fueron extraídas, tanto para el diámetro mayor como para la altura, obtuvieron un incremento en un 34% con respecto a su talla durante el tiempo inicial (Figura 13a-b).

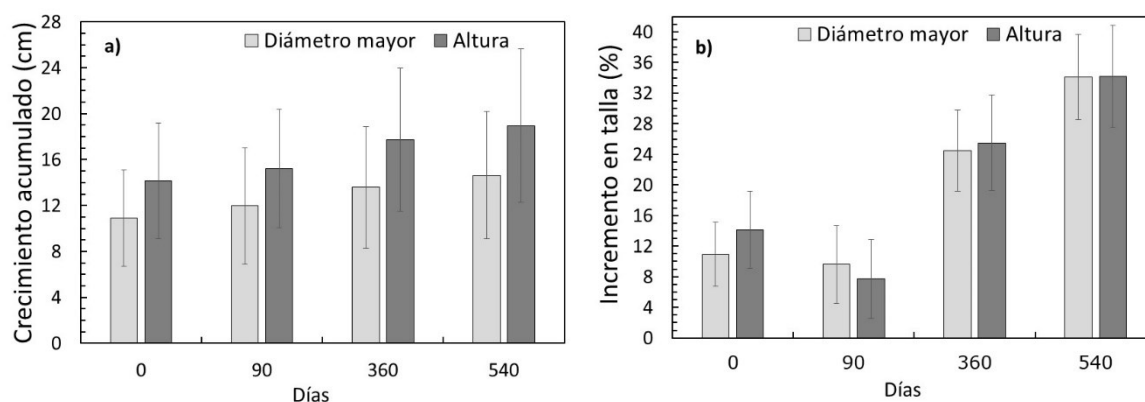


Figura 13. a) Crecimiento acumulado promedio (\pm DE) del diámetro mayor y la altura de las colonias de *Pocillopora*, transcurridos los 90 días (agosto 2016), 360 días (mayo 2016) y 540 días (agosto 2017); **b)** Incremento porcentual en talla (\pm DE) con respecto a tiempo inicial.

3.4 Producción anual de carbonato de calcio

El porcentaje de cobertura promedio ($\% \pm$ DE) del género de coral *Pocillopora* fue de $18 \pm 2.16\%$, ocupando el segundo lugar en relación con los grupos con mayor cobertura. Los tapetes algales presentaron la mayor cobertura (31%) seguidos de las macroalgas y algas calcáreas (ambas 17% de cobertura). Especies de coral como *Pavona clavus*, *P. gigantea*, *P. varians* y *Porites panamensis* también fueron observadas en los transectos realizados, sin embargo, todas presentaron coberturas promedio iguales o inferiores al 2% por metro cuadrado. Por ello se agruparon junto con los hidrocorales, las esponjas y los corales blandos en el grupo clasificados como otros (Figura 14).

Teniendo en cuenta los datos obtenidos de cobertura para el género de coral *Pocillopora*, se empleó la “ecuación 5”, y se obtuvo como resultado que la producción de carbonato de calcio (\pm DE) del género de coral *Pocillopora* durante el periodo de estudio fue de $0.96 \pm 0.55 \text{ Kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$.

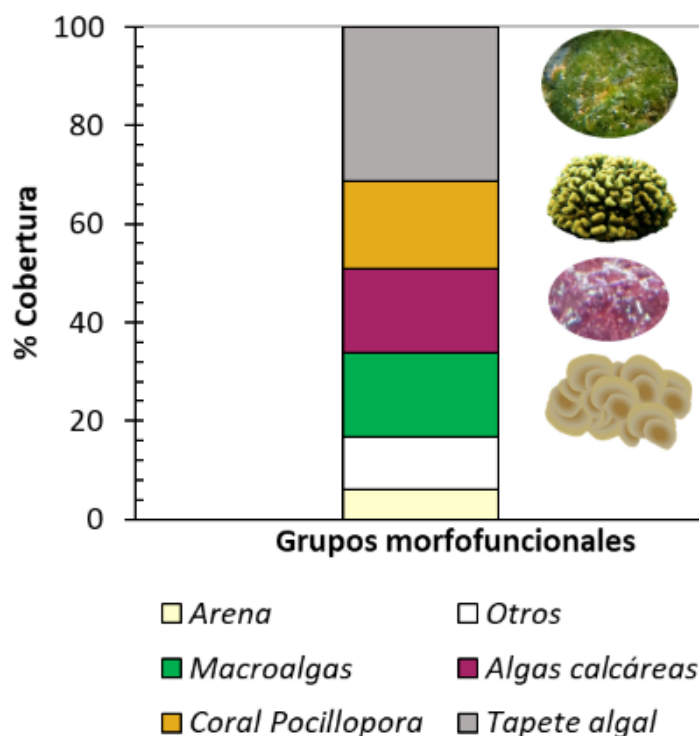


Figura 14. Porcentaje promedio de la cobertura bentónica por metro cuadrado a nivel de grupos morfofuncionales en la isla María Cleofás, Islas Marías (México).

3.5 Temperatura superficial del mar

La temperatura promedio de la superficie del mar (\pm DE) en el área de estudio, durante el periodo comprendido entre mayo del 2016 y agosto del 2017, fue de $28.03 \pm 0.48 \text{ }^\circ\text{C}$. La temperatura mínima se registró entre febrero y marzo del 2017 ($24 \text{ }^\circ\text{C}$) y la máxima en agosto y septiembre del 2016 ($30.73 \text{ }^\circ\text{C}$) (Figura 15). Siendo el periodo de estudio (2016-2017) clasificado por la NOAA como una “Niña débil”, según el Oceanic Niño Index (ONI) 3.4 (<http://ggweather.com/enso/oni.htm>) (Figura 16).

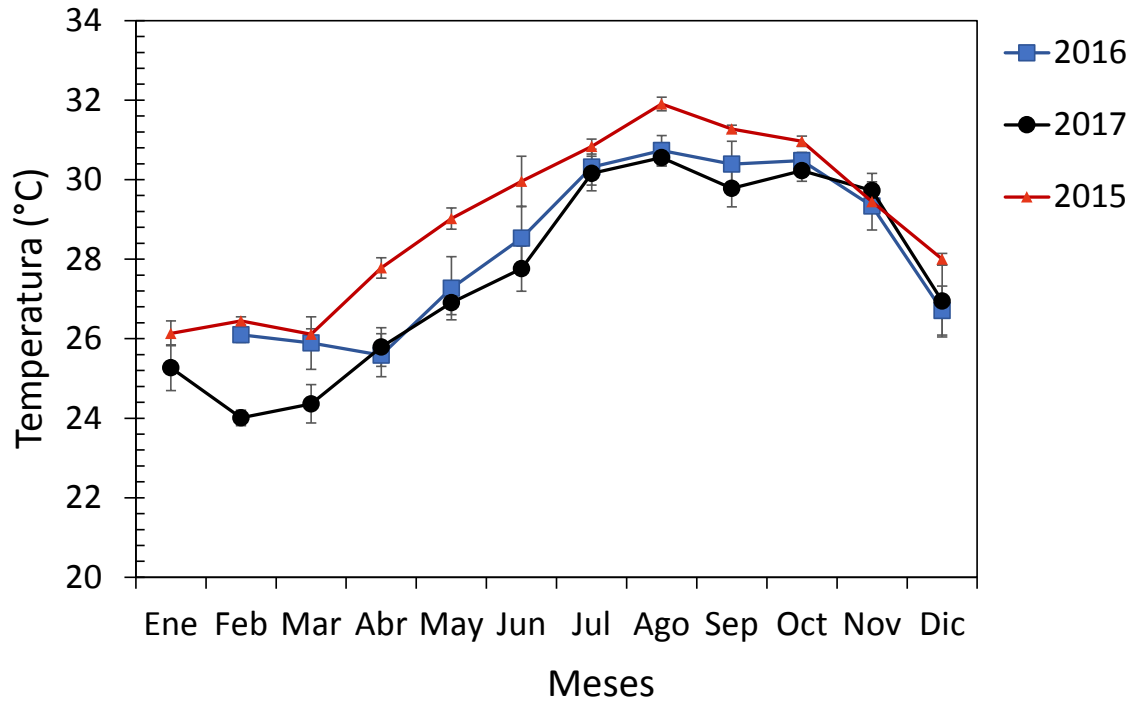


Figura 15. Temperatura mensual promedio (\pm DE) de la superficie del mar (TSM) durante el periodo 2015-2017. Los datos del 2016-2017 fueron obtenidos en el sitio de estudio y los del 2015 a través de información satelital.

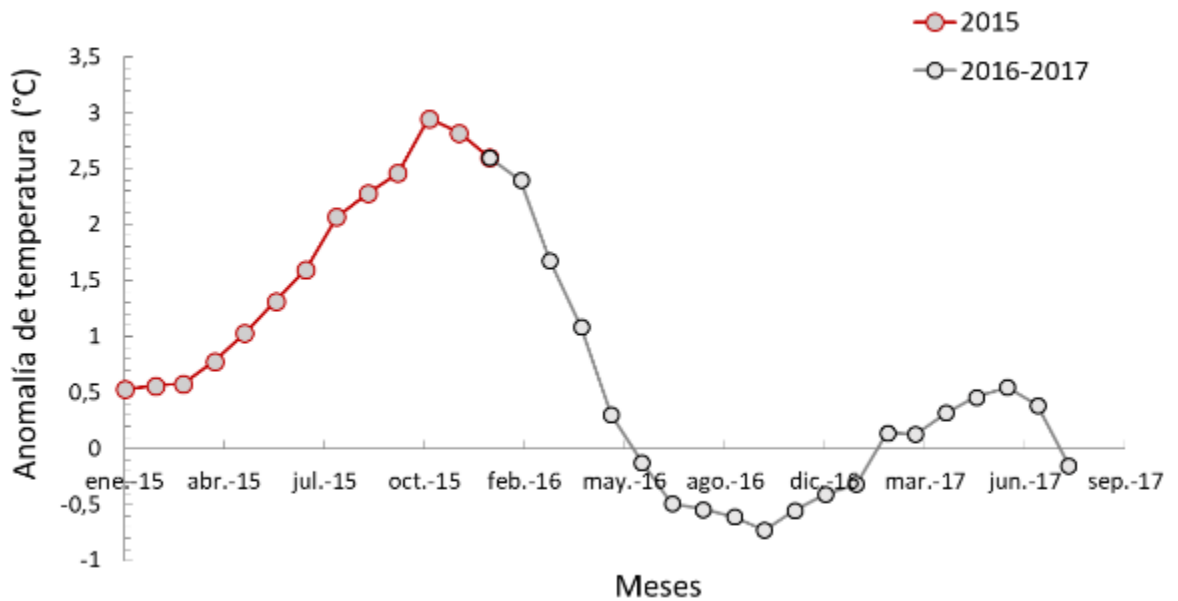


Figura 16. Anomalías de temperatura de la región 3.4 basado en el Oceanic Niño Index (ONI). Fuente: <http://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/indices/sstoi.indices>.

3.6 Revisión sistemática de la literatura

El resultado de la búsqueda literatura en Web of science, fue de un total de 85 artículos. De estos, 46 estudios se descartaron por no cumplir con uno o más criterios de selección. De los 39 restantes, 24 fueron descartados por no contener información de los parámetros de crecimiento. Quedando solamente 7 artículos de los 85, a incluir en el análisis. De manera paralela se identificaron 6 registros adicionales a través de las referencias citadas en los 7 artículos seleccionados. Por lo cual se incluyeron en total 13 artículos en el presente análisis (Figura 17). La información extraída de cada artículo se detalla en la Tabla 6.

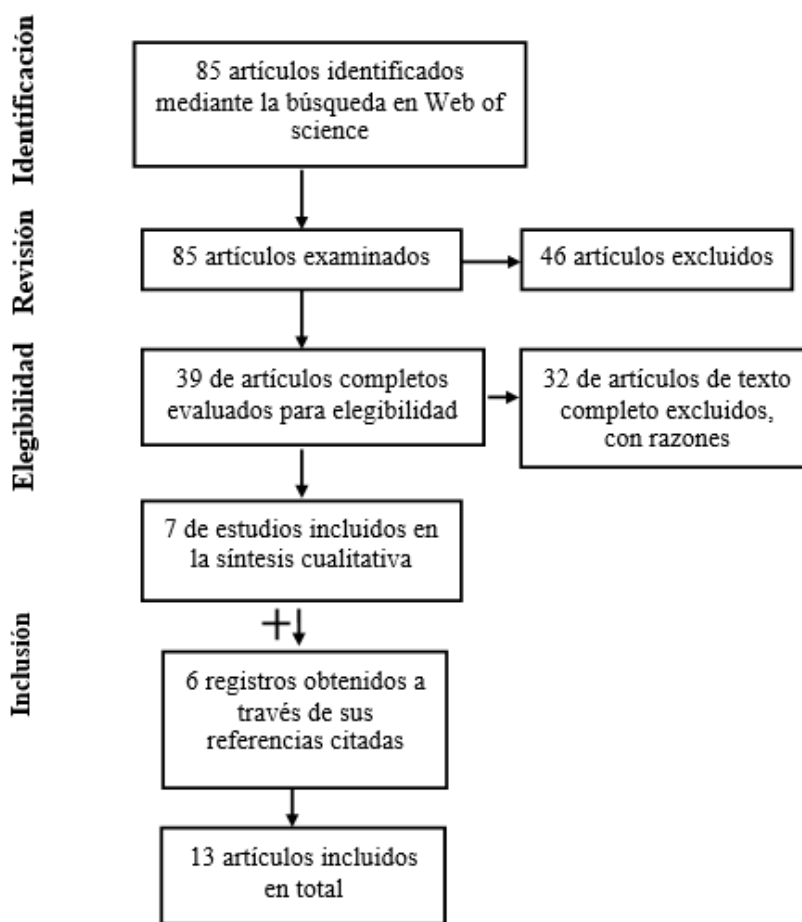


Figura 17. Diagrama de flujo del proceso del filtrado través de las diferentes fases de la revisión sistemática. Modificado de Liberati *et al.* 2009.

Tabla 6. Promedio de los parámetros de crecimiento de *Pocillopora*, con valores mínimos y máximos en paréntesis (rangos), reportados en la literatura para el POT durante condiciones ENOS y neutras, basados en el índice Oceanic Niño Index 3.4 (ONI). Las referencias resaltadas con un asterisco (*) corresponden a registros adicionales identificados a través de las referencias citadas en los 7 artículos seleccionados.

Especie	Localidad	Periodo de estudio	Intensidad ENOS	Densidad (g cm ⁻³)	Extensión lineal (cm año ⁻¹)	Calcificación (g cm ⁻² año ⁻¹)	Referencia
<i>Pocillopora spp.</i>	Pacífico central mexicano	2016-2017	Niña débil-Pos Niño extremo	2.28 (1.65-3.88)	1.9 (0.35-3.06)	4.41 (0.78-10.22)	Presente estudio
<i>P. damicornis</i>	Pacífico central mexicano	2010-2011	Niña fuerte	2.22 (2.09-2.36)	2.31 (2.14-2.47)	5.62 (5.29-5.96)	(Tortolero-Langarica et al., 2017b)
<i>P. damicornis</i>	Pacífico central mexicano	2012-2013	Neutro	1.68 (1.36-1.99)	3.73 (3.21-4.25)	5.99 (4.87-7.11)	(Tortolero-Langarica et al., 2017b)
<i>P. verrucosa</i>	Pacífico central mexicano	2010-2011	Niña fuerte	2.15 (1.97-2.34)	2.69 (2.50-2.89)	5.82 (5.66-6.05)	(Tortolero-Langarica et al., 2017b)
<i>P. verrucosa</i>	Pacífico central mexicano	2012-2013	Neutro	1.66 (1.52-1.79)	3.69 (3.29-4.09)	6.10 (5.37-6.82)	(Tortolero-Langarica et al., 2017b)
<i>P. capitata</i>	Pacífico central mexicano	2010-2011	Niña fuerte	2.08 (1.94-2.21)	2.31 (2.01-2.69)	4.81 (4.50-5.12)	(Tortolero-Langarica et al., 2017b)
<i>P. capitata</i>	Pacífico central mexicano	2012-2013	Neutro	1.44 (1.14-1.73)	3.93 (3.35-4.50)	5.31 (4.23-6.39)	(Tortolero-Langarica et al., 2017b)
<i>P. verrucosa</i>	Pacífico sur mexicano	2010-2013	Niña fuerte/Neutro	1.47	3.42	5.04	(Medellín-Maldonado et al., 2016)
<i>P. capitata</i>	Pacífico sur mexicano	2010-2013	Niña fuerte/Neutro	1.67	2.92	4.87	(Medellín-Maldonado et al., 2016)
<i>P. damicornis</i>	Pacífico sur mexicano	2010-2013	Niña fuerte/Neutro	1.78	2.94	5.23	(Medellín-Maldonado et al., 2016)
<i>Pocillopora sp.</i>	Atolón Clipperton	1988-1993		-	2.54 (1.85-3.45)	-	(Glynn et al., 1996)
<i>P. elegans</i>	Palmitas, Costa Rica	1996-1997	Niña moderada/Neutro	-	4.12 (2.9-5.3)	-	(Jiménez y Cortés, 2003)
<i>P. elegans</i>	San Pedrito, Costa Rica	1996-1997	Niña moderada/Neutro	-	4.38 (3.4-6.1)	-	(Jiménez y Cortés, 2003)

Especie	Localidad	Periodo de estudio	Intensidad ENOS	Densidad (g cm ⁻³)	Extensión lineal (cm año ⁻¹)	Calcificación (g cm ⁻² año ⁻¹)	Referencia
<i>P. elegans</i>	Huevos, Costa Rica	1991-1992	Niño fuerte	-	5.21 (3.6-6.72)	-	(Jiménez y Cortés, 2003)
<i>P. damicornis</i>	Palmitas, Costa Rica	1996-1997	Niña moderada/Neutro	-	5.31 (4.9-6.1)	-	(Jiménez y Cortés, 2003)
<i>P. damicornis</i>	San Pedrito, Costa Rica	1996-1997	Niña moderada/Neutro	-	3.8 (2.8-4.9)	-	(Jiménez y Cortés, 2003)
<i>P. damicornis</i>	Huevos, Costa Rica	1991-1992	Niño fuerte	-	6.68 (4.68-7.56)	-	(Jiménez y Cortés, 2003)
<i>P. meandrina</i>	Palmitas, Costa Rica	1996-1997	Niña moderada/Neutro	-	3.42(1.8-4.6)	-	(Jiménez y Cortés, 2003)
<i>P. meandrina</i>	San Pedrito, Costa Rica	1996-1997	Niña moderada/Neutro	-	4.46(3.4-5.6)	-	(Jiménez y Cortés, 2003)
<i>P. eydouxii</i>	Palmitas, Costa Rica	1996-1997	Niña moderada/Neutro	-	3.08 (2.1-3.9)	-	(Jiménez y Cortés, 2003)
<i>P. inflata</i>	San Pedrito, Costa Rica	1996-1997	Niña moderada/Neutro	-	3.15(2.0-4.4)	-	(Jiménez y Cortés, 2003)
<i>P. damicornis</i>	Golfo de Chiriquí, Panamá	2003-2004	Neutro	2.05 (1.92–2.17)	2.82 (2.44–3.12)	5.75 (5.27–6.65)	(Manzello, 2010)
<i>P. damicornis</i>	Golfo de Chiriquí, Panamá	2005-2006	Niña débil	2.01 (1.83–2.24)	2.75 (2.40–3.30)	5.50 (4.92–5.92)	(Manzello, 2010)
<i>P. damicornis</i>	Isla Gorgona, Colombia	junio-diciembre 2012	Neutro	1.7	1.89	3.16	(Lizcano-Sandoval et al., 2018)
<i>P. damicornis</i>	Isla Gorgona, Colombia	abril-diciembre 2012	Neutro/Niño débil	-	2.7	-	(Palacios et al., 2014)
<i>P. damicornis</i>	Golfo de Panamá, Panamá	1971–1974	Niño Fuerte	-	3.08 (2.55–3.61)	-	(Glynn, 1977)*

Especie	Localidad	Periodo de estudio	Intensidad ENOS	Densidad (g cm ⁻³)	Extensión lineal (cm año ⁻¹)	Calcificación (g cm ⁻² año ⁻¹)	Referencia
<i>P. damicornis</i>	Golfo de Chiriquí, Panamá	1972–1974	Niño Fuerte/Niña	-	3.86 (3.39–4.33)	-	(Glynn, 1977)*
<i>P. damicornis</i>	Onslow, Galápagos	1975	Niña Fuerte	-	2.24	-	(Glynn et al., 1979)*
<i>P. damicornis</i>	Isla del Caño, Costa Rica	1985-1987	Niño Fuerte	-	3.46 (2.13-4.37)	-	(Guzmán y Cortés, 1989)*
<i>P. damicornis</i>	Isla del Caño, Costa Rica	1985-1987	Niño Fuerte	-	2.98 (1.73-3.81)	-	(Guzmán y Cortés, 1989)*
<i>P. elegans</i>	Isla del Caño, Costa Rica	1985-1987	Niño Fuerte	-	3.48 (2.45-3.86)	-	(Guzmán y Cortés, 1989)*
<i>P. elegans</i>	Isla del Caño, Costa Rica	1985-1987	Niño Fuerte	-	3.17 (1.93-3.68)	-	(Guzmán y Cortés, 1989)*
<i>P. damicornis</i>	Golfo de Chiriquí, Panamá	1989-1990	Neutro	-	3.32 (3.17-3.47)	-	(Eakin, 1996)*
<i>P. damicornis</i>	Golfo de Papagayo, Costa Rica	1997-1997	Neutro	-	4.55 (2.80-6.10)	-	(Guzman y Cortés, 1993)*
<i>P. damicornis</i>	Isla Gorgona, Colombia	1985	Niña débil-Pos Niño extremo	-	2.36	-	(PrahI, 1986b)*

Capítulo 4. Discusiones

La tasa de extensión lineal del género *Pocillopora* spp. obtenida en el presente estudio es relativamente baja (1.89 cm año^{-1}), comparada con el crecimiento de diferentes morfo-especies pertenecientes al género *Pocillopora* durante otros eventos de anomalías térmicas en el POT (ver referencias Tabla 6). Para fines comparativos de esta investigación se asume que las diferencias morfológicas de *Pocillopora* (morfo-especies) no suponen diferencias genéticas, sino a la plasticidad fenotípica del género (Paz-García, Aldana-Moreno, et al., 2015; Paz-García, Hellberg, et al., 2015). El bajo crecimiento reportado en este estudio puede deberse a que el crecimiento del género *Pocillopora* fue evaluado durante un periodo ENOS-niña débil (2016-2017) inmediatamente después de haber ocurrido el fuerte ENOS del 2015-2016. El cual es considerado el más fuerte en la historia (Schiermeier, 2015) y por supuesto, de mayor intensidad en comparación con los Niños anteriores de 1982-1983 y 1997-1998 (Coria-Monter et al., 2018; Lough et al., 2018). Sin embargo, un tema que resurge en investigaciones recientes es el papel desempeñado por el tamaño de la colonia de coral ante la exposición a anomalías de temperaturas (Edmunds y Burgess, 2018a, 2018b). Nuestros resultados respaldan la hipótesis de que hay diferencias en las respuestas en la tasa de extensión lineal entre tamaños de la colonia; no obstante, sugerimos profundizar con mayor detalle tanto en los procesos fisiológicos que involucra la relación alga-coral, como en las propiedades emergentes del tamaño de la colonia de coral sobre el crecimiento coralino, durante eventos de anomalías térmicas.

4.1 Crecimiento de *Pocillopora* durante un evento oceanográfico anómalo como es el caso de una Niña débil, inmediatamente posterior a un evento extremo ENOS-El Niño 2015-2016.

El presente trabajo evidencia valores bajos en la tasa de extensión lineal del género *Pocillopora* spp. (1.89 cm año^{-1}), la cual es inferior a las reportadas por diversos autores a lo largo del POT (Tabla 6), exceptuando un trabajo recientemente publicado por Lizcano-Sandoval *et al.* (2018), donde reportan una tasa de crecimiento igual (1.89 cm año^{-1}), para *P. damicornis*, en la isla Gorgona (Colombia). Sin embargo, sus resultados fueron obtenidos durante un periodo de tres meses (junio-

diciembre del 2012), lo que implica el uso de un método de extrapolación para obtener el crecimiento en un año, pudiendo generar un sesgo en las estimaciones obtenidas. No obstante, al comparar los resultados de este estudio con otras investigaciones que reportan una similar extensión lineal para *Pocillopora* en el POT, como es el caso de *P. damicornis*, con 2.24 cm año^{-1} en 1975 (Glynn et al., 1979); así como también para *P. damicornis* y *P. capitata*, en ambos casos con 2.31 cm año^{-1} , durante el periodo 2010-2011 (Tortolero-Langarica et al., 2017b), se observa que nuestros resultados de extensión lineal fueron entre un 16 y un 18% más bajos. Sin embargo, el presente estudio presentó un evento de anomalía térmica fase “ENOS- Niña débil” y los dos estudios mencionados con anterioridad fueron llevados a cabo bajo una condición “ENOS- Niña fuerte”. Por otra parte, según el reporte de extensión lineal (2.75 cm año^{-1}) realizado por Manzello (2010) para *P. damicornis* durante una condición “ENOS-Niña débil”, se evidencia que la extensión lineal obtenida para *Pocillopora* en las islas Marías fue un 32% más baja. Esto puede ser debido a la condición particular a la que estuvieron sometidos los corales en las islas Marías, la cual corresponde a una condición “ENOS- Niña débil”, inmediatamente posterior a evento extremo durante 2015-2016 “ENOS-Niño fuerte”, el cual es considerado como la anomalía térmica positiva más extrema en toda la historia (Hughes et al., 2018; Lough et al., 2018; Schiermeier, 2015), pudo haber afectado significativamente el crecimiento coralino, de manera superior que una condición “ENOS Niña débil” de manera individual.

A nivel regional, en el POT, Prah (1986) evaluó el crecimiento de *P. damicornis* en la isla Gorgona (Colombia), durante la condición “ENOS- Niña débil”, dos años después de haber ocurrido El Niño de 1982-1983; cuya extensión lineal fue de 2.31 cm año^{-1} . No obstante, la extensión lineal reportada en nuestro trabajo fue un 20% más baja que la obtenida en 1985 en la isla Gorgona (Colombia). Esto puede deberse a que el periodo evaluado en las islas Marías fue inmediatamente después de la anomalía térmica del 2015-2016, lo que implica posiblemente que los corales de las islas Marías tuvieron menos tiempo para recuperarse, antes de ser evaluado su crecimiento (Hofmann y Todgham, 2010). Sin embargo, después de un evento estresante, la recuperación de la tasa de extensión lineal de los corales dependerá del grado de resiliencia que posean para reponerse ante un evento climático fuerte. Por ello los corales de diferentes lugares podrían responder de manera diferencial y particular, ante un mismo evento climático estresante (Carilli et al., 2009; Middlebrook et al., 2008).

Los corales en las islas Marías durante el periodo estudiado posiblemente estuvieron sometidos a un fuerte estrés fisiológico, originado por una rápida transición de un evento extremo ENOS de altas temperaturas (2015-2016), a condiciones La Niña, de baja temperatura (2016-2017) (Glynn et al., 2015). Este shock térmico precisa un proceso de aclimatación (Mayfield et al., 2013; Poli et al., 2017) y por ende un elevado gasto energético por parte de los corales que le permita reestablecer su fisiología a nuevas condiciones ambientales (Gates y Edmunds, 1999; Koehn y Bayne, 1989). Una exposición prolongada a altas temperaturas como fue el Niño del 2015-2016, da como resultado una inhibición de la fotosíntesis realizada por las zooxantelas (Jones et al., 1998; Smith et al., 2005). Promoviendo con ello una disminución en la concentración de clorofila *a* (*Chla*) y en el rendimiento del fotosistema II de los simbioses (Jones et al., 1998; Mayfield et al., 2013). Así mismo, a medida que aumenta el tiempo de exposición a estas condiciones anómalas, es posible que se presente como proceso subsiguiente, una disrupción de la relación alga-coral. En la cual los corales expulsan parte de sus simbioses, ocasionando una disminución de proteínas y carotenos en los tejidos de los corales (D’Croze y Maté, 2004; Glynn y D’Croze, 1990). Este estrés fisiológico se conoce como blanqueamiento coralino y se traduce en una reducción de la energía disponible para los corales (Cantin et al., 2010; Glynn et al., 1985; Jokiel y Coles, 1990; Lesser et al., 1990), lo cual está directamente relacionado con una disminución de la energía destinada a la esqueletogénesis (Cantin et al., 2010; Jokiel y Coles, 1977) y a la reproducción (Baird y Marshall, 2002; Jokiel y Guinther, 1978); y por el contrario, con una redistribución de la inversión de la misma para aclimatarse y sobrevivir (Gates y Edmunds, 1999; Koehn y Bayne, 1989). Un ejemplo de ello es que se destina parte de su energía en realizar actividades antimicrobianas, que impidan la colonización microorganismos patógenos, debido a que los corales estresados son más susceptibles a ser infectados (Lesser et al., 2007; Rozenblat y Rosenberg, 2004).

La relación positiva que existe entre la tasa de calcificación y extensión ($R^2 \sim 0.8$) (Fig. 3a), y entre la tasa de calcificación y la densidad ($R^2 \sim 0.5$) (Fig. 3b), corrobora la idea que *Pocillopora* invierte sus recursos en mayor medida en extender su esqueleto que en hacerlos más densos (Carricart-Ganivet, 2007; Carricart-Ganivet y Merino, 2001). Asimismo, la tendencia lineal positiva entre el volumen de las colonias con la extensión lineal y la tasa de calcificación (Figura 11a-b); y la tendencia lineal negativa entre el diámetro de las ramas y el volumen de las colonias (Figura 11c-d), sugieren que los estadios tempranos de *Pocillopora* priorizan la necesidad de ganar espacio, invirtiendo en tener ramas de mayor diámetro antes de extenderlas en longitud, lo cual es coherente con lo encontrado

por Lizcano-Sandoval et al. (2018) para *P. damicornis* en la isla Gorgona (Colombia); o bien, el grosor de las ramas es producto de la velocidad de las corrientes locales, como lo descrito por Paz-García et al. (2015a), donde a mayor velocidad de las corrientes, las colonias presentan ramas más gruesas y a menor velocidad, ramas más delgadas.

Las respuestas de los parámetros de crecimiento de *Pocillopora* en las islas Marías durante una condición “ENOS- Niña débil” inmediatamente posterior a una condición “ENOS-Niño fuerte”, puede sugerir que el patrón de bajo crecimiento también se haya presentado a nivel de las comunidades arrecifales a lo largo del POT (Guzman y Cortés, 1993; Manzello, 2010). Sin embargo, el proceso de aclimatación a condiciones térmicas anómalas a lo largo del POT depende en gran medida de la adaptación previa que tengan los corales; ya que los corales ubicados en zonas expuestas de manera frecuente a estrés térmico o a variaciones de temperatura, responden de manera diferencial a aquellos que se encuentran ubicados en zonas donde no se presentan dichas variaciones (Middlebrook et al., 2008; Poli et al., 2017).

D’Croz y Maté (2004) y Glynn y D’Croz (1990), reporta para *P. damicornis* en el golfo de Panamá (Panamá), que las colonias coralinas sujetas frecuentemente a cambios de temperatura debido a la surgencia, son más sensibles a eventos El Niño que las colonias expuestas a condiciones locales permanentes de temperatura a lo largo del tiempo. En contraposición, Mayfield et al. (2013) obtuvo a nivel experimental todo lo contrario para *P. damicornis* en el sur de Taiwan. Esto sugiere que la influencia de la adaptación previa sobre la respuesta frente a anomalías de temperatura no está totalmente clara; posiblemente una pieza clave para la comprensión de estas respuestas esté relacionada con la diversidad genotípica de los corales en las áreas de surgencia y no surgencia (D’Croz et al., 2003; D’Croz y Maté, 2004) y específicamente con el tipo, intensidad y duración del evento anómalo al que han sido expuestos las colonias coralinas.

Sin embargo, un aspecto importante para tener en cuenta en el crecimiento de *Pocillopora* es el papel desempeñado por el genotipo de *Symbiodinium* (clados). Ciertos clados del género *Symbiodinium* son más resistentes al estrés térmico que otros (Baker, 2003; Rowan, 2004). La tolerancia del simbiote a condiciones térmicas anómalas, garantiza el aprovisionamiento de productos fotosintéticos de las algas al coral, proporcionando la energía requerida por su hospedero (Cunning et al., 2015; Little et al., 2004). Los clados con una amplia tolerancia térmica proveen alta

resiliencia a los corales y su posterior recuperación ante eventos de estrés térmico y blanqueamiento (Baker, 2003; Cunning et al., 2015). Influyendo decisivamente en la respuesta del coral ante eventos anómalos de temperatura (Berkelmans y Van Oppen, 2006; Lajeunesse et al., 2010).

Lajeunesse et. al. (2010) reportaron para Bahía de Banderas (Jalisco – Nayarit), muy cerca de las islas Marías (~100 km), que el género *Pocillopora* presenta el clado D de *Symbiodinium*, el cual se caracteriza por ser muy tolerante al estrés térmico (Rowan, 2004), pero con la desventaja de influir en un lento crecimiento del coral (Cunning et al., 2015). La presencia del clado D en Bahía de Banderas puede deberse a la frecuente presión ambiental y/o periodos de blanqueamiento, a la que ha estado sometido el género *Pocillopora* en esta zona a lo largo del tiempo (Pérez-Vivar et al., 2006), lo que le ha ocasionado la necesidad de adaptarse e incluir el clado D en su tejido (Lajeunesse et al., 2010). Debido a la proximidad geográfica entre las islas Marías y Bahía de Banderas emerge la hipótesis de la presencia del clado D en el género *Pocillopora* en las islas Marías, lo cual puede explicar el bajo crecimiento obtenido en el presente estudio. No obstante, un punto importante a aclarar es que en nuestro trabajo no se realizó estudios genéticos que corroboren la identidad del clado de *Symbiodinium* presente en las colonias analizadas. Por ello se deben realizar investigaciones genéticas para corroborar la presencia de los diferentes clados en los corales de las islas Marías.

Sin embargo, a pesar del bajo crecimiento reportado para el género de coral *Pocillopora* en las islas Marías, su tasa de extensión lineal sigue siendo superior en comparación con otras especies de corales constructores de arrecifes en el POT, como es el caso de *Porites* y *Pavona* (Cabral-Tena et al., 2013; Guzman y Cortés, 1993; Medellín-Maldonado et al., 2016). Lo que significa que *Pocillopora* continúa siendo el género de coral con mayor tasa de crecimiento en el POT. Aunque su susceptibilidad a cambios bruscos de temperatura, lo sitúa en una condición preocupante bajo escenarios de eventos ENOS más fuertes y más frecuentes, tal como se prevén que sucedan en las próximas décadas (IPCC, 2007; Schiermeier, 2015).

4.1.2 Evaluando el efecto del tamaño de las colonias sobre el crecimiento del coral *Pocillopora*.

El tamaño de la colonia coralina modificó la respuesta de los parámetros de crecimiento y la producción de carbonato de calcio de los corales del género *Pocillopora*. Las colonias de mayor tamaño (≥ 10 cm *d*_{mayor}) mostraron un crecimiento más elevado que las colonias pequeñas (≤ 10 cm *d*_{mayor}), alrededor de un 16% en extensión lineal y un 13.3% en la tasa de calcificación. En cuanto a la densidad del esqueleto, las colonias pequeñas mostraron una densidad un 2% superior en comparación con las colonias grandes. Sin embargo, solo la extensión lineal mostró diferencias estadísticas entre los tamaños de colonias evaluados ($FB_{10} = 7.7$; $error = 2.07e^{-4}$). Estos resultados son similares a los reportados por Lizcano-Sandoval *et. al.* (2018), quienes evaluaron la respuesta de los parámetros de crecimiento, en función de diferentes tamaños de fragmentos de *P. damicornis* en el Pacífico de Colombia. Sus resultados evidencian que los fragmentos grandes (~7cm alto), tuvieron una mayor extensión lineal y una mayor tasa de calcificación, cerca de un 75% y 80%, en comparación con los fragmentos pequeños (~2-4 cm alto), respectivamente. Sin embargo, la densidad del esqueleto no presentó diferencias entre los tamaños de fragmentos.

Por otra parte, nuestros resultados no coinciden con los reportados para *P. damicornis* en la isla Coconut (Hawái) durante el ENOS de 1983, donde la extensión lineal es independiente del tamaño de la colonia (Kinzie y Sarmiento, 1986). Kinzie y Sarmiento (1986) sugieren que el crecimiento de *P. damicornis* en función del tamaño de la colonia, posiblemente responde a patrones biogeográficos, lo cual significa que es posible que existan eventualmente lugares donde el tamaño de la colonia influya en el crecimiento y lugares donde no tenga ningún efecto. Asimismo, la inexistencia de diferencias estadísticas en la tasa de calcificación entre los tamaños evaluados difieren con recientes trabajos realizados fuera del POT, en los cuales se ha evidenciado que la calcificación de colonias completas de *Pocillopora verrucosa* está directamente relacionada con el tamaño de la colonia (Edmunds y Burgess, 2018a, 2018b), lo que significa que colonias grandes calcifican a una mayor tasa (mg día^{-1}) que las colonias pequeñas; a pesar de que la calcificación por unidad de área de tejido ($\text{mg cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$) es más rápida en las colonias pequeñas.

Debido a que la energía de los corales es principalmente obtenida por parte de las zooxantelas, y por ende de la fotosíntesis, se puede pensar que posiblemente existe una diferencia entre los

resultados de los procesos fisiológicos realizados por las zooxantelas, que viven en simbiosis con pequeños y con grandes corales. Jokiel y Morrissey (1986) evaluaron el efecto del tamaño de la colonia coralina sobre la producción primaria de *P. damicornis*, encontrando que: i) la constante de saturación de la luz, ii) la producción de oxígeno, y iii) la eficiencia de la producción de clorofila por unidad de área, aumentan con el tamaño de las colonias. Concluyendo que, a un mayor tamaño de la colonia, hay una mayor producción primaria (proteínas, ácidos nucleicos, lípidos) generada por las zooxantelas, y por lo tanto una mayor cantidad de energía disponible para el coral. Por ello, los corales de mayor tamaño tienen energía suficiente para emplearla principalmente en su metabolismo basal, y además para invertir la energía restante, en crecer y/o reproducirse (Jokiel y Morrissey, 1986). Esta hipótesis es apoyada por la relación positiva que existe entre el tamaño de la colonia coralina con su sobrevivencia (Lizcano-Sandoval et al., 2018). El hecho de que todos los pólipos de una colonia coralina estén permanentemente comunicados por la gastrodermis (Tresguerres et al., 2017), significa que la respuesta a una determinada condición ambiental, dependerá del tamaño que tenga la colonia en ese momento, debido a que una mayor cantidad de tejido coralino potencialmente producirá una mayor cantidad de energía, y por ende una mayor sobrevivencia y crecimiento (Jokiel y Morrissey, 1986).

Otro mecanismo alternativo de adquisición de energía por parte de los corales es la heterotrofia, en la cual los pólipos del coral capturan zooplancton del medio acuático, y suplen parte de sus requerimientos energéticos (Grottoli et al., 2006; Muscatine et al., 1981). Sin embargo la capacidad o eficiencia de la captura del zooplancton podría ser potencialmente distinta entre las colonias coralinas de diferentes tamaños (Edmunds y Burgess, 2018b), y depender del número, tamaño y ubicación de los pólipos por tamaño de la colonia (Porter, 1976). Los tentáculos de los pólipos de las colonias grandes podrían ser potencialmente más largos que los de las colonias pequeñas y esto influiría en la cantidad de alimento que pueden capturar (Wellington, 1982). Asimismo la captura de zooplancton está determinada tanto por el desempeño de los pólipos, en relación con la velocidad del flujo de agua que penetra dentro de la colonia, como por el tiempo de permanencia del agua dentro de la colonia (Sebens y Johnson, 1991). En colonias con una mayor complejidad estructural y tridimensionalidad, la velocidad de flujo dentro de la estructura coralina es menor y el tiempo de permanencia del agua dentro de la colonia es mayor; por lo cual los pólipos tendrían en teoría más tiempo para capturar sus presas (Kaandorp et al., 2003; Sebens y Johnson, 1991).

Por otra parte, el tamaño de un organismo afecta la cantidad de energía, la historia de vida, la competencia, sobrevivencia, entre otros aspectos (Sebens, 1987). Sin embargo, en invertebrados coloniales donde no es posible determinar el tamaño final al que llega el organismo, como es el caso de los corales, comúnmente se supone que su crecimiento no es afectado por propiedades particulares del tamaño de la colonia (Edmunds y Burgess, 2018b). Sin embargo, un interesante campo para realizar investigaciones futuras es profundizar en las respuestas de los procesos fisiológicos de los corales ante diferentes tamaños de la colonia coralina durante eventos de anomalías térmicas. Ya que en la actualidad son muy pocos los estudios que sitúan al crecimiento coralino en función del tamaño de la colonia, y en general se ha evaluado el crecimiento sin diferenciar entre colonias grandes y pequeñas (Glynn, 1977; Glynn et al., 1979; Guzmán y Cortés, 1989; Medellín-Maldonado et al., 2016; Prah, 1986a; Tortolero-Langarica et al., 2017b).

Esto posiblemente es un error, debido a que se estaría: i) subestimando el efecto evaluado, en el caso de tomar muestras de sólo colonias grandes (≥ 10 cm de diámetro); o ii) sobreestimando el efecto, si solo se toman muestras de colonias pequeñas (≤ 10 cm de diámetro). Debido a que el papel que desempeña el tamaño de la colonia sobre el crecimiento coralino requiere un mayor desarrollo y análisis de lo que se presenta en este trabajo, se pone en evidencia la necesidad de desarrollar a lo largo del POT, investigaciones con experimentos cuidadosamente diseñados sobre el crecimiento de *Pocillopora* donde se incluya el tamaño de las colonias, para conocer con más profundidad cómo es su respuesta fisiológica ante estadios ontogenéticos, en relación con factores ambientales estresantes.

4.2 Volumen Ecológico

La superior proporción del incremento neto del diámetro menor (41%) en comparación con el diámetro mayor (28%) y la altura (29%) en las colonias del género *Pocillopora*, evidencia que el crecimiento de sus dimensiones es realizado a diferentes tasas, lo cual pone de manifiesto que a pesar que los corales son organismos modulares no evaden las restricciones impuestas por la alometría (Vollmer y Edmunds, 2000). Estos resultados son coherentes con los reportados por Mbije et al. (2009), donde se reporta que el incremento del diámetro de las colonias estuvo un 22% por

encima de la altura; y por Tortolero—Langarica et al. (2019), quienes evidencian diferencias cerca de un 50% en el incremento del diámetro mayor con respecto a la altura, y al diámetro menor.

En cuanto al VE del género de coral *Pocillopora*, este incrementó aproximadamente en un 220% durante el año de estudio. Inferior a lo reportado por Tortolero-Langarica et al. (2019) para las islas Marietas (México) durante el 2013-2014, el cual fue de 418%. Esto puede deberse a que el periodo evaluado por Tortolero-Langarica et al. (2019), no estuvo precedido por fuertes anomalías térmicas, así como tampoco correspondió a un evento ENOS, significando buenas condiciones para el crecimiento de las colonias de *Pocillopora*. No obstante, Tortolero-Langarica et al. (2019) reportan una leve tendencia negativa del VE durante temperaturas $>31^{\circ}\text{C}$ grados, y, por el contrario, una tendencia positiva durante condiciones óptimas de temperatura ($26\text{--}29^{\circ}\text{C}$). Esto corrobora el hecho de que las condiciones de temperatura modulan el incremento del VE para el género *Pocillopora*, de manera coherente como sucede con sus parámetros de crecimiento (Manzello, 2010; Prah, 1986a; Tortolero-Langarica et al., 2017a).

Por otra parte, Mbije et al. (2009) evaluaron para *P. verrucosa* el incremento del VE durante 9 meses en las islas Chumbe y Mafia (Tanzania); durante los primeros 5 meses el VE incrementó en promedio 8 veces. En contraste, el incremento del VE en los últimos cuatro meses fue muy rápido, las colonias acrecentaron el VE con respecto a su volumen inicial en promedio unas 58 veces. Los resultados de Mbije et al. (2009) apoyan la hipótesis de que existe una influencia de variables ambientales en el incremento del VE, que en su caso no fueron evaluadas, i.e. temperatura, y/o que las diferencias se deban a características intrínsecas de la colonia coralina, i.e. tamaño, clado del simbionte, entre otras. Asimismo, los valores superiores reportados por Mbije et al. (2009), en relación con nuestros resultados, pueden deberse posiblemente a que existan diferencias entre las zonas biogeográficas donde se realizaron las investigaciones, en la historia de vida de las colonias, y/o a diferencias en las respuestas de las colonias, debido a los diferentes tamaños de colonias empleados en ambas investigaciones.

4.3 Producción anual de carbonato de calcio

En términos de producción de carbonato de calcio efectuada por corales del género *Pocillopora*, la estimación obtenida en este estudio ($0.96 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), es inferior en un 90% y en un 68%, a las reportadas en la última década para arrecifes ubicados en el POT, por Cabral-Tena et al. (2018) y Tortolero-Langarica et al. (2019), respectivamente. En este contexto de baja producción de carbonato de calcio, resulta comprometida la comunidad arrecifal a largo plazo, su mantenimiento, sus rasgos funcionales, su estabilidad, e indirectamente la biodiversidad asociada a estos ecosistemas (Cabral-Tena et al., 2018).

Por otra parte, para el año 1989, posterior al periodo el Niño de 1982-1983, Eakin (1996) reportó una producción de carbonato de calcio por parte de *Pocillopora* de $5.5 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, para el arrecife Uva (Panamá), siendo en un 86% superior a nuestros resultados. Estos valores bajos de carbonato de calcio el arrecife Uva (Panamá), se deben al estado vulnerable en que se encontraba el arrecife luego de haber sufrido blanqueamiento y mortalidad durante 1982-1983, así como también por el incremento de la actividad de erosión de erizos y de la infauna. Eakin (1996) reporta que la producción total de carbonato de calcio a nivel arrecifales disminuyó abruptamente en un 156%, en comparación con años anteriores al Niño del 1982-1983.

Sin embargo, la baja producción de carbonato de calcio reportada en el presente estudio, posiblemente es el resultado de incluir en la fórmula matemática, la morfología ramificada de los corales y el número de ramas por área (González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018). Ya que si no se tiene en cuenta el diámetro y el número de ramas, y solamente se incluye la tasa de calcificación por el porcentaje de cobertura, los resultados de producción obtenidos en este estudio serían ocho veces mayor ($\sim 7.88 \pm 2.3 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$). Sin embargo, aún sin incluir la morfología de los corales, la producción de las islas Marías sería en un $\sim 20\%$ inferior a la reportada por Tortolero-Langarica et al. (2019) para el género *Pocillopora*, durante un evento de anomalía térmica negativa en las islas Marietas (México); y en $\sim 12\%$ inferior en comparación a la producción de carbonato de calcio reportada por Cabral-Tena et al. (2018) para *P. damicornis* y *P. verrucosa* durante un evento sin anomalía térmica.

No obstante, para los periodos de 1971-1974 y 1972-1974, Glynn (1977) reportó para el golfo de Panamá (Panamá), una producción de carbonato de calcio de $16 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y $20 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$,

respectivamente. Lo cual significa que nuestros resultados estuvieron en un ~51% por debajo de la producción de carbonato de calcio reportada para 1971-1974 y en un ~61% para el periodo de 1972-1974. Ambos periodos reportados por Glynn (1977) se relacionan en mayor medida con anomalías térmicas positivas.

Las explicaciones concernientes con la superioridad de la producción del género *Pocillopora* en el golfo de Panamá (Panamá), posiblemente se relacionen con: i) la condición climática particular de nuestro estudio la cuál influyó en la baja producción de carbonato de calcio, de una manera más fuerte que la condición Niña débil, relacionada con el periodo evaluado para la el golfo de Panamá (Panamá); ii) la cobertura del género *Pocillopora* en el golfo de Panamá supera en un 65% a las reportadas en el presente estudio; y iii) todas las colonias empleadas por Glynn (1977) tuvieron tamaños más grandes (10-15 cm *d*mayor) que las empleadas en el presente estudio; y actualmente se sabe que la producción de carbonato de calcio está influenciada por el tamaño de la colonia coralina (Eakin, 1996; Edmunds y Burgess, 2018a, 2018b).

Las comparaciones realizadas en los párrafos anteriores sugieren que la producción de carbonato de calcio a través del POT en periodos posteriores o durante una anomalía térmica, es muy variable, y depende de características locales particulares, como: estado y tamaño de las colonias, presencia de surgencias, adaptación a cambios de temperatura, entre otros (D’Croz y Maté, 2004; Mayfield et al., 2013). Esto indica que el efecto de una anomalía térmica sobre la producción de carbonato de calcio se debe estimar comparando las diferentes respuestas al estrés térmico en el mismo sitio de estudio; de lo contrario se puede subestimar o sobreestimar el efecto de la anomalía térmica estudiada. Para el caso de las islas Marías, el presente trabajo es el primer estudio que relaciona el crecimiento y la producción de carbonato de calcio por parte del género de coral *Pocillopora*, lo que significa que se tiene un solo dato de producción de carbonato de calcio del sitio, lo que impide realizar comparaciones adecuadas. Sin embargo, López-Pérez *et al.* (2015) reporta para las islas Marías durante el 2007, una cobertura coralina del género *Pocillopora* cerca del ~40%, más del doble de lo reportado para nuestro periodo de estudio, lo que sugiere que posiblemente la producción de carbonato de calcio haya disminuido en con respecto a la década pasada.

En cuanto a la estimación de la producción de carbonato de calcio en especies ramificadas mediante el producto de la tasa de calcificación por el porcentaje de cobertura, obviando la tridimensionalidad

de los corales y en muchas ocasiones el número de ramas por área genera un gran sesgo. Debido a que, en las especies ramificadas, en los espacios entre rama y rama no se está dando el proceso de calcificación. Por ello, al no tener en cuenta los espacios entre ramas se sobreestima la producción de carbonato de calcio.

La fórmula empleada en este estudio disminuye el sesgo en las estimaciones ya que incluye atributos morfológicos de las especies evaluadas (González-Barríos y Álvarez-Filip, 2018). Si la producción de *Pocillopora* se compara con la producción de especies ramificadas del Caribe mexicano, como es el caso del género *Acropora*, teniendo en cuenta su morfología, se muestra que en promedio nuestros resultados son 94% inferiores (González-Barríos y Álvarez-Filip, 2018). Para estimar el papel que desempeñan las especies de corales sobre la construcción y mantenimiento de arrecifes en el POT, se debe evaluar su aporte de carbonato de calcio teniendo en cuenta su morfología (González-Barríos y Álvarez-Filip, 2018), con el objetivo de identificar qué grupos de especies juegan un rol clave en el ecosistema arrecifal (Cabral-Tena et al., 2018; Medellín-Maldonado et al., 2016).

En coherencia con lo anteriormente mencionado es menester monitorear periódicamente el estado de la producción de carbonato de calcio a lo largo del POT, estableciendo un método definido a nivel regional que permita reevaluar el aporte de carbonato de calcio del género de coral *Pocillopora* y otras especies de coral en la construcción y mantenimiento de los arrecifes del POT, teniendo en cuenta la tridimensionalidad y complejidad del ecosistema (Alvarez-Filip et al., 2009).

Capítulo 5. Conclusiones

El bajo crecimiento del género de coral *Pocillopora* en las islas Marías (México) durante el periodo de estudio, posiblemente estuvo influenciado por la condición anómala de temperatura causada por el evento oceanográfico Niña débil, el cual fue inmediatamente posterior al fuerte Niño del 2015-2016

La baja producción de carbonato de calcio del género *Pocillopora*, quien se constituye como el género de mayor dominancia en las islas Marías y en el POT, sugiere que el aporte de carbonato de calcio destinado a procesos esenciales como lo son la construcción y mantenimiento de la comunidad arrecifal, están siendo disminuidos, lo cual compromete la funcionalidad y la estabilidad de los ecosistemas arrecifales.

El tamaño de la colonia influye en la tasa de extensión lineal del género de coral *Pocillopora*: las colonias clasificadas en este estudio como “grandes” tienen una tasa de extensión lineal superior en comparación a las colonias de tamaño “pequeño”.

Se recomienda realizar experimentos a nivel de laboratorio de los parámetros de crecimiento del género de coral *Pocillopora* donde se incluya el tamaño de la colonia coralina y la temperatura, para incrementar la precisión de las estimaciones.

Literatura citada

- Allemand, D., Tambutté, E., Zoccola, D., Tambutté, S. 2011. Coral calcification, cells to reefs. En Z. Dubinsky & N. Stambler (Eds.), *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. doi:10.1007/978-94-007-0114-4
- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Côté, I. M., Watkinson, A. R. 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: Region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1669), 3019–3025. doi:10.1098/rspb.2009.0339
- Baird, A. H., Marshall, P. A. 2002. Mortality Growth and Reproduction Corals GBR. *Marine Ecology Progress Series*, 237, 133–141.
- Baker, A. C. 2003. Flexibility and Specificity in Coral-Algal Symbiosis: Diversity, Ecology, and Biogeography of Symbiodinium. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 661–689. doi:10.1146/132417
- Barnes, D. J. 1970. Coral skeletons: an explanation of their growth and structure. *Science*, 170(3964), 1305–1308. de www.jstor.org/stable/1730509
- Barnes, D. J., Lough, J. M. 1992. Systematic variations in the depth of skeleton occupied by coral tissue in massive colonies of. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 159, 113–128.
- Berkelmans, R., Van Oppen, M. J. H. 2006. The role of zooxanthellae in the thermal tolerance of corals: A “nugget of hope” for coral reefs in an era of climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1599), 2305–2312. doi:10.1098/rspb.2006.3567
- Beron-Vera, F. J., Ripa, P. 2002. Seasonal salinity balance in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, 107(C8), 3–15. doi:10.1029/2000JC000769
- Bessat, F., Buidues, D. 2001. Two centuries of variation in coral growth in a massive in *Porites* colony from Moorea (French Polynesia): a response of ocean-atmosphere variability from south central Pacific. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 175, 381–392.
- Bolstad, W. M. 2007. Introduction to Bayesian Statistics. En *Statistics in Medicine*. doi:10.1016/B978-0-12-384864-2.00017-2
- Bucher, D. J., Harriott, V. J., Roberts, L. G. 1998. Skeletal micro-density, porosity and bulk density of acroporid corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 228(1), 117–136. doi:10.1016/S0022-0981(98)00020-3
- Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Reyes-Bonilla, H., Calderon-aguilera, L. E., Norzagaray-López, C. O., Rodríguez-Zaragoza, F. A., Cupul-Magaña, A. L., Rodríguez-Troncoso, A. P., Ayala-Bocos, A. 2018. Calcification of coral assemblages in the eastern Pacific: reshuffling calcification scenarios under climate change. *Ecological Indicators*. doi:10.15713/ins.mmj.3

- Cabral-Tena, R. A., Reyes-Bonilla, H., Lluch-Cota, S., Paz-García, D. A., Calderón-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, O., Balart, E. F. 2013. Different calcification rates in males and females of the coral *Porites panamensis* in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series*, 476(February 2013), 1–8. doi:10.3354/meps10269
- Cantin, N. E., Cohen, A. L., Karnauskas, K. B., Tarrant, A. M., McCorkle, D. C. 2010. Ocean Warming Slows Coral Growth in the Central Red Sea. *Science*, 329, 322–325.
- Carilli, J. E., Norris, R. D., Black, B. A., Walsh, S. M., McField, M. 2009. Local stressors reduce coral resilience to bleaching. *PLoS ONE*, 4(7), 1–5. doi:10.1371/journal.pone.0006324
- Carricart-Ganivet, J. P. 2004. Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 302(2), 249–260. doi:10.1016/j.jembe.2003.10.015
- Carricart-Ganivet, J. P. 2007. Annual density banding in massive coral skeletons: Result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity? *Marine Biology*, 153(1), 1–5. doi:10.1007/s00227-007-0780-3
- Carricart-Ganivet, J. P., Barnes, D. J. 2007. Densitometry from digitized images of X-radiographs: Methodology for measurement of coral skeletal density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 344(1), 67–72. doi:10.1016/j.jembe.2006.12.018
- Carricart-Ganivet, J. P., Beltrán-Torres, A. U., Merino, M., Ruiz-Zárate, M. A. 2000. Skeletal extension, density and calcification rate of the reef building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) in the Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science*, 66(1), 215–224.
- Carricart-Ganivet, J. P., Cabanillas-Terán, N., Cruz-Ortega, I., Blanchon, P. 2012. Sensitivity of Calcification to Thermal Stress Varies among Genera of Massive Reef-Building Corals. *PLoS ONE*, 7(3), 1–8. doi:10.1371/journal.pone.0032859
- Carricart-Ganivet, J. P., Merino, M. 2001. Coral reef paper growth responses of the reef-building coral *Montastraea annularis* along a gradient of continental influence in the southern. *Bulletin of Marine Science*, 68(1), 133–146.
- Carriquiry, J. D., Reyes Bonilla, H. 1997. Estructura de la comunidad y distribución geográfica de los arrecifes coralinos de Nayarit, Pacífico de México. *Ciencias Marinas*, 23(2), 227–248.
- Castro, R., Durazo, R., Mascarenhas, A., Collins, C. A., Trasviña, A. 2006. Thermohaline variability and geostrophic circulation in the southern portion of the Gulf of California. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 53(1), 188–200. doi:10.1016/j.dsr.2005.09.010
- Castro, R., Mascarenhas, A. S., Durazo, R., Collins, C. A. 2000. Variación estacional de la temperatura y salinidad en la entrada del Golfo de California, México. *Seasonal variation of the temperature and salinity at the entrance to the Gulf of California, Mexico. (English)*, 26(4), 561–583. Recuperado en 2019 de <http://ebiblio.cetys.mx:2048/login?url=http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=fua&AN=8309114&lang=es&site=ehost-live>

- Cesar, H., Burke, L., Pet-Soede, L. 2003. The economics of worldwide coral reef degradation. Cesar environmental economics consulting (CEEC). Recuperado en 2019 de: https://www.wwf.or.jp/activities/lib/pdf_marine/coral-reef/cesardegradationreport100203.pdf
- Chapa-Balcorta, C., Hernandez-Ayon, J. M., Durazo, R., Beier, E., Alin, S. R., López-Pérez, A. 2015. Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO₂ system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120, 7752–7770. doi:10.1002/2014JC010472.
- Cohen, A., Holcomb, M. 2009. Why Corals Care About Ocean Acidification: Uncovering the Mechanism. *Oceanography*, 22(4), 118–127. doi:10.5670/oceanog.2009.102
- Cohen, A., McConnaughey, T. A. 2003. Geochemical Perspectives on Coral Mineralization. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 54(1), 151–187. doi:10.2113/0540151
- CONANP. 2007. Programa de conservación y manejo de la Reserva de la Biosfera Islas Marias (México) (Primera). Naturales, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos: México.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, 199(4335), 1302–1310. Recuperado en 2019 de: <http://www.jstor.org/stable/1745369>
- Cook, A. R., Leslie, L. M., Parsons, D. B., Schaefer, J. T. 2017. The impact of El Niño-Southern Oscillation (ENSO) on winter and early spring U.S. tornado outbreaks. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 56(9), 2455–2478. doi:10.1175/JAMC-D-16-0249.1
- Cooper, T. F., De'ath, G., Fabricius, K. E., Lough, J. M. 2008. Declining coral calcification in massive Porites in two nearshore regions of the northern Great Barrier Reef. *Global Change Biology*, 14(3), 529–538. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01520.x
- Coria-Monter, E., Monreal-Gómez, M. A., León, D. A. S. de, Durán-Campos, E. 2018. Impact of the “Godzilla El Niño” Event of 2015–2016 on Sea-Surface Temperature and Chlorophyll- a in the Southern Gulf of California, Mexico, as Evidenced by Satellite and In Situ Data. *Pacific Science*, 72(4), 411–422. doi:10.2984/72.4.2
- Crabbe, M. J. C. 2008. Climate change, global warming and coral reefs: Modelling the effects of temperature. *Computational Biology and Chemistry*, 32(5), 311–314. doi:10.1016/j.compbiolchem.2008.04.001
- Cunning, R., Gillette, P., Capo, T., Galvez, K., Baker, A. C. 2015. Growth tradeoffs associated with thermotolerant symbionts in the coral *Pocillopora damicornis* are lost in warmer oceans. *Coral Reefs*, 34(1), 155–160. doi:10.1007/s00338-014-1216-4
- D’Croze, L., Kwiecinski, B., Maté, J. L., Gómez H., J. a., Del Rosario, J. B. 2003. El afloramiento costero y el fenómeno de El Niño: implicaciones sobre los recursos biológicos del Pacífico de Panamá. *Tecnociencia*, 5, 35–49. Recuperado en 2019 de <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/cbdv.200490137/abstract>

- D’Croz, L., Maté, J. L. 2004. Experimental responses to elevated water temperature in genotypes of the reef coral *Pocillopora damicornis* from upwelling and non-upwelling environments in Panama. *Coral Reefs*, 23(4), 473–483. doi:10.1007/s00338-004-0397-7
- Dodge, R. E., Brass, G. W. 1984. Skeletal extension, density and calcification of the coral, *Montastrea annularis*: Sr. Croix, U.S. Virgin Islands. *Bulletin of Marine Science*, 34(2), 288–307. Recuperado en 2019 de <http://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/1984/00000034/00000002/art00011>
- Durazo, R. 2015. Seasonality of the transitional region of the California Current System off Baja California. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120(2), 1173–1196. doi:10.1002/2014JC010405
- Eakin, C. M. 1996. Where have all the carbonates gone? A model comparison of calcium carbonate budgets before and after the 1982-1983 El Niño at Uva Island in the eastern Pacific. *Coral Reefs*, 15(2), 109–119. doi:10.1007/s003380050031
- Edmunds, P. J., Burgess, S. C. 2018a. Colony size and turbulent flow speed modulate the calcification response of the coral *Pocillopora verrucosa* to temperature. *Marine Biology*, 165(1), 1–12. doi:10.1007/s00227-017-3257-z
- Edmunds, P. J., Burgess, S. C. 2018b. Correction: Size-dependent physiological responses of the branching coral *Pocillopora verrucosa* to elevated temperature and PCO₂ (*J. Exp. Biol.* (2016) 219 (3896-3906) Doi: 10.1242/jeb.146381). *Journal of Experimental Biology*, 221(23), 3896–3906. doi:10.1242/jeb.194753
- Erismán, B. E., Galland, G. R., Mascarñas, I., Moxley, J., Walker, H. J., Aburto-Oropeza, O., Hastings, P. A., Ezcurra, E. 2011. List of coastal fishes of Islas Marías archipelago, Mexico, with comments on taxonomic composition, biogeography, and abundance. *Zootaxa*, 40(2985), 26–40.
- Franco, A. C., Hernández-Ayón, J. ., Beier, E., Garcon, V., Maske, H., Paulmier, A., Farber-Lorda, J., Castro, R., Sosa-Ávalos, R. 2014. Air-sea CO₂ fluxes above the stratified oxygen minimum zone in the coastal region off Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 119, 2923–2937. doi:10.1002/2014JC009836
- Furla, P., Allemand, D., Shick, M., Ferrier-Pagés, C., Richier, S., Plantivaux, A., Pierre-Laurent, M., Tambutte, S. 2005. The Symbiotic Anthozoan : A Physiological Chimera between Alga and Animal. *Integrative and Comparative Biology*, 604, 595–604. doi:10.1093/icb/45.4.595
- Gates, R. D., Edmunds, P. J. 1999. The physiological mechanisms of acclimatization in tropical reef corals. *American Zoologist*, 39(1), 30–43. doi:10.1093/icb/39.1.30
- Gerrodette, T. 2011. Inference without significance: Measuring support for hypotheses rather than rejecting them. *Marine Ecology*, 32(3), 404–418. doi:10.1111/j.1439-0485.2011.00466.x
- Gladfelter, E. H. 1984. Coral reefs skeletal development in *Acropora cervicornis*. *Coral Reefs*, 3, 51–57.

- Glynn, P. W. 1976. Some Physical and Biological Determinants of Coral Community Structure in the Eastern Pacific. *46*(4), 431–456.
- Glynn, P. W. 1977. Coral growth in upwelling and non upwelling areas off the Pacific coast of Panamá. *Journal of marine reseach*, *35*, 567–585.
- Glynn, P. W. 2000. Effects of the 1997-98 El Niño-Southern Oscillation on Eastern Pacific corals and coral reefs : An overview. *October*, *2*(October), 1169–1174.
- Glynn, P. W., D’Croze, L. 1990. Experimental evidence for high temperature stress as the cause of El Niño-coincident coral mortality. *Coral Reefs*, *8*(4), 181–191. doi:10.1007/BF00265009
- Glynn, P. W., Gassman, N. J., Eakin, C. M., Cortes, J., Smith, D. B., Guzman, H. M. 1991. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Islands (Ecuador). *Marine Biology*, *109*(3), 355–368. doi:10.1007/BF01313501
- Glynn, P. W., Peters, E., Muscatine, L. 1985. Coral tissue microstructure and necrosis: relation to catastrophic coral mortality in Panama. *Diseases of Aquatic Organisms*, *1*, 29–37. doi:10.3354/dao001029
- Glynn, P. W., Riegl, B., Purkis, S., Kerr, J. M., Smith, T. B. 2015. Coral reef recovery in the Galápagos Islands: the northernmost islands (Darwin and Wenman). *Coral Reefs*, *34*(2), 421–436. doi:10.1007/s00338-015-1280-4
- Glynn, P. W., Stewart, R. H. 1973. Distribution of Coral Reefs in the Pearl Islands (Gulf of Panama) in Relation To Thermal Conditions. *Limnology and Oceanography*, *18*(3), 367–379. doi:10.4319/lo.1973.18.3.0367
- Glynn, P. W., Veron, J. E. N., Wellington, G. M. 1996. Clipperton Atoll (eastern Pacific): Oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs*, *15*(2), 71–99. doi:10.1007/BF01771897
- Glynn, P. W., Wellington, G. M., Birkeland, C. 1979. Coral reef growth in the Galápagos: Limitation by sea urchins. *Science*, *203*(4375), 47–49. doi:10.1126/science.203.4375.47
- Gómez-Valdivia, F., Parés-Sierra, A., Flores-Morales, A. L. 2015. The Mexican Coastal Current: A subsurface seasonal bridge that connects the tropical and subtropical Northeastern Pacific. *Continental Shelf Research*, *110*, 100–107. doi:10.1016/j.csr.2015.10.010
- González-Barrios, F. J., Álvarez-Filip, L. 2018. A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Ecological Indicators*, *95*(August), 877–886. doi:10.1016/J.ECOLIND.2018.08.038
- Grottoli, G., Rodrigues, L. J., Palardy, J. E. 2006. Heterotrophic plasticity and resilience in bleached corals. *Nature*, *440*(April), 10–13. doi:10.1038/nature04565
- Gutiérrez Pulido, H., Gutiérrez González, P. 2013. *Fundamentos y aplicaciones de la estadística Bayesiana (Primera)*. Universidad de Guadalajara: Guadalajara, México.

- Guzmán, C., Cortés, J. 1989. Growth Rates of eight species of Scleractinian corals in the Eastern Pacific (Costa Rica). *Bulletin of Marine Science*, 44(3), 1186–1194.
- Guzman, H., Cortés, J. 1993. Arrecifes coralinos del Pacífico Oriental Tropical: revisión y perspectivas. *Revista de biología tropical*, 41(3A), 535–557. doi:10.15517/rbt.v41i3A.23961
- Hodgson, G., Kiene, W., Mihaly, J., Liebeler, J., Shuman, C., Maun, L. 2004. Reef Check Instruction Manual: A guide to Reef Check Coral Reef Monitoring. Reef Check, Institute of the Environment, University of California at Los Angeles.
- Hofmann, G. E., Todgham, A. E. 2010. Living in the Now: Physiological Mechanisms to Tolerate a Rapidly Changing Environment. *Annual Review of Physiology*, 72(1), 127–145. doi:10.1146/annurev-physiol-021909-135900
- Hughes, T. P., Kerry, J. T., Baird, A. H., Connolly, S. R., Dietzel, A., Eakin, C. M., Heron, S. F., Hoey, A. S., Hoogenboom, M. O., Liu, G., McWilliam, M. J., Pears, R. J., Pratchett, M. S., Skirving, W. J., Stella, J. S., Torda, G. 2018. Global warming transforms coral reef assemblages. *Nature*, 556(7702), 492–496. doi:10.1038/s41586-018-0041-2
- Inoue, M., Nakamura, T., Tanaka, Y., Suzuki, A., Yokoyama, Y., Kawahata, H., Sakai, K., Gussone, N. 2018. A simple role of coral-algal symbiosis in coral calcification based on multiple geochemical tracers. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 235, 76–88. doi:10.1016/j.gca.2018.05.016
- IPCC. 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis – Summary for Policymakers*. Geneva: Intergovernmental Panel on Climate Change., 996. doi:10.1038/446727a
- Jeffreys, H. 1961. *Theory of Probability* (3rd ed.), Oxford, U.K.: Oxford University Press.
- Jiménez, C., Cortés, J. 2003. Growth of seven species of Scleractinian corals in an upwelling environment of the eastern Pacific. *Bulletin of Marine Science*, 72(1), 187–198.
- Jokiel, P. L. 1978. Coral growth: buoyant weight technique. En D. R. Stoddart & R. E. Johannes (Eds.), *Coral Reefs: research methods*. UNESCO: Paris, Francia. pp. 529–541.
- Jokiel, P. L., Coles, S. L. 1977. Effects of Temperature on the Mortality and Growth of Hawaiian Reef Corals. *Marine Biology*, 43(504), 201–208.
- Jokiel, P. L., Coles, S. L. 1990. Response of Hawaiian and other Indo-Pacific reef corals to elevated temperature. *Coral Reefs*, 8, 155–162.
- Jokiel, P. L., Guinther, E. B. 1978. Effects of temperature on reproduction in the hermatypic coral *Pocillopora damicornis*. *Bulletin of Marine Science*, 28(1), 786–789. doi:10.3382/ps.0650186
- Jokiel, P. L., Morrissey, J. I. 1986. Influence of size on primary production in the reef coral *Pocillopora damicornis* and the macroalga *Acanthophora spicifera*. *Marine Biology*, 91(1), 15–26. doi:10.1007/BF00397566

- Jones, R. J., Hoegh-Guldberg, O., Larkum, A. W. D., Schreiber, U. 1998. Temperature-induced bleaching of corals begins with impairment of the CO₂ fixation mechanism in zooxanthellae. *Plant, Cell and Environment*, 21(12), 1219–1230. doi:10.1046/j.1365-3040.1998.00345.x
- Kaandorp, J. A., Koopman, E. A., Sloom, P. M. A., Bak, R. P. M., Vermeij, M. J. A., Lampmann, L. E. H. 2003. Simulation and analysis of flow patterns around the scleractinian coral *Madracis mirabilis* (Duchassaing and Michelotti). *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 358, 1551–1557. doi:10.1098/rstb.2003.1339
- Kass, Robert, E., Raftery, A. 1995. Bayes Factors. *Journal of the American Statistical Association*, 90, 773–795.
- Kinzie, R. A., Sarmiento, T. 1986. Linear extension rate is independent of colony size in the coral *Pocillopora damicornis*. *Coral Reefs*, 4, 177–181.
- Knutson, D. W., Buddemeier, R. W., Smith, S. V. 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science*, 177(4045), 270–272.
- Koehn, R. K., Bayne, B. L. 1989. Towards a physiological and genetical understanding of the energetics of the stress response. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37(1–2), 157–171. doi:10.1111/j.1095-8312.1989.tb02100.x
- Lajeunesse, T. C., Smith, R., Walther, M., Pettay, D. T., Mcginley, M., Aschaffenburg, M., Medina-rosas, P., Amilcar, L., Warner, M. E., Recursos, I. De, Mar, U. 2010. Host – symbiont recombination versus natural selection in the response of coral – dinoflagellate symbioses to environmental disturbance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, (May), 2925–2934. doi:10.1098/rspb.2010.0385
- Landa-Jaime, V., Michel-Morfín, E., Arciniega-Flores, J., Castillo-Vargasmachuca, S., Saucedo-Lozano, M. 2013. Moluscos asociados al arrecife coralino de Tenacatita, Jalisco, en el Pacífico central mexicano. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(4), 1121–1136. doi:10.7550/rmb.32994
- Lesser, M. P., Bythell, J. C., Gates, R. D., Johnstone, R. W., 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. doi:10.1016/j.jembe.2007.02.015
- Lesser, M. P., Mazel, C. H., Gorbunov, M. Y., Falkowski, P.-G. 2004. Discovery of symbiotic nitrogen-fixing cyanobacteria in corals. *Science*, 305, 997–1000. de <http://www.jstor.org/stable/1757>
- Lesser, M. P., Stochaj, W. R., Tapley, D. W., Shick, J. M. 1990. Coral Reefs effects of irradiance , ultraviolet radiation , and temperature. *Coral Reefs*, 8(4), 225–232. doi:10.1007/BF00265015
- Leuzinger, S., Willis, B. L., Anthony, K. R. N. 2012. Energy allocation in a reef coral under varying resource availability. *Marine Biology*, 159(1), 177–186. doi:10.1007/s00227-011-1797-1

- Liberati, A., Altman, D. G., Tetzlaff, J., Mulrow, C., Gøtzsche, P. C., Ioannidis, J. P. A., Clarke, M., Devereaux, P. J., Kleijnen, J., Moher, D. 2009. The PRISMA statement for reporting systematic reviews and meta-analyses of studies that evaluate health care interventions: explanation and elaboration. *Journal of clinical epidemiology*, 62(10), e1–e34. doi:10.1016/j.jclinepi.2009.06.006
- Little, A. F., van Oppen, M. J. H., Willis, B. L., Angela F. Little, Madeleine J. H. van Oppen, B. L. W. 2004. Flexibility in Algal Endosymbioses. *Science (New York, N.Y.)*, 304(June), 1492–1495. doi:10.1126/science.1095733
- Lizcano-Sandoval, L. D., Londoño-Cruz, E., Zapata, F. A. 2018. Growth and survival of *Pocillopora damicornis* (Scleractinia: Pocilloporidae) coral fragments and their potential for coral reef restoration in the Tropical Eastern Pacific. *Marine Biology Research*, 14(8), 887–897. doi:10.1080/17451000.2018.1528011
- López-Pérez, A., Cupul-Magaña, A., Ahumada-Sempoal, M. A., Medina-Rosas, P., Reyes-Bonilla, H., Herrero-Pérezrul, M. D., Reyes-Hernández, C., Lara-Hernández, J. 2015. The coral communities of the Islas Marias archipelago, Mexico: structure and biogeographic relevance to the Eastern Pacific. *Marine Ecology*, 37(3), 679–690. doi:10.1111/maec.12337
- Lough, J. M., Anderson, K. D., Hughes, T. P. 2018. Increasing thermal stress for tropical coral reefs: 1871–2017. *Scientific Reports*, 8(1), 1–8. doi:10.1038/s41598-018-24530-9
- Lough, J. M., Cooper, T. F. 2011. New insights from coral growth band studies in an era of rapid environmental change. *Earth-Science Reviews*, 108(3–4), 170–184. doi:10.1016/j.earscirev.2011.07.001
- Lynn, R. J., Simpson, J. J. 1987. The California Current system: The seasonal variability of its physical characteristics. *Journal of Geophysical Research*, 92(C12), 12,947–12,966. doi:10.1029/JC092iC12p12947
- Manzello, D. P. 2010. Coral growth with thermal stress and ocean acidification: Lessons from the eastern tropical Pacific. *Coral Reefs*, 29(3), 749–758. doi:10.1007/s00338-010-0623-4
- Marsman, M., Wagenmakers, E. J. 2017. Bayesian benefits with JASP. *European Journal of Developmental Psychology*, 14(5), 545–555. doi:10.1080/17405629.2016.1259614
- Martin, D. A., Le Tissier, A. 1988. The growth and formation of branch tips of *Pocillopora damicornis* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 124(2), 115–131. doi:10.1016/0022-0981(88)90115-3
- Marubini, F., Barnett, H., Langdon, C., Atkinson, M. J. 2001. Dependence of calcification on light and carbonate ion concentration for the hermatypic coral *Porites compressa*. *Marine Ecology Progress Series*, 220(May 2014), 153–162. doi:10.3354/meps220153

- Maté, J. L. 2003. Corals and coral reefs of the Pacific coast of Panamá. *Latin American Coral Reefs*, 387–417. Recuperado en 2019 de http://books.google.com.mx/books?hl=en&lr=&id=LLlwoNsxqi0C&oi=fnd&pg=PP2&dq=Latin+American+Coral+Reefs&ots=41T2zdDMky&sig=TAaNK6P4izh4R2ski0ZECS5gjmE&redir_esc=y#v=onepage&q=Latin American Coral Reefs&f=false
- Mayfield, A. B., Chen, M. N., Meng, P. J., Lin, H. J., Chen, C. S., Liu, P. J. 2013. The physiological response of the reef coral *Pocillopora damicornis* to elevated temperature: Results from coral reef mesocosm experiments in Southern Taiwan. *Marine Environmental Research*, 86, 1–11. doi:10.1016/j.marenvres.2013.01.004
- Mbije, N. E. J., Spanier, E., Rinkevich, B. 2010. Testing the first phase of the “gardening concept” as an applicable tool in restoring denuded reefs in Tanzania. *Ecological Engineering*, 36(5), 713–721. doi:10.1016/j.ecoleng.2009.12.018
- McPhaden, M. J., Zebiak, S. E., Glantz, M. H. 2006. ENSO as an Integrating Concept in Earth Science. *Science*, 314(5806), 1740–1745. Recuperado en 2019 de <http://www.sciencemag.org/cgi/content/abstract/314/5806/1740>
- Medellín-Maldonado, F., Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Calderón-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, C. O., Chapa-Balcorta, C., Zepeta-Vilchis, R. C. 2016. Calcification of the main reef-building coral species on the Pacific coast of southern Mexico. *Ciencias Marinas*, 42(3), 209–225. doi:10.7773/cm.v42i3.2650
- Middlebrook, R., Hoegh-Guldberg, O., Leggat, W. 2008. The effect of thermal history on the susceptibility of reef-building corals to thermal stress. *Journal of Experimental Biology*, 211(7), 1050–1056. doi:10.1242/jeb.013284
- Moberg, F., Folke, C. 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, 29(2), 215–233. doi:10.1016/S0921-8009(99)00009-9
- Moberg, F., Rönnbäck, P. 2003. Ecosystem services of the tropical seascape: Interactions, substitutions and restoration. *Ocean and Coastal Management*, 46(1–2), 27–46. doi:10.1016/S0964-5691(02)00119-9
- Muscatine, L., McCloskey, L. R., Marian, R. E. 1981. Estimating the daily contribution of carbon from zooxanthellae to coral animal respiration. *Limnology & Oceanography*, 26(4), 601–611.
- Norzagaray-López, O. C., Calderon-Aguilera, L. E., Castro-Ceseña, A. B., Hirata, G., Hernández-Ayón, J. M. 2017. Skeletal dissolution kinetics and mechanical tests in response to morphology among coral genera. *Facies*, 63(7), 1–14. doi:10.1007/s10347-016-0488-2
- Obonaga, L. D., Giovanni, M. 2017. Bioerosión por ramoneo en los arrecifes coralinos del Pacífico colombiano: el caso de. *46(2)*. doi:10.25268/bimc.invemar.2017.46.2.726
- Odum, H. T., Odum, E. P. 1955. Trophic Structure and Productivity of a Windward Coral Reef Community on Eniwetok Atoll. *Ecological Monograph*, 25(3), 291–320. doi:10.2307/1943285

- Palacios, M. M., Muñoz, C. G., Zapata, F. A. 2014. Fish corallivory on a pocilloporid reef and experimental coral responses to predation. *Coral Reefs*, 33(3), 625–636. doi:10.1007/s00338-014-1173-y
- Paz-García, D. A., Aldana-Moreno, A., Cabral-Tena, R. A., García-De-León, F. J., Hellberg, M. E., Balart, E. F. 2015. Morphological variation and different branch modularity across contrasting flow conditions in dominant Pocillopora reef-building corals. *Oecologia*, 178(1), 207–218. doi:10.1007/s00442-014-3199-9
- Paz-García, D. A., Hellberg, M. E., García-de-León, F. J., Balart, E. F. 2015. Switch between morphospecies of Pocillopora corals. *American Naturalist*, 186(3), 434–440. doi:10.1086/682363
- Pérez-Vivar, T. L., Reyes-Bonilla, H., Padilla, C. 2006. Corales pétreos (Scleractinia) de las Islas Marías , Pacífico de México Stony corals (Scleractinia) from the Marías Islands , Mexican Pacific. *Ciencias Marinas*, 32, 259–270.
- Poli, D., Fabbri, E., Goffredo, S., Airi, V., Franzellitti, S. 2017. Physiological plasticity related to zonation affects hsp70 Expression in the reef-building coral Pocillopora verrucosa. *PLoS ONE*, 12(2), 1–21. doi:10.1371/journal.pone.0171456
- Porter, J. W. 1974. Community Structure of Coral Reefs on Opposite Sides of the Isthmus of Panama. *Science*, 186, 543–545. Recuperado en 2019 de <http://www.jstor.org/stable/1739572>
- Porter, J. W. 1976. Autotrophy , heterotrophy , and resource partitioning in Caribbean reef-buildikg corals. *The American naturalist*, 110, 731–742.
- Prahl, H. von. 1986a. Crecimiento del coral Pocillopora damicornis durante y después del fenómeno el niño 1982-1983 en la Isla de Gorgona, Colombia. *Boletín ERFEN*. pp. 11–13.
- Prahl, H. von. 1986b. Crecimiento del coral Pocillopora damicornis durante y después del fenómeno el niño 1982-1983 en la Isla de Gorgona, Colombia. *Boletín ERFEN = ERFEN bulletin*, (18), 11–13. de <https://biblat.unam.mx/es/revista/boletin-erfen-erfen-bulletin/articulo/crecimiento-del-coral-pocillopora-damicornis-durante-y-despues-del-fenomeno-el-nino-1982-1983-en-la-isla-de-Gorgona-Colombia>
- Pratchett, M. S., Anderson, K. D., Hoogenboom, M. I. a O., Widman, E., Baird, A. H., Pandolfi, J. M., Edmunds, P. J., Lough, J. M. 2015. Spatial, temporal and taxonomic variation in coral growth - implications for the structure and function of coral reef ecosystems. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 53(October), 215–296. doi:doi:10.1201/b18733-7
- Putnam, H. M., Barott, K. L., Ainsworths, T. D., Gates, R. D. 2017. The vulnerability and resilience of reef-building corals. *Current Biology*, 27(11), R528–R540.
- Reyes-Bonilla, H. 2003. Coral reefs of the Pacific coast of Mexico. *Latin American coral reefs*, 479. doi:10.1016/B978-0-444-51388-5.50015-1

- Reyes-Bonilla, H., Álvarez del Castillo, Patricia A., Calderón-Aguilera, Luis E., Erosa-Ricárdez, Claudia E., Fernández-Rivera, F. J., Melo, T. C., Luna-Salguero, Betsabé M., Moreno-Sánchez, Xchel G., Mozqueda-Torres, Mónica C., Norzagaray-López, O., Petatán-Ramírez, D. 2014. Servicios Ambientales de Arrecifes Coralinos: El Caso del Parque Nacional de Cabo Pulmo, Baja California sur. En J. I. U. Garcia (Ed.), *Desarrollo regional en Baja California Sur. Una perspectiva de los servicios ecosistémicos (Primera)*. Universidad autónoma de Baja California Sur: La Paz, Baja California Sur. pp. 49–78.
- Reyes-Bonilla, H., Carriquiry, J. D., Leyte-Morales, G. E., Cupul-Magaña, A. L. 2002. Effects of the El Niño-Southern Oscillation and the anti-El Niño event (1997-1999) on coral reefs of the western coast of México. *Coral Reefs*, 21(4), 368–372. doi:10.1007/s00338-002-0255-4
- Reyes-Bonilla, H., Leyte-Morales, G. E. 1998. Corals and coral reefs of the Puerto Angel region, west coast of Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 46(3), 679–681.
- Rinkevich, B., Loya, Y. 1983. Short-term fate of photosynthetic products in a hermatypic coral. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 73(2), 175–184. doi:10.1016/0022-0981(83)90082-5
- Rosado-Solórzano, R., Guzmán del Prío, S. A. 1998. Preliminary trophic structure model for Tampamachoco lagoon, Veracruz, Mexico. *Ecological Modelling*, 109(2), 141–154. doi:10.1016/S0304-3800(98)00011-8
- Rowan, R. 2004. Thermal adaptation in reef coral symbionts. *Nature*, 430(August), 2004–2004.
- Rozenblat, Y. B.-H., Rosenberg, E. 2004. Temperature-Regulated Bleaching and Tissue Lysis of *Pocillopora damicornis* by the Novel Pathogen *Vibrio coralliilyticus*. *Coral Health and Disease*, (Glynn 1991), 301–324. doi:10.1007/978-3-662-06414-6_17
- Santos del Prado Gasca, K., Negrete Fernandez, G., Gabriel Morales, J. 2006. Diagnóstico ambiental participativo en la Colonia Penal Federal Islas Marías. *Hacia la conservación y el manejo sustentable de su territorio. Gaceta Ecológica*, (81), 5–18.
- Schiermeier, Q. 2015. Hunting the Godzilla El Niño. *Nature*, 526(7574), 490–491. doi:10.1038/526490a
- Sebens, K. P. 1987. The ecology of indeterminate growth in animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1987), 371–407. de <http://www.jstor.org/stable/2097137>
- Sebens, K. P., Johnson, A. S. 1991. Effects of water movement on reef corals. *Hydrobiologia*, 216/217, 247–248.
- Smith, D. ., Suggett, D. ., Baker, N. . 2005. Is photoinhibition of zooxanthellae photosynthesis the primary cause of thermal bleaching in corals? *Global Change Biology*, 11(September), 1–11. doi:10.1111/j.1365-2486.2004.00895.x
- Spalding, M., Burke, L., Wood, S. A., Ashpole, J., Hutchison, J., Ermgassen, P. Z. 2017. Mapping the global value and distribution of coral reef tourism. *Marine Policy*, 82(May), 104–113. doi:10.1016/j.marpol.2017.05.014

- Tanzil, J. T. I., Brown, B. E., Dunne, R. P., Lee, J. N., Kaandorp, J. A., Todd, P. A. 2013. Regional decline in growth rates of massive *Porites* corals in Southeast Asia. *Global Change Biology*, 19(10), 3011–3023. doi:10.1111/gcb.12279
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Carricart-Ganivet, J. P., Cupul-Magaña, A. L. 2016. Skeletal extension, density and calcification rates of massive free-living coral *Porites lobata* Dana, 1846. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 478, 68–76. doi:10.1016/j.jembe.2016.02.005
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L., Alarcón-Ortega, L. C., Santiago-Valentín, J. D. 2019. Accelerated recovery of calcium carbonate production in coral reefs using low-tech ecological restoration. *Ecological Engineering*, 128(January), 89–97. doi:10.1016/j.ecoleng.2019.01.002
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L., Carricart-Ganivet, J. P. 2017a. Calcification and growth rate recovery of the reef-building *Pocillopora* species in the northeast tropical Pacific following an ENSO disturbance. *PeerJ*, 5, e3191. doi:10.7717/peerj.3191
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L., Carricart-Ganivet, J. P. 2017b. Calcification and growth rate recovery of the reef-building *Pocillopora* species in the northeast tropical Pacific following an ENSO disturbance. *PeerJ*, 5, e3191. doi:10.7717/peerj.3191
- Tresguerres, M., Barott, K. L., Barron, M. E., Deheyn, D. E., Kline, D. I., Linsmayer, L. E. 2017. Cell Biology of Reef-Building Corals: Ion Transport, Acid/Base Regulation, and Energy Metabolism. En D. Weihrauch & M. O. Donnell (Eds.), *Acid-Base Balance and Nitrogen Excretion in Invertebrates*. doi:10.1007/978-3-319-39617-0
- Veron, J. 2000. *Corals of the World*, Vol. AIMS y CRR Queensland. vol.1: 463pp
- Vollmer, S.V., Edmunds, P.J. 2000. Allometric scaling in small colonies of the scleractinian coral *Siderastrea siderea* (Ellis and Solander). *Biol Bull* 199:21–28.
- Wellington, G. M. 1982. An experimental analysis of the effects of light and zooplankton on coral zonation. *Oecologia*, 52, 311–320.
- Wilson, S. K., Babcock, R. C., Fisher, R., Holmes, T. H., Moore, J. A. Y., Thomson, D. P. 2012. Relative and combined effects of habitat and fishing on reef fish communities across a limited fishing gradient at Ningaloo. *Marine Environmental Research*, 81, 1–11. doi:10.1016/j.marenvres.2012.08.002
- Yellowlees, D., Rees, T. A. V., Leggat, W. 2008. Metabolic interactions between algal symbionts and invertebrate hosts. *Plant, Cell and Environment*, 31(5), 679–694. doi:10.1111/j.1365-3040.2008.01802.x
- Zamani, N. P., Arman, A., Lalang. 2016. The growth rate of coral *Porites lutea* relating to the El Niño phenomena at Tunda Island, Banten Bay, Indonesia. *Procedia Environmental Sciences*, 33, 505–511. doi:10.1016/j.proenv.2016.03.103

Anexos

Anexo 1. Modelo de la base de datos en Excel utilizada para extraer de la literatura publicada, la información potencial a incluir en el presente estudio.

	Autores	Título de la publicación	Nombre revista	Tipo de publicación	Investigación realizada en el POT?	Reporta tasa de extensión?	Reporta densidad del esqueleto?	Reporta tasa de calcificación?
Tipo de respuesta	Apellidos, nombres	especificar título	especificar revista	i.e artículo, libro, capítulo	si/no	si/no	si/no	si/no