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



Maestría en Ciencias en Ecología Marina

Reconstrucción histórica de los parámetros de crecimiento de *Porites panamensis* (Scleractinia: Poritidae) en Bahía de los Ángeles, Baja California

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

Presenta:

Alexis Eduardo Trejo Estrada

Ensenada, Baja California, México 2020

Tesis defendida por Alexis Eduardo Trejo Estrada

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena Codirector de tesis Dr. Carlos Orión Norzagaray López Codirector de tesis

Miembros del comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera

Dr. Luis Alberto Delgado Argote



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

> **Dra. Rufina Hernández Martínez** Directora de Estudios de Posgrado

Alexis Eduardo Trejo Estrada © 2020 Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis. Resumen de la tesis que presenta **Alexis Eduardo Trejo Estrada** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Reconstrucción histórica de los parámetros de crecimiento de *Porites panamensis* (Scleractinia: Poritidae) en Bahía de Los Ángeles, Baja California

Resumen aprobado por:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena Codirector de tesis

Dr. Carlos Orión Norzagaray López Codirector de tesis

Los arrecifes coralinos son ecosistemas de gran importancia ambiental y económica debido a los bienes y servicios ecosistémicos que generan a los seres vivos. Estos ecosistemas son construidos por corales hermatípicos que son organismos marinos coloniales que depositan un exoesqueleto de carbonato de calcio mediante un proceso de calcificación. Porites panamensis genera un patrón de bandas de crecimiento en su esqueleto que puede ser utilizado para estimar los cambios en la calcificación a través del tiempo como respuesta a los cambios ambientales. De esta forma, en las últimas dos décadas se ha observado que la calcificación ha disminuido en distintas regiones del mundo, lo cual ha sido asociado a los efectos del incremento del dióxido de carbono antropogénico. Por lo anterior, se han propuesto zonas de refugio para los corales, como por ejemplo, Bahía de los Ángeles, en donde hay desarrollo de comunidades coralinas. El presente estudio tiene como objetivo analizar la tendencia temporal los parámetros de crecimiento y porosidad del esqueleto de P. panamensis utilizando la técnica de esclerocronología e imágenes petrográficas digitales, respectivamente. Los resultados indican una reducción del 69% en tasa de calcificación del 10% en la densidad del esqueleto, del 39% en la tasa de extensión y del 21% en la porosidad del esqueleto durante los 16 años analizados. Asimismo, se observó que esta reducción en los parámetros de crecimiento puede ser consecuencia del evento El Niño 2014-2017 que generó anomalías positivas en temperatura de la superficie del mar en BLA. Finalmente, se observó que la tasa de extensión y la porosidad tienen una relación lineal positiva, lo cual sugiere que P. panamensis sufrió un cambio estructural en el esqueleto como respuesta al evento El Niño 2014 – 2017. Este estudio muestra que eventos El Niño tiene efectos negativos en el crecimiento de P. panamensis y se propone un método para poder cuantificar la porosidad del esqueleto para estudios posteriores.

Abstract of the thesis presented **by Alexis Eduardo Trejo Estrada** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

Historical growth parameters recontruction of *Porites panamensis* (Scleractinia: Poritidae) at Bahía de los Ángeles, Baja California.

Abstract approved by:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena Codirector de tesis

Dr. Carlos Orión Norzagaray López Codirector de tesis

Coral reefs are ecosystems of great environmental and economic importance due to the ecosystem goods and services that they generate for living beings. These ecosystems are built by hermatypic corals that are colonial marine organisms that deposit a calcium carbonate exoskeleton through a calcification process. Porites panamensis generates a pattern of growth bands on its skeleton that can be used to estimate changes in calcification over time in response to environmental changes. In this way, in the last two decades, it has been observed that calcification has decreased in different regions of the world, which has been associated with the effects of the increase in anthropogenic carbon dioxide. Therefore, refuge areas for corals have been proposed, such as Bahía de los Ángeles, where there is a development of coral communities. The present study aims to analyze the temporal trend of the growth and porosity parameters of the P. panamensis skeleton using the sclerochronology technique and digital petrographic images, respectively. The results indicate a 69% reduction in the calcification rate of 10% in the density of the skeleton, of 39% in the extension rate, and 21% in the porosity of the skeleton during the 16 years analyzed. Likewise, it was observed that this reduction in growth parameters may be a consequence of the 2014-2017 El Niño event that generated positive anomalies in sea surface temperature in BLA. Finally, it was observed that the extension rate and porosity have a positive linear relationship, which suggests that P. panamensis underwent a structural change in the skeleton in response to the El Niño event 2014 -2017. This study shows that El Niño events have negative effects on the growth of P. panamensis and a method is proposed to be able to quantify the porosity of the skeleton for later studies.

Dedicatoria

Con todo amor y respeto:

Al mar... Porque sin él yo no sería absolutamente nada...

A mis abuelos: Mari, Mauro, Pedro y Vicky, porque siempre están y estarán en todo momento conmigo, tatuados en el corazón y la piel.

A mis padres: Porque son uno de los tesoros más grandes que tengo... por haber estado en los mejores y peores momentos de mi vida.

A mi hermanita: Danielita de mi corazón, porque tú me has enseñado otro lado de la vida... Por reír, cantar, bailar y llorar conmigo, simplemente por poder mirarte crecer... Te amo.

A todos aquellos que no están más pero que hicieron que mejorara en todos los aspectos...

Agradecimientos

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

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)** por el apoyo económico brindado durante el periodo 2018-2020 para realizar mis estudios de maestría.

Al Fondo Sectorial de Investigación para la Educación en la convocatoria Ciencia Básica 2017-18 (CONL, A1-S-21581) por los fondos proporcionados para el desarrollo de esta investigación.

Al personal de la **Reserva de la Biósfera Zona Marina de Bahía de los Ángeles, Canal de Ballenas y de Salsipuedes,** por las facilidades para realizar esta investigación.

Al laboratorio de **Esclerocronología, ecología y pesquerías de la zona costera** por haberme permitido procesar las muestras para el desarrollo de mi tesis.

Al laboratorio de **Petrografía** por el material proporcionado y haberme permitido procesar las muestras para el desarrollo de mi tesis.

A mi codirector **Rafael Andrés Cabral Tena** por todos los consejos e ideas que siempre aclaraban mis dudas. Por siempre ser tan comprensible y abierto ante mis ideas o dudas. Y por último, sobre todo por tu amistad. Muchas gracias.

A mi codirector **Carlos Orión Norzagaray López** por haberme enseñado varias formas de analizar los datos, por resolver mis dudas y por ser comprensible y abierto. Muchas gracias.

A mis sinodales **Luis Alberto Delgado Argote** y **Luis Eduardo Calderón Aguilera** por haberme brindado aunque fuese un poco de su conocimiento y por sus correcciones.

A Víctor Pérez Arroyo del laboratorio de petrografía, por haberme enseñado a procesar mis muestras.

A **Gabriel Rendón Márquez** por haberme brindado un poco de su conocimiento en el procesamiento de mis muestras.

A **mis compañeros de la generación 2018-2020** por haberme dado la oportunidad de conocerlos. Por todas las carcajadas y preguntas desconcertantes a media noche. Gracias por todo.

A **Adonis** que ha aguantado este último periodo de la maestría. Muy inesperado pero ha valido cada momento, incluyendo un perrito gordito: **Pachi.**

A mi familia que siempre han estado ahí para apoyarme hasta en la distancia. Muchas gracias.

Tabla de contenido

Página

Resumen en español	ii
Resumen en inglés	iii
Dedicatorias	iv
Agradecimientos	v
Lista de figuras	viii
Lista de tablas	x
Capítulo 1. Introducción	1

apicale		-							
1.1	Antecedentes	5							
1.2	Justificación	6							
1.3	Hipótesis								
1.4	Objetivos	7,8							
	1.4.1 Objetivo general	8							
	1.4.2 Objetivos específicos	8							

Capítulo 2. Metodología	9
2.1 Área de estudio	9
2.2 Trabajo de campo	10
2.3 Trabajo de laboratorio	10
2.3.1 Obtención de lajas	10
2.3.2 Estimación de parámetros de crecimiento	12
2.4 Porosidad del esqueleto	15
2.5 Medición de longitud de estructura	19
2.6 Análisis de series de tiempo de variables ambientales	19
2.7 Análisis estadístico	20

Capítulo 3. Resultados	
3.1 Parámetros de crecimiento	
3.2 Variabilidad temporal de los parámetros de crecimien	to 22
3.3 Relación entre parámetros de crecimiento	
3.4 Porosidad del esqueleto	

3.5 Variabilidad temporal de la porosidad	24
3.6 Relación de la porosidad del esqueleto con los parámetros de crecimiento	25
3.7 Relación del grosor de la estructura con los parámetros de crecimiento	26
3.8 Relación de los parámetros de crecimiento con TSM y Clorofila a	27
Capítulo 4. Discusión	30
4.1 Parámetros de crecimiento	30
4.2 Variabilidad temporal de los parámetros de crecimiento	32
4.3 Grosor de estructuras y porosidad del esqueleto	36
Capítulo 5 . Conclusiones	39
Literatura citada	41
Anexos	46

Lista de figuras

Figura		Página
1	Proceso de acidificación oceánica	3
2	Sitio de estudio en Bahía de los Ángeles	9
3	Colonia de Porites panamensis	11
4	Perfil de densidad óptica en un transecto en una laja de Porites panamensis	13
5	Perfil de valores de gris y distancia	14
6	Perfil de densidad óptica y extensión	15
7	Radiografía de una laja del esqueleto de Porites panamensis	16
8	Corte petrográfico del esqueleto de Porites panamensis	18
9	Cuantificación de la porosidad del esqueleto de Porites panamensis	18
10	Sección petrográfica del esqueleto con mediciones del grosor de estructura	19
11	Línea de tiempo de la TSM en Bahía de los Ángeles	20
12	Promedio de los parámetros de crecimiento de cada periodo de recolecta	21
13	Tendencia temporal de los parámetros de crecimiento	22
14	Relación de los parámetros de crecimiento de P. panamensis	23
15	Promedio de la porosidad del esqueleto por cada periodo de recolecta	24
16	Tendencia temporal de la porosidad del esqueleto de Porites panamensis	24
17	Tendencia temporal de la porosidad por tiempo de recolecta	24
18	Relación de los parámetros de crecimiento con la porosidad del esqueleto	25,26
19	Relación del grosor de estructura del esqueleto y parámetros de crecimiento	27
20	Gráficas de la relación entre los parámetros de crecimiento con la TSM y Cla	28
21	Gráficas de la relación entre los parámetros de crecimiento con anomalías de la TSM y Cla	29
22	Relación de la tasa de extensión y la TSM en BLA	34
23	Relación entre el Índice de El Niño Oscilación del Sur y anomalías de la TSM en BLA	35

24	Modelo conceptual de la porosidad del esqueleto de P. panamensis de BLA09 y	38
	BLA19	
25	Variabilidad mensual de la TSM y $\Omega_{aragonita}$ superficial (0m) en BLA para 2018	46

Lista de tablas

Tabla		Página
1	Morfotipo de las colonias recolectadas	10
2	Número de cuadrantes analizados por fotografía	18
3	Parámetros de crecimiento de <i>P. panamensis</i> en diferentes sitios del Pacífico mexicano	31
4	Datos de TSM en BLA	47
5	Promedio de la TSM en invierno y verano	47

Capítulo 1. Introducción

Los arrecifes coralinos son ecosistemas marinos con una gran biodiversidad descrita, se estima que poseen un tercio de las especies descritas en todo el océano y proveen diferentes bienes y servicios ecosistémicos, como brindar refugio para diferentes especies, proteger la línea de costa, además de ser zonas pesqueras (Veron *et al.* 2009). Estos ecosistemas son formados, principalmente por corales hermatípicos los cuales son organismos conformados por una colonia de pólipos que depositan un exoesqueleto de carbonato de calcio (CaCO₃) mediante un proceso denominado calcificación (Hoegh-Guldberg *et al.* 2007; Pandolfi *et al.* 2011; Allemand *et al.* 2011).

La calcificación coralina es un proceso metabólico donde cada pólipo bombea iones de calcio (Ca²⁺) y carbonato (CO₃⁻²) disueltos en el medio marino hacia un compartimento denominado capa calicoblástica, donde se forma el esqueleto (Cohen y Holcomb, 2009). La capa calicoblástica, se ubica en la base de los pólipos, entre el tejido vivo y el exoesqueleto calcáreo, está aislada del medio externo lo que facilita que los corales generen una sobresaturación de iones de Ca²⁺ y CO₃⁻² promoviendo la precipitación inorgánica de CaCO₃ y conseguir la formación del exoesqueleto (Allemand *et al.* 2011). Por lo anterior, se considera que el estado de saturación de la aragonita (Ω_{arag}) es un factor ambiental importante para los corales, ya que es la forma mineral de CO₃⁻² en que los corales depositan su exoesqueleto (Allemand *et al.* 2011). El Ω_{arag} del océano es calculado mediante la siguiente fórmula:

$$\Omega_{arag} = \frac{[Ca^{2+}][CO_3^{-2}]}{K_{sp}}$$
(1)

Donde $[Ca^{2+}]$ y $[CO_3^{-2}]$ son las concentraciones de calcio y carbonato disueltos en el agua y K_{sp} es una constante de solubilidad para la aragonita y Ω_{arag} es una variable que nos indica si el agua de mar está saturada ($\Omega_{arag} > 1$) o subsaturado ($\Omega_{arag} < 1$).

Knutson *et al.* (1972) describieron un patrón de bandas de diferente densidad en cortes del esqueleto coralino utilizando imágenes de rayos X. En dicho patrón de crecimiento se muestran bandas alternadas de alta y baja densidad que representan épocas de mayor y menor depósito de material calcáreo durante un año (Allemand *et al.* 2011). Se ha observado que el proceso de calcificación y la formación de las bandas de crecimiento están controlados por diferentes factores ambientales lo cual le confiere al esqueleto coralino la característica de ser un registro histórico de los cambios ambientales (Cooper *et al.* 2008).

Entre los factores que controlan la formación de bandas de distinta densidad son: la disponibilidad de nutrientes, la turbidez, la sedimentación, la salinidad, la temperatura de la superficie del mar (TSM), la luz, el pH y el estado de saturación de los carbonatos (Ω) siendo los últimos cuatro los factores más importantes (Barnes & Lough, 1993; Marubini y Atkinson, 1999; Carricart, 2007; Fabricius *et al.* 2011; Cabral-Tena *et al.* 2013; Norzagaray-López *et al.* 2015; Medellín-Maldonado *et al.* 2016). El análisis de las bandas de crecimiento de corales escleractínios puede brindar información histórica sobre tres características del crecimiento coralino: 1) tasa de extensión del esqueleto (TE; cm año⁻¹), que es la distancia entre dos bandas de igual densidad que son reveladas por rayos X, 2) densidad del esqueleto (DE; g cm⁻³), que es la cantidad de CaCO₃ depositado en un determinado volumen del esqueleto coralino y 3) tasa de calcificación (TC; g cm⁻² año⁻¹), es el producto de la TE del esqueleto y la DE, y que expresa cuánto material carbonatado está depositando el coral en un área y tiempo determinados (Carricart-Gavinet y Barnes, 2007; Carricart, 2007; Lough y Cooper, 2011).

Actualmente, la superficie del océano está sobresaturada en la formación de aragonita ($\Omega_{arag} > 1$; Jiang *et al.* 2015), indicando que la concentración de iones de CO_3^{-2} en solución es suficiente para formar el esqueleto coralino y arrecifes coralinos (Kleypass *et al.* 1999; Cohen y Holcomb, 2009). Sin embargo, a pesar de que las condiciones parecen favorables para el crecimiento coralino, se ha reportado que la TC ha ido disminuyendo el tiempo (Cooper *et al.* 2008; De'ath *et al.* 2009; Carricart-Ganivet *et al.* 2012) lo cual ha sido asociado al aumento de la TSM y decremento del pH en el mar (Carricart *et al.* 2012; Mollica *et al.* 2018; Lizcano-Sandoval *et al.* 2019).

La acidificación oceánica (AO) y el calentamiento global son consecuencia del incremento de la concentración del dióxido de carbono (CO₂) en la atmósfera (Williamson y Widdicombe, 2018; Laffoley y Baxter, 2016). Por una parte, el proceso de acidificación (Figura 1) ocurre cuando el CO₂ se disuelve en la superficie del mar, posteriormente reacciona con el agua y forma ácido carbónico (H₂CO₃), que a su vez pierde un ion de hidrógeno (H⁺) y forma el ion bicarbonato (HCO₃⁻¹). Posteriormente, y dependiendo de las características termohalinas del agua este ion pierde otro ion H⁺ formando iones de carbonato (CO₃⁻²). Un aumento en la presencia de CO₂ puede dar lugar a un desbalance en estas reacciones, aumentando la presencia del ion H⁺, lo cual disminuye el pH y Ω_{arag} (Doney *et al.* 2009). Por otro lado, el CO₂ también es conocido como un gas que contribuye al incremento de la temperatura global debido a su alta capacidad calorífica (Laffoley y Baxter, 2016). En este sentido, el estrés por aumento de la temperatura y AO causado por el aumento gradual del CO₂ en la atmósfera (NOAA, 2020) podrían ocasionar un ambiente desfavorable para el crecimiento coralino (Veron *et al.* 2009; Fantazzini *et al.* 2015).

OCEAN ACIDIFICATION



Figura 1. Proceso de acidificación oceánica. Tomado de Williamson y Widdicombe (2018).

Los parámetros de crecimiento varían en función de las variables ambientales (Lough y Cooper,2011), por lo que el análisis de ellos es necesario para entender cómo responden los corales ante los cambios ambientales (Carricart-Ganivet, 2004). De esta forma, se ha observado que las variaciones en la TC están asociada a la disminución o aumento en la DE y TE (Cooper *et al.* 2008; Mollica *et* al. 2018; Lizcano-Sandoval *et al.* 2019). Los cambios en los parámetros de crecimiento coralino modifican el esqueleto en un nivel estructural (Bucher *et al.* 1998), lo que significa que el coral cambia el acomodo de los bloques calcáreos (como unidad de construcción del esqueleto) como respuesta a los cambios ambientales (Wall *et al.* 2019). Por ejemplo, se ha observado en corales del género *Acropora* spp. que la porosidad del esqueleto aumenta cuando la DE disminuye (Bucher *et al.* 1998; Roche *et al.* 2010).

La porosidad del esqueleto coralino tiene un impacto en la supervivencia a nivel individual y poblacional de los corales (Fantazzini *et al.* 2015). El aumento en la porosidad de los esqueletos coralinos debilita su resistencia a fuerzas físicas, como el oleaje o tormentas, así como ante agentes bioerosionadores (Bucher *et al.* 1998; Madin *et al.* 2008), de tal forma que el material carbonatado disponible para la formación del

arrecife puede disminuir, lo que representaría la pérdida de cobertura de los ecosistemas arrecifales y sus servicios ecosistémicos (Roche *et al*. 2010).

Los estudios esclerocronológicos realizados en esqueletos de corales indican que, en las últimas dos décadas, la TC ha disminuido a través del tiempo, como se ha observado en Australia (De'ath *et al.* 2009; Cooper *et al.* 2008), en el Caribe (Carricar-Ganivet *et al.* 2012; Lizcano-Sandoval *et al.* 2018) y, en Florida (Rippe *et al.* 2018). Los autores suelen asociar la disminución de la TC con cambios en la química del mar y por el aumento de la TSM (Lizcano- Sandoval *et al.* 2019; Cooper *et al.* 2008; Mollica *et al.* 2018). Por lo anterior, ante la tendencia actual del CO₂ y los efectos negativos que pueden causar en la calcificación coralina, se han propuesto zonas que podrían ser refugios temporales para los corales. Por ejemplo, se ha propuesto que las zonas profundas y algunas zonas donde ocurren procesos de surgencia podrían contrarrestar el efecto del incremento en la TSM (Riegl y Piller, 2003; Halfar *et al.* 2005; Randall *et al.* 2020).

Una zona de surgencia que se ha propuesto como un área de refugio coralino es Bahía de los Ángeles (BLA), ubicada en el Golfo de California (Halfar *et al.* 2005). BLA es considerado como un sitio con condiciones ambientales subóptimas para el desarrollo de corales, ya que presenta procesos de surgencia que, además de aumentar la concentración de nutrientes disueltos en el agua, aumentan la concentración del carbono inorgánico disuelto que, a su vez, disminuyen el pH y el Ω_{arag} . Además, existen cambios estacionales muy marcados en la TSM que oscilan entre los 13°C en invierno hasta los 30°C en verano (Cabral-Tena *et al.* 2013; Halfar *et al.*2005; Amador-Buenrostro *et al.*1991; Torres-Delgado *et al.* 2013). Sin embargo, a pesar de las condiciones ambientales que presenta BLA se han registrado trece especies coralinas (11 azooxantelados y dos zooxantelados) de entre las cuales, se encuentra *Porites panamensis* (Reyes-Bonilla *et al.* 2007).

Porites panamensis tiene un papel ecológico de gran relevancia en zonas de baja diversidad de corales, como en la costa del Pacífico oriental, debido a que es uno de los principales calcificadores, con una amplia distribución desde el alto Golfo de California (31°N) hasta Colombia (3°N) (Cabral-Tena *et al.* 2013; Del Río-Portilla *et al.* 2014). Además, la alta plasticidad morfológica y fisiológica de *P. panamensis* le permite sobrevivir en ambientes desfavorables en comparación con otros corales, por lo tanto esta especie puede ser un modelo natural ante las predicciones de cambio climático (Del Río-Portilla *et al.* 2014; Norzagaray *et al.* 2015).

En vista de que la DE disminuye en el Caribe, Florida, Australia, China y Panamá derivado de los cambios en la química del agua y el incremento de la TSM (Rippe *et* al. 2018; Mollica *et* al. 2018; Lizcano-Sandoval *et al.* 2019), es posible que el esqueleto de *P. panamensis*, el cual posee un patrón de bandas de crecimiento pueda darnos información sobre cómo los cambios ambientales que se presentan en BLA afectan los parámetros de crecimiento de esta especie. Además, dada su alta plasticidad morfológica es posible que *P. panamensis* pueda brindarnos información como un modelo ante las predicciones de cambio climático.

1.1 Antecedentes

Se ha encontrado evidencia que señala que las TC de varias especies de corales escleractinios está disminuyendo con el paso del tiempo en diferentes ecorregiones (Cooper *et al.* 2008; Lough, 2008; De'ath *et al.* 2009). Por ejemplo, Carricart-Ganivet *et al.* (2012) observaron que, en colonias de *Porites* spp. y *Orbicella* spp. que habitan en Australia y en el Caribe mexicano, respectivamente, la TC ha disminuido a través del tiempo debido a un aumento progresivo de la TSM. Además, generan un modelo de la tendencia de la TSM y de la calcificación hasta el año 2100, el cual muestra que la calcificación de *Porites* spp. se ve disminuida hasta cero. En contraste, la calcificación de *Orbicella* spp. se verá disminuida hasta un 40% en el año 2100, lo cual significaría una gran pérdida de material calcáreo para la construcción de los arrecifes de estas regiones.

Lizcano-Sandoval *et al.* (2018) analizaron la tendencia de los parámetros de crecimiento de *Orbicella faveolata* y su relación con diferentes factores ambientales, observando que la TC ha disminuido un 25% desde 1963 hasta el 2005. La disminución en la TC fue causada por la disminución de la DE. Por otro lado, encontraron una relación negativa entre la DE con la TSM, la Ω_{arag} y la oscilación multidecadal del Atlántico, lo cual nos sugiere que la DE es un parámetro altamente sensible ante los cambios ambientales.

Mollica *et al.* (2018) analizaron el efecto de la Ω_{arag} en el agua de mar y Ω_{arag} de la capa calicoblástica sobre los parámetros de crecimiento del género *Porites* spp. Los autores encontraron que la AO reduce el Ω_{arag} en la capa calicoblástica. Además, observaron que existe una relación directa de la Ω_{arag} con la DE, por lo que afirman que el proceso de AO tiene un impacto negativo en el proceso de calcificación. Finalmente, los autores generaron un modelo predictivo para finales del siglo XXI y observaron una disminución de hasta el 20% en la DE.

1.2 Justificación

Los arrecifes coralinos son de gran importancia ecológica y económica, sin embargo, el panorama ha sido desfavorable para los corales ya que la TC ha ido disminuyendo con el paso del tiempo lo cual ha sido atribuido a los efectos del cambio climático. No obstante, se han propuesto zonas de refugio como BLA, la cual alberga diferentes especies de corales incluyendo *P. panamensis* la cual ha sido identificada como una especie con una gran plasticidad como respuesta a los cambios ambientales. En este sentido, analizar los parámetros de crecimiento en un lapso de 16 años puede arrojar información sobre la tendencia y respuesta de este coral ante los cambios ambientales de BLA, además de brindarnos información sobre el estado de conservación de esta especie.

Asimismo, *P. panamensis* está ampliamente distribuido en las costas del Pacífico Oriental debido a su alta plasticidad morfológica y fisiológica, la cual le permite adaptarse a los cambios ambientales donde se desarrolla. BLA es considerado como un sitio con condiciones desfavorables para el crecimiento coralino, sin embargo, existe el desarrollo y crecimiento de una población de *P. panamensis* por lo que es posible que las colonias de *P. panamensis* que ahí habitan podrían servir como una población modelo que ayuden a mejorar nuestro entendimiento sobre cómo responde la calcificación ante las predicciones de cambio climático.

Es importante resaltar que la porosidad del esqueleto no se considera como un parámetro importante en estudios anteriores, a pesar de que los cambios en la porosidad pueden generar fortaleza o debilidad del esqueleto ante procesos erosivos. Es por ello que es importante analizar este parámetro en una escala temporal extensa (16 años), ya que podría proveer de información valiosa sobre cómo son utilizados los bloques de construcción por *P. panamensis* en la formación del esqueleto a través del tiempo, pudiendo ser propuesto como un nuevo parámetro a considerar para tener un mayor entendimiento del proceso de calcificación. Por lo anterior nos planteamos las siguientes preguntas de investigación:

¿Los parámetros de crecimiento como la tasa de extensión, la densidad del esqueleto, la tasa de calcificación y la porosidad del esqueleto de *Porites panamensis* presentan alguna tendencia temporal entre 2009 y 2019?

¿Los valores de los parámetros de crecimiento de *Porites panamensis* en BLA son diferentes en comparación con los valores reportados de *P. panamensis* en otros sitios del Pacífico mexicano?

1.3 Hipótesis

Debido a que la evidencia en otros estudios muestra que la TE no presenta ninguna tendencia, se considera que la TE de *P. panamensis* no ha disminuido con el tiempo.

Debido a que se ha reportado que la densidad del esqueleto coralino tiene una relación negativa en ambientes con condiciones subóptimas con respecto a la temperatura y estado de saturación de aragonita, en BLA, la cual posee un ambiente subóptimo para el crecimiento coralino, se espera que la densidad del esqueleto de *Porites panamensis* haya disminuido con el tiempo.

Debido a que la DE y la porosidad tienen una relación inversamente proporcional, la porosidad del esqueleto de *P. panamensis* que habita en BLA ha aumentado.

Considerando las condiciones subóptimas de BLA, nos planteamos que los parámetros de crecimiento de *P. panamensis* en BLA serán menores en comparación con otras áreas del Pacífico mexicano, las cuales son consideradas como óptimas para el desarrollo de arrecifes coralinos.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Determinar si en Bahía de los Ángeles los parámetros del crecimiento de *P. panamensis* presentan una tendencia a disminuir con el tiempo.

1.4.2. Objetivos específicos

Determinar si la tasa de extensión, la densidad del esqueleto y la tasa de calcificación de *P. panamensis* ha disminuido a través del tiempo.

Determinar si la porosidad del esqueleto de *P. panamensis* ha disminuido a través del tiempo.

Comparar los parámetros de crecimiento de *P. panamensis* en colonias recolectadas en 2009 con colonias recolectadas en 2019.

Contrastar los parámetros de crecimiento de *P. panamensis* en Bahía de los Ángeles con colonias de la misma especie que habitan otros sitios del Pacífico mexicano.

2.1 Área de estudio

Bahía de los Ángeles (BLA) está situada en el norte del Golfo de California entre los 29° 00' N y 113°O (Figura 2). Las dimensiones de la bahía son de 16 km de largo por 6.4 km de ancho. La pendiente es poco pronunciada con profundidades de 50 m en el centro de los canales que comunican con el Canal de Ballenas (Amador-Buenrostro *et al.* 1991). BLA es un área desértica con escasa precipitación (60.5 mm año⁻¹) siendo los meses de julio a octubre cuando es mayor. Tiene un sistema de vientos dominantes con una marcada variación estacional (Amador-Buenrostro *et al.* 1991; Cavazos, 2008). La temperatura anual media del aire es de 22.7°C, en donde los meses más fríos son enero y febrero (~11°C) y los meses más calurosos son julio y agosto (~35°C) (Cavazos, 2008).



Figura 2. Sitio de estudio en Bahía de los Ángeles. El triángulo rojo indica el sitio de recolecta de las colonias de *P*. *panamensis*.

2.2 Trabajo de campo

Se realizaron dos muestreos para recolectar colonias de *P. panamensis* (Tabla 1. El primer muestreo se realizó en 2009 (BLA09), en el cual se recolectaron nueve colonias de tipo masivo, sin embargo, sólo se utilizaron cinco para los análisis esclerocronológicos. El segundo muestro se realizó en 2019 (BLA19), en el cual, se recolectaron 6 colonias con un morfotipo masivo y columnar. Cada colonia coralina fue recolectada manualmente, empleando martillo y cincel durante una inmersión con equipo SCUBA a una profundidad menor de 10m.

ID	Mortotipo
BLA09-1	Masivo
BLA09-2	Masivo
BLA09-3	Masivo
BLA09-4	Masivo
BLA09-5	Masivo
BLA19-1	Masivo
BLA19-2	Columnar
BLA19-3	Columnar
BLA19-4	Masivo
BLA19-5	Masivo
	BLA09-1 BLA09-2 BLA09-3 BLA09-4 BLA09-5 BLA19-1 BLA19-2 BLA19-3 BLA19-4 BLA19-5

Tabla 1. Morfotipo de las colonias recolectadas

Las colonias coralinas recolectadas fueron seleccionadas al azar considerando que no presentaran síntomas de alguna enfermedad o blanqueamiento. Una vez recolectadas, fueron transportadas en cubetas de plástico al laboratorio donde, posteriormente, se les realizó un tratamiento de secado al aire libre y a sol directo durante dos semanas.

2.3 Trabajo de laboratorio

2.3.1 Obtención de lajas

Para obtener las lajas, se utilizó una sierra de alta velocidad con disco diamantado. La sierra utilizada tuvo un grosor de 1mm. Cada colonia fue cortada a lo largo de eje máximo de crecimiento (Figura 3.b) y cada laja tuvo un grosor aproximado de 7 mm. Para evitar el sobrecalentamiento de la cortadora, se empleó como lubricante una mezcla de aceite mineral de 20% y agua al 80%.









Debido a que al realizar los cortes de las lajas se generan "lodos", las lajas fueron lavadas con abundante agua para eliminar residuos generados por el corte y, finalmente, secadas en un horno a 80°C durante 24 h.

Una vez secas, se midió el grosor de las lajas con un Vernier con una precisión de 0.01mm y aquellas lajas que tenían un grosor mayor a 7mm fueron limadas utilizando una herramienta rotatoria inalámbrica (Dremel 7700) hasta obtener un grosor aproximado de 7mm. Las lajas resultantes fueron nuevamente lavadas y secadas en un horno a 80°C durante 24h.

2.3.2 Estimación parámetros de crecimiento

Densidad del esqueleto

Para obtener el patrón de bandas de crecimiento en las lajas, se utilizó un mamógrafo digital que arrojó imágenes de rayos X. Cada laja se radiografió junto con un estándar de aragonita, obtenidos de *Tridacna maxima* de una densidad conocida (2.826 g cm⁻³), dicho estándar consistió de ocho bloques de un área de 2.5cm² y con diferentes grosores (9 a 118mm). Las lajas y el estándar de aragonita fueron expuestos a la fuente de emisión a una distancia de 30cm durante 60s.

Densitometría óptica

Se utilizó la técnica de densitometría óptica descrita por Carricart-Ganivet y Barnes (2007). En cada imagen se midió la densidad óptica (DO) de las lajas y del estándar de aragonita, que es el valor en escala de grises de cada pixel (el rango de la escala de grises es de 1 a 255 unidades) utilizando el programa ImageJ.

La DO se midió en un área de 0.15 cm² en la parte central de cada bloque del estándar de aragonita. Posteriormente, se obtuvo un ajuste exponencial con cada uno de los valores medidos de DO. Con la finalidad de obtener un ajuste lineal (y= ax + b), los valores de DO obtenidos se transformaron a su logaritmo natural (ln(DO)), se obtuvo el coeficiente de determinación (r²) del modelo lineal y se utilizó el mejor modelo obtenido (r²>0.80).

La ecuación del ajuste de la DO (y= ax + b) muestra la relación entre la densidad ($P_{estándar}$), el grosor del bloque de aragonita ($X_{estándar}$) y la densidad óptica (InDO):

$$P_{estándar} * X_{estándar} = (InDO-b)/a$$
(2)

donde *a* y *b* son constantes del ajuste lineal; *a* representa el factor de ajuste de densidad y *b* intercepto o densidad mínima por radiografía.

Para estimar la densidad anual en cada laja de los corales, se trazó un transecto de longitud variable sobre el eje de crecimiento principal, sin embargo, antes de realizar los transectos, las muestras analizadas debieron cumplir con las siguientes características: 1) el área debió presentar bandas de crecimiento

2) el transecto debió estar ubicado a lo largo del eje de crecimiento principal (zona donde el bandeo presenta mínima curvatura) y

3) presentar la menor erosión posible.

Con lo anterior, se generó un perfil de densidad óptica (Figura 4), donde cada pixel asume un valor de gris a lo largo de transecto de medición. Se midió el grosor de la laja cada centímetro a lo largo del eje máximo de crecimiento hasta la base con un vernier digital para obtener un promedio del grosor de las lajas.



Figura 4. Perfil de densidad óptica en un transecto en una laja de Porites panamensis

Se estableció la siguiente relación, cuando la exposición (energía de rayos X y tiempo de exposición) de una laja de coral fue igual al estándar de aragonita en una misma radiografía.

$$P_{coral} * X_{coral} = P_{estándar} * X_{estándar}$$
(3)

Así la densidad del coral (P_{coral}) y su grosor (X_{coral}) son equivalentes a la densidad (P_{estándar}) y grosor del estándar (X_{estándar}), lo cual nos permite conocer la densidad del coral:

$$P_{\text{coral}} = P_{\text{estándar}} * X_{\text{estándar}} / X_{\text{coral}}$$
(4)

Combinando la ecuación 3 y 1 del ajuste de la escala de gris, se obtiene una ecuación que permite calcular la DE para las lajas de coral:

$$P_{\text{coral}} = \left[\left(\text{InDO-}b \right) / a \right] / X_{\text{coral}}$$
(5)

Densidad anual del esqueleto

Una vez obtenidos los resultados de DE a lo largo de los transectos, se obtuvieron los promedios anuales de densidad, suponiendo que un año de crecimiento coralino equivale a un par de bandas de distinta densidad (Knutson *et al.* 1972), es decir, de valle a valle en el perfil de DO (Figura 5). Los resultados que se muestran en esta investigación son a partir de datos del año inmediato anterior de cuando se recolectaron las muestras (Lough y Barnes, 2000)



Figura 5. Perfil de valores de gris y distancia, en corchetes se muestra el año correspondiente de crecimiento coralino.

Tasa de extensión lineal

Se obtuvo la TE utilizando perfiles de DE anteriormente descritos. En estos perfiles de densidad se identificaron los picos de alta y baja densidad, los cuales representan las bandas de mayor y menor DE,

por lo que, de acuerdo con Knutson *et al*. (1979), midiendo la distancia entre cada pico de la misma densidad podemos estimar el crecimiento de aproximadamente un año de la colonia (Figura 6).



Figura 6. Perfil de densidad óptica y extensión de laja de *P. panamensis.* El corchete indica aproximadamente un año de crecimiento y las líneas punteadas indican las distancias que se tomaron en cuenta para determinar la extensión anualmente.

Tasa de calcificación

La TC se calculó utilizando la siguiente fórmula:

$$TC = \rho_i * Ex_i \tag{6}$$

donde TC es la tasa de calcificación, p_i es la densidad anual del esqueleto y Ex_i es el valor de la extensión lineal del coral para el año *i*.

2.4 Porosidad del esqueleto

Cortes y pulidos

Se realizó la cuantificación relativa de la porosidad del esqueleto de *P. panamensis* utilizando métodos petrográficos. Para ello, se realizó nuevamente un corte paralelo en la zona donde se reveló el patrón de bandas de crecimiento utilizando una cortadora de alta de velocidad y agua como lubricante (Figura 7).



Figura 7. Radiografía de una laja del esqueleto de *Porites panamensis*. Las líneas punteadas representan el corte paralelo que se realizó en cada una de las muestras.

Una vez obtenidos los cortes, se pulió el lado de la laja que no tuviera bioerosión o tuviera la menor bioerosión posible, utilizando carburo de silicio como abrasivo y una máquina pulidora. Debido a que el material abrasivo dejó restos en las muestras coralinas, se procedió a realizar un proceso de limpiado para eliminar dichos restos utilizando un limpiador ultrasónico Cole-Parmer durante 5 minutos, procedimiento que fue repetido hasta la completa eliminación de restos de material abrasivo en las muestras coralinas. Una vez limpias las muestras fueron secadas en un horno a 60°C durante 24h.

Posterior a las 24h del secado, se procedió a impregnar los cortes utilizando resina epóxica y un endurecedor EpoxiCure (Buehler, USA) para solidificar la resina. Para preparar la resina se mezclaron 20ml de resina y 5ml de endurecedor, los cuales se agitaron durante 10s y se vaciaron en un recipiente con las muestras hasta cubrir completamente la muestra, posterior a esto, se dejaron reposar durante 72h.

Una vez endurecida la resina, se eliminó el exceso de resina utilizando la cortadora de alta velocidad, para posteriormente pulir nuevamente utilizando carburo de silicio como abrasivo y, de igual manera, se colocaron en el limpiador ultrasónico para eliminar los residuos del abrasivo. Finalmente las muestras se secaron en un horno a 60°C durante 24 h.

Para finalizar, las muestras ya secas fueron pegadas en un portaobjetos utilizando una resina epóxica y un endurecedor Loctite (Henkel, USA) las cuales se mezclaron en partes iguales y se dejaron reposar durante 24h para su endurecimiento. Una vez secas, las muestras fueron cortadas y pulidas con una cortadora petrográfica, hasta obtener un grosor aproximado de 40 µm en cada muestra.

Captura de imágenes

Cada una de las muestras fue fotografiada con ayuda de un microscopio estereoscópico, en caso de que alguna muestra necesitara más de dos fotografías, éstas se unieron a través de capas para formar una imagen única utilizando el programa GIMP versión 2.10.14. Después, se escalaron las imágenes en el programa ImageJ.

Cuantificación de la porosidad

Una vez escaladas las imágenes, se recortaron en cuadrantes de acuerdo con el promedio de la TE de cada una de las lajas correspondiente, con la finalidad de obtener diferentes cuadrantes que correspondieran aproximadamente a un año de crecimiento coralino (Figura 8). Posteriormente, cada una imagen fue modificada a un formato de 8bits y se ajustó el brillo y contraste para facilitar la identificación de los poros y el material calcáreo.

Para lograr ésto, se usó el programa Coral Point Count (CPC; <u>https://cnso.nova.edu/cpce/index.html</u>). Se arrojaron 100 puntos al azar en cada cuadrante y para cada punto se determinó si correspondía a poro o material calcáreo. Este procedimiento se realizó por triplicado para cada cuadrante en cada muestra (Figura 9). En la Tabla 2, se muestra el número de cuadrantes realizados a cada una de las lajas.



Figura 8. Corte petrográfico del esqueleto de *Porites panamensis*. Los recuadros amarillos son las secciones correspondientes al promedio de su TE



Figura 9. Cuantificación de la porosidad del esqueleto de Porites panamensis.

ID	Número de cuadrantes	ID	Número de cuadrantes
BL1.09	7	BL1.19	6
BL2.09	7	BL2.19	5
BL3.09	4	BL3.19	5
BL4.09	4	BL4.19	5
BL5.09	4	BL5.19	NA

Tabla 2. Número de cuadrantes analizados por fotografía.

2.5 Medición de longitud de estructura

Se realizaron mediciones del grosor de material calcáreo que se encuentra entre dos poros de los cuadrantes utilizados para determinar la porosidad del esqueleto (Figura 10). Se realizaron 30 mediciones en cada uno de los cuadrantes utilizando el programa ImageJ.



Figura 10. Sección petrográfica del esqueleto de *Porites panamensis*. Las líneas amarillas muestran las mediciones del grosor de la estructura calcárea.

2.6 Análisis de series de tiempo de variables ambientales

Con el fin de evaluar si las variables ambientales en la zona cercana a BLA (28°56'N, 113°22'O) tiene influencia sobre los parámetros de crecimiento medidos, se obtuvieron datos satelitales de la TSM desde julio del 2002 hasta enero del 2020 y Clorofila *a* (Cla g cm⁻³) a partir de la plataforma Giovanni (<u>http://giovanni.gsfc.nasa.gov</u>) para el periodo de tiempo del análisis esclerocronológico. Los datos obtenidos fueron promedios mensuales, con una resolución espacial de 4 km. Los datos representan la dinámica de la región de las grandes islas, la cual está influenciada por la región del Canal de Ballenas (Hernández-Ayón *et al.* 2007).

Los datos satelitales fueron filtados con una media móvil de 12 meses, con la finalidad de resaltar las variaciones de la TSM y la Cla. Asimismo, se obtuvieron las anomalías de la TSM y Cla, las cuales fueron calculadas como el valor observado de la variable por mes menos el valor promedio de la serie de datos obtenidos del satélite, finalmente, se realizó el mismo filtro con la media móvil de las anomalías como se muestra en la Figura 11.



Figura 11. Línea de tiempo de la TSM en BLA. La gráfica muestra la variación anual de la TSM. La línea gris representa los datos observados de la TSM. La línea roja muestra la media móvil de la TSM.

2.7 Análisis estadístico

Se comprobó la normalidad y homocedasticidad con la prueba estadística Shappiro-Wilks y Bartlett, respectivamente, de cada grupo de recolecta (BLA09 y BLA19. Para contrastar entre las dos temporadas de recolecta (BLA09 *vs* BLA19) de los parámetros de crecimiento (TE, DE y TC) y los resultados de porosidad del esqueleto se les aplicó una prueba estadística de t-Student.

Para evaluar las tendencias temporales de los parámetros de crecimiento y porosidad, se realizó un análisis de regresión lineal simple para cada uno de los parámetros de crecimiento *vs* tiempo. Los datos que fueron utilizados en este análisis fueron los valores obtenidos por año de crecimiento de cada una de las lajas. De esta misma forma, se analizaron las relaciones entre los parámetros de crecimiento (TE *vs* DE, DE *vs* TC y TC *vs* TE).

Por último, se realizó un análisis de regresión lineal simple entre los parámetros de crecimiento y la porosidad del esqueleto. Para este análisis se utilizó el promedio anual de la porosidad (dado que se realizó por triplicado) con una desviación estándar en contraste con el valor anual de los parámetros de crecimiento. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en la plataforma R-Studio Team (2020; RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA; <u>http://www.rstudio.com/</u>).

3.1 Parámetros del crecimiento

Los parámetros de crecimiento de *P. panamensis* del periodo de muestreo de BLA09, comprenden un periodo de siete años (2002 - 2008), las colonias tuvieron entre 2 y 7 años de crecimiento. Los parámetros de crecimiento de las colonias de BLA19 comprenden un periodo de 6 años (2013 – 2018) y las colonias tuvieron entre 3 y 6 años de crecimiento.

Los promedios de los parámetros de crecimiento en BLA09 fueron TE = 0.63 ± 0.30 cm año⁻¹, DE = 0.97 ± 0.23 g cm⁻³ y TC = 0.67 ± 0.44 g cm⁻² año⁻¹. Por otro lado, el promedio de los parámetros de crecimiento de BLA19 fueron: TE = 0.22 ± 0.07 cm año⁻¹, DE = 0.87 ± 0.14 g cm⁻³ y TC = 0.20 ± 0.08 g cm⁻² año⁻¹ (Figura 12). Se observó una reducción en los parámetros de crecimiento del año 2002 al 2018, de los cuales, la TC y la TE fueron los parámetros que más se redujeron (~69% y ~39% respectivamente) y, por último, la DE se redujo ~10%.

El promedio de la TE (t_{36} = 0.23, p < 0.001) y TC (t_{36} = 4.66, p < 0.001) fueron significativamente diferentes en los dos periodos analizados. El promedio de la DE no presentó diferencias significativas entre los periodos de recolecta (t_{36} = 1.61, p = 0.1161).





Figura 12. Promedio de los parámetros de crecimiento (±DE) de cada periodo de recolecta (BLA, n=20 y BLA19, n= 18). a) Tasa de extensión lineal, b)Densidad del esqueleto y c) Tasa de calcificación

3.2 Variabilidad temporal de los parámetros de crecimiento

Los análisis de regresión lineal simple muestran que la TE, la DE y la TC han disminuido con el paso del tiempo (Figura 13) y los análisis estadísticos muestran que la tendencia de la tasa de extensión (r^2 = 0.55, p < 0.001, n=38), densidad (r^2 = 0.17, p < 0.01, n= 38) y tasa de calcificación (r^2 = 0.49, p < 0.001, n= 38) son significativas.





Figura 13. Tendencia temporal de los parámetros de crecimiento: a) tasa de extensión, b) densidad del esqueleto y c) tasa de calcificación. En cada gráfico se muestran los valores obtenidos por año de cada colonia (BLA09: n= 5; BLA19: n= 5). Los puntos negros representan los valores del grupo BLA09. Los triángulos negros representan los valores del grupo BLA19.

3.3 Relación entre parámetros de crecimiento

El análisis de regresión lineal simple entre los parámetros de crecimiento reveló una tendencia lineal positiva en todos los casos (Figura 14). De acuerdo con los análisis estadísticos, la relación entre la tasa de extensión *vs* calcificación (r^2 = 0.94, *p* < 0.001, n= 38), densidad *vs* extensión (r^2 = 0.42, *p* < 0.001, n= 38) y densidad *vs* calcificación (r^2 = 0.61, *p* < 0.001, n= 38) fueron significativas.



3.4 Porosidad del esqueleto

En promedio las colonias de BLA09 tienen 39 ± 6.5 % de porosidad. En contraste las colonias BLA19 tuvieron 31 ± 6.2 % de porosidad. Es decir, la porosidad disminuyó ~21% en un lapso de 16 años (Figura 15). Asimismo, las pruebas estadísticas revelan que existen diferencias significativas entre BLA09 y BLA19 $(t_{120} = -7.60, p < 0.001).$



Figura 15. Promedio de la porosidad del esqueleto por cada periodo de recolecta.

3.5 Variabilidad temporal de la porosidad

El análisis de regresión lineal simple mostró que la porosidad ha disminuido con el paso del tiempo (Figura 16). La relación lineal negativa fue significativa (r^2 = 0.37, p = 0.021, n= 13). Por otro lado, el análisis de regresión lineal simple por grupos reveló que la porosidad aumenta con el paso del tiempo (Figura 17). En ambos grupos, el análisis de regresión lineal fue significativo (BLA09; r^2 = 0.73, p = 0.01, n= 7, BLA09; r^2 = 0.82, p = 0.01, n = 6)



Figura 16. Tendencia temporal de la porosidad del esqueleto de *Porites panamensis*. Los datos graficados son el promedio del porcentaje de porosidad correspondiente a cada año de crecimiento, las barras de error representan ± 1 DE.



Figura 17. Tendencia temporal de la porosidad por tiempo de recolecta. Los datos graficados son el promedio de porcentaje de porosidad correspondiente a cada año y las barras de error representan ±1 DE. Los círculos negros representan el periodo de muestreo de BLA09, los triángulos representan el periodo de muestreo de BLA19.

3.6 Relación de la porosidad del esqueleto con los parámetros de crecimiento

Los resultados obtenidos del análisis de regresión lineal entre la porosidad y los parámetros de crecimiento nos indican relaciones débiles (Figura 18. a, c, e). Sin embargo, la extensión del esqueleto fue el parámetro que presentó una mayor correlación con el porcentaje de porosidad, seguido de la tasa de calcificación y, por último, la densidad del esqueleto. Los análisis estadísticos muestran que la relación de la porosidad con la extensión (r^2 = 0.29, p < 0.001, n= 34), porosidad *vs* calcificación (r^2 = 0.16, p = 0.018, n= 34) son significativas y la tendencia de la porosidad *vs* densidad no fue significativa (r^2 = 0.005, p = 0.694, n= 34).







Figura 18. Relación de los parámetros de crecimiento con la porosidad del esqueleto. Las figuras a, c y e, muestran los valores anuales de los parámetros de crecimiento en función del promedio (± 1DE) de la porosidad del esqueleto de cada laja de los dos periodos de recolecta (BLA09 y BLA19). Las figuras b, d y f muestran el promedio anual de los parámetros de crecimiento por grupo de recolecta en función del promedio de la porosidad del esqueleto.

Finalmente, los análisis de regresión lineal simple entre el promedio anual de los parámetros de crecimiento en función del promedio anual de la porosidad del esqueleto (Figura 17. b, d, e) revelaron que existe una relación significativa de la porosidad con la TE de las colonias de BLA09 (BLA09: $r^2 = 0.68$, p = 0.02, n = 7, BLA19: $r^2 = 0.37$, p = 0.19, n = 6) y una fuerte relación con la DE en ambos periodos de recolecta (BLA09: $r^2 = 0.81$, p = 0.005, n = 7, BLA19: $r^2 = 0.82$, p = 0.01, n = 6). En cambio, el promedio anual de la porosidad del esqueleto tuvo una relación significativa con la TC en el periodo de BLA09 ($r^2 = 0.75$, p = 0.011, n = 7). En las colonias de BLA19 la relación no fue significativa ($r^2 = 0.11$, p = 0.51, n = 6).

3.7 Relación del grosor de la estructura con los parámetros de crecimiento

Los resultados del análisis de regresión lineal simple demostraron que el grosor de las estructuras no tiene una relación lineal con ninguno de los tres parámetros de crecimiento (Figura 19) (grosor *vs* extensión: r²=

0.0338, *p* = 0.291, n= 35; grosor *vs* densidad: r²= 0.01, *p* = 0.561, n= 35; grosor *vs* calcificación: r²= 0.05, *p* = 0.183, n= 35).



3.8 Relación de los parámetros de crecimiento con TSM y Clorofila a

Los datos satelitales de TSM mostraron que hubo un incremento de la TSM a partir del año 2014 (Figura 20 a, c, e). Por el contrario, los datos de Cla parecen no definir alguna tendencia a través del tiempo. Los gráficos nos sugieren que los parámetros de crecimiento de *P. panamensis* de las colonias de BLA19 se redujeron ante el aumento de la TSM que se observó en este estudio. Asimismo, la media móvil de las anomalías de la TSM mostró un incremento de la TSM entre el periodo (Figura 21. a, c, d). De la misma forma, las anomalías de Cla mostraron una ligera tendencia a aumentar con el tiempo (Figura 20. b, e, f).



Figura 20. Gráficas de la relación entre los parámetros de crecimiento con la TSM y Cla: a) TSM vs tasa de extensión, c) TSM vs densidad y e) TSM vs tasa de calcificación y Cla: b) Cla vs Tasa de extensión, d) Cla vs densidad y f) Cla vs tasa de calcificación. Los puntos indican las mediciones de los parámetros de crecimiento, la línea continua gris indica la media móvil de TSM y Cla.



Figura 21. Gráficas de la relación entre los parámetros de crecimiento con anomalías de la TSM y Cla: a) TSM vs tasa de extensión, c) TSM vs densidad y e) TSM vs tasa de calcificación y Clorofila: b) Cla vs Tasa de extensión, d) Cla vs densidad y f) Cla vs tasa de calcificación. Los puntos indican las mediciones de los parámetros de crecimiento, la línea continua gris indica la media móvil de TSM y Cla.

4.1 Parámetros de crecimiento

Los valores de los parámetros de crecimiento de *P. panamensis* en BLA09, se encuentran dentro del intervalo que se ha reportado en BLA (TE = 0.4 - 0.81 cm año⁻¹, DE = 0.93 - 1.3 g cm⁻³ y TC = 0.36 - 1 g cm⁻² año⁻¹) (Cabral-Tena *et al.* 2013; Norzagaray-López *et al.* 2015). En contraste, los valores de los parámetros de crecimiento en BLA19 fueron los más bajos reportados en la misma zona (TE = 0.22 ± 0.07 cm año⁻¹, DE = 0.88 ± 0.14 g cm⁻³ y TC = 0.20 ± 0.08 g cm⁻² año⁻¹) (Cabral-Tena *et al.* 2013; Norzagaray-López *et al.* 2015). Por otro lado, contrastando los valores obtenidos en este estudio con los datos obtenidos a lo largo de la costa del Pacífico mexicano (Tabla 2), los valores de BLA09 se encuentran dentro del rango reportado, en cambio, el promedio de la TE y TC reportada para las colonias de BLA19 (0.22 cm año⁻¹ y 0.20 g cm⁻² año⁻¹ respectivamente) son los valores más bajos reportados para el Pacífico mexicano.

Los corales hermatípicos tienen una alta plasticidad fenotípica o morfológica, es decir, pueden modificar su morfología ante diferentes factores ambientales como la luz, temperatura, sedimentación, corrientes o exposición al oleaje (Todd, 2008). Por ejemplo, para el caso de *P. panamensis* se han descrito tres morfotipos bien diferenciados: columnar, masivo e incrustante (Norzagaray-López *et al.* 2015) los cuales pueden desarrollarse dependiendo de las características ambientales donde se encuentren las colonias (Paz-García *et al.* 2008; Del Río- Portilla *et al.* 2014)

Asimismo, se ha observado que los morfotipos de *P. panamensis* tienen diferentes estrategias de crecimiento, por ejemplo, las formas columnares tienden a crecer de forma ascendente mientras que los incrustantes crecen mayoritariamente de forma lateral, ya sea para ocupar el mayor espacio posible en el menor tiempo disponible o bien, para mejorar su desempeño fototrófico (Carricart-Ganivet, 2004; Tortolero-Langarica *et al.* 2017). De esta forma, se ha observado que los morfotipos que pueden presentarse en *P. panamensis* pueden afectar directamente en las estimaciones de los parámetros de crecimiento, particularmente en la TE (Norzagaray-López, 2010; Tortolero-Langarica *et al.* 2016).

De esta forma, los estudios esclerocronológicos de *P. panamensis* en el Pacífico Mexicano se han realizado desde BLA, Baja California (29°N) hasta La Entrega, Oaxaca (15°N). En ese gradiente latitudinal se presentan diferentes características oceanográficas producto de la influencia de las diferentes masas de agua a las cuales están expuestas las colonias de *P. panamensis* (Norzagaray-López *et al.* 2015; Medellín-Maldonado *et al.* 2016; Tortolero-Langarica *et al.* 2017) por lo que es posible que la alta variabilidad de los

parámetros de crecimiento que se ha observado en *P. panamensis* pueda ser explicada principalmente por la respuesta de esta especie ante las diferentes características oceanográficas locales o regionales en las diferentes latitudes.

De acuerdo con el análisis de regresión lineal simple entre los parámetros de crecimiento, se encontró una relación positiva entre la TE y TC (r^2 = 0.94, p < 0.001), la cual sugiere que la TE es la variable que mejor explica la variabilidad de la TC de *P. panamensis*. Carricart-Ganivet (2007) realizó un modelo de estrategias de crecimiento en *Porites* spp. y *Montastrea* spp. en el cual menciona que la estrategia de crecimiento de *Porites* spp. es invertir más energía a la TE que en DE a diferencia de *Orbicella* spp. que invierte en DE, lo cual significa que las variaciones en la TC en *Porites* spp. están explicadas principalmente por la TE. De esta forma, los resultados obtenidos en esta investigación concuerdan con el modelo de estrategias de crecimiento propuesto por Carricart-Ganivet (2007) y con lo reportado anteriormente para *Porites* spp. (Medellín-Maldonado *et al.* 2016; Lough, 2008; Cabral-Tena *et al.* 2013; Tortolero-Langarica *et al.* 2017). De esta forma, los resultados nos indican que *P. panamensis* invierte más energía en extenderse que en formar esqueletos más densos.

Ectudio	Localidad	Extensión	Densidad	Calcificación
Estudio	LUCAIIUAU	(cm año⁻¹)	(g cm⁻³)	(g cm⁻² año⁻¹)
Norzagaray et al. 2015	Islas Marietas (Nayarit)	0.38 ± 0.12	1.28 ± 0.09	0.49 ± 0.16
	BLA (Baja California)	0.81 ± 0.29	1.29± 0.05	1.01 ± 0.38
	Cabo Pulmo (Baja California Sur)	0.91 ± 0.29	1.35 ± 0.09	1.22 ± 0.44
Cabral- Tena <i>et al</i> . 2013	BLA	0.4 ± 0.03	0.93 ± 0.03	0.36 ± 0.04
	(BC)	0.48 ± 0.04	0.95 ± 0.02	0.44 ± 0.03
	Bahía la Paz	1.07 ± 0.06	0.87 ± 0.02	0.97 ± 0.06
	(Baja California Sur)	1.27 ± 0.06	0.89 ± 0.02	1.25 ± 0.04
	Bahía Concepción	0.36 ± 0.03	1.09 ± 0.02	0.42 ± 0.03
	(BCS)	0.38 ± 0.02	1.01 ± 0.03	0.4 ± 0.02
Medellín-Maldonado <i>et al</i> . 2016	La Entrega (Oaxaca)	0.31 ± 0.07	1.12 ± 0.08	0.34 ± 0.07
Tortolero-Langarica et al. 2017	Islas Marietas (Nayarit)	0.37 ± 0.07	1.36 ± 0.04	0.5 ± 0.3
		0.24 ± 0.06	1.24 ± 0.04	0.29 ± 0.08
Este estudio	BLA09	0.63 ± 0.31	0.98 ± 0.24	0.67 ± 0.44
	BLA19	0.22 ± 0.07	0.88 ± 0.14	0.20 ± 0.08

Tabla 3. Parámetros de crecimiento de P. panamensis en diferentes sitios del Pacífico mexicano

4.2 Variabilidad temporal de los parámetros de crecimiento

De acuerdo con el análisis esclerocronológico, los resultados obtenidos en este estudio nos indican que en BLA, la TC de *P. panamensis* se redujo ~4.3% anualmente y, además, la TE disminuyó ~2.1% anualmente en los 16 años analizados. En comparación con otros estudios, la reducción de la TE y TC concuerda con los resultados obtenidos por Tanzil *et al.* (2009) quienes observaron que en *P. lutea* la TE y TC se han reducido 1.1% anualmente en Tailandia en 21 años analizados. De igual forma, Cooper (2008) observó que en *Porites* spp. de arrecifes australianos hubo una disminución del ~1% anual en la TE en 15 años analizados. Sin embargo, la TC y TE disminuyeron cuatro veces y dos veces más, respectivamente, en un periodo de tiempo similar (15 a 21 años).

Contrariamente, otros estudios no han observado una disminución de los parámetros de crecimiento con el paso del tiempo. Por ejemplo, Tortolero-Langarica *et al.* (2017) observaron que no se presentó una tendencia en los parámetros de crecimiento de *P. panamensis* en las Islas Marietas, México. Kourandeh *et al.* (2018) reportan "un ligero aumento en la TC" de *P. lobata* en un periodo de 30 años en Tailandia, sin embargo, esta tendencia no es muy clara. Lo anterior sugiere que las diferentes especies *Porites* spp. tienen diferentes formas de responder a los cambios ambientales a través del tiempo. No obstante, en este estudio se observó una disminución cuatro veces mayor en la TC y dos veces mayor en la TE de *P. panamensis* que en *Porites* spp. de arrecifes de Australia y de Tailandia (Cooper *et al.* 2008; Tanzil *et al.* 2009), lo cual nos sugiere que la población de BLA podría ser más sensible ante los cambios ambientales.

En este estudio se observó una reducción del 34% en la TE y 69% de la TC en el periodo evaluado (16 años) las cuales coincidieron con las anomalías positivas en la TSM a partir del año 2014 en BLA (Figura 22). Estos resultados concuerdan con otros estudios realizados con *Porites* spp. en los cuales se observa que la TE y TC disminuye cuando la TSM aumenta (Cooper et al. 2008; Tanzil et al. 2009). Nuestros resultados no concuerdan con el estudio de Norzagaray-López *et al.* (2015) quienes observan en *P. panamensis* que la TC tiene una relación lineal positiva con la TSM. La TSM es uno de los factores ambientales más importantes ya que regulan el proceso de calcificación en corales (Allemand *et al.* 2011). Estudios previos han determinado que el crecimiento coralino se comporta como una curva Gausiana en función de la temperatura donde resaltan tres fases 1) incremento, 2) un punto máximo de crecimiento y 3) decaimiento (Marshall y Clode, 2004; Worum *et al.* 2007).

Los datos satelitales de la TSM obtenidos desde los años 2002 hasta 2019, al ser filtrados utilizando su media móvil, revelaron que hubo un incremento en la temperatura a partir del año 2014 (Figura 22). Estos

resultados concuerdan con los datos obtenidos del Índice de El Niño Oceánico (ONI, por sus siglas en inglés) donde registraron que a partir del año 2014 al 2017 se presentó un evento de El Niño Oscilación del Sur (ENOS; NOAA, 2020; https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5. php) siendo uno de los eventos ENOS más intenso que se ha registrado (Eakin, 2019), lo cual nos sugiere la posibilidad de que las colonias de BLA19 estuvieron expuestas ante un evento ENOS (Figura 23).

El Niño Oscilación del Sur es un fenómeno atmosférico-oceánico que ocurre en el océano Pacífico, el cual tiene dos fases: El Niño, representado por anomalías positivas en la TSM (+3°C), y La Niña, representada por anomalías negativas en la TSM (-4°C) (Philander, 1985; Tortolero-Langarica *et al.* 2016). El Niño ocurre cuando los vientos alisios que acumulan agua cálida en costa tropical de Asia se debilitan, lo cual ocasiona que la masa de agua cálida acumulada en las costas de Asia pueda desplazarse hacia la costa oriental del continente americano generando anomalías positivas en la TSM (Fernández y Ramírez, 1991; Maturana *et al.* 1997).

Se ha determinado que los corales comienzan a experimentar estrés térmico cuando la TSM se incrementa 1°C por encima de la temperatura en verano (Kayanne, 2017), lo cual tiene consecuencias negativas en los procesos fisiológicos y energéticos de los corales (Carricart-Ganivet et al. 2012). De hecho, se ha observado que las anomalías en la TSM causadas por eventos ENOS tienen un impacto negativo en la supervivencia y en la cobertura coralina del Pacífico Oriental (Glynn, 1984; Reyes-Bonilla *et al.* 2002; Reyes-Bonilla y Riosmena, 2003). Asimismo, se ha observado que los eventos ENOS en sus dos fases (El Niño y la Niña) tiene un impacto negativo en el crecimiento coralino, generando una disminución en los parámetros de crecimiento de *Pocillopora* spp., de *Pavona gigantea* y *Porites panamensis* en el Pacífico oriental tropical (Tortolero-Langarica *et al.* 2017, Tortolero-Langarica *et al.* 2017; González-Pabón, 2019).

De esta forma, se han realizado estudios para determinar cuál es la temperatura óptima para el crecimiento coralino. Por ejemplo, Marshall y Clode (2004) observaron en *Galaxea fascicularis* y *Dendrophyllia* sp. que existe una temperatura óptima donde incorporan más Ca⁴⁵ como indicador de tasa de calcificación (25°C). Worum *et al.* (2007) realizaron un modelo teórico de la TC de *Orbicella* spp. en función de la temperatura. Los autores utilizaron el promedio de la TSM de los meses más calurosos (Junio – Noviembre; 28.8°C) desde 1985 hasta 2004 como la temperatura donde *Orbicella* spp. alcanza su máximo crecimiento. En este sentido, siguiendo ese análisis, al promediar los valores observados de la TSM en BLA (Tabla 4 en anexos) durante la temporada de verano (junio a noviembre) desde el año 2002 al 2019 obtuvimos una temperatura de 26.9 ± 2.55°C (Tabla 5 en anexos), valor que coincide con la temperatura óptima de crecimiento de *Porites* spp. anteriormente reportado que es de 25 – 27°C (Lough y Barnes, 2000;

Cooper et al. 2007; Allemand et al. 2011). De la misma forma, el promedio de la TSM entre el año 2014 – 2017 (periodo considerado como evento ENOS) fue de 27.2 ± 2.42°C, siendo los años 2015 (27.7°C) y 2016 (27.7°C) los más cálidos. Estos datos representan anomalías de 0.8°C durante los meses más calurosos, lo cual nos sugiere que *P. panamensis* estuvo bajo condiciones anómalamente cálidas durante ese periodo, lo cual pudo haber generado un estrés térmico y causar la reducción de los parámetros de crecimiento en las colonias de BLA19.

Por otro lado, las comunidades coralinas del Pacífico oriental tropical han sido afectadas por eventos ENOS causando blanqueamiento coralino (Cruz-García *et al.* 2020). En este sentido, se reconocen tres poblaciones de *P. panamensis*, una población que habita en el norte del Golfo de California, otra población que habita en la entrada del Golfo de California y las colonias que habitan en el sur, siendo estas últimas dos poblaciones las que pueden estar más expuestas ante eventos ENOS (Paz-García *et al.* 2009). De hecho, estudios previos han sugerido que la población de *Pocillopora verrucosa* que habita en las costas del Pacífico tropical mexicano presentan aclimatación ante anomalías positivas o negativas en la TSM similares a las observadas durante un evento ENOS (Rodriguez-Troncoso *et al.* 2013; Rodriguez-Troncoso *et al.* 2016). Lo anterior sugiere que la población de *P. panamensis* de BLA está aclimatada a las condiciones ambientales de la bahía, por lo que, al presentarse el evento ENOS-2014-17, la población experimentó un estrés térmico que redujo su crecimiento.



Figura 22. Relación de la tasa de extensión y la TSM en BLA. Los puntos negros indican el valor de la TE anual de las lajas, la línea gris indica la media móvil de 12 meses de la TSM y el recuadro rojo indica el periodo con anomalías positivas observado en BLA desde 2002 a 2019.



Figura 23. Relación entre el Índice de "El Niño Oscilación del Sur" y anomalías de la TSM en BLA. Las líneas negras representan las anomalías del ONI. Las líneas rojas representan la media móvil de la TSM observada en BLA.

En cuanto a la DE estimada en este estudio, se observó que en promedio, disminuyó 10% en el periodo analizado (16 años), sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre BLAO9 y BLA19 (t_{36} = 1.61, p = 0.12). Estos resultados concuerdan con el estudio de Lizcano-Sandoval *et al.* (2019) quienes encuentran una disminución del 31% en la DE en colonias de *Orbicella faveolata* en el periodo de 1963 a 2015 en el Caribe, lo cual lo atribuyen al incremento de la TSM y AO. La AO tiene un impacto negativo en los corales hermatípicos debido a que reduce la concentración de iones de CO_3^{-2} disponibles para el proceso de calcificación (Cohen y Holcomb, 2009; Williamson y Widdicombe, 2018). Se ha determinado que los corales necesitan pH básicos (pH ≥ 8) y valores sobresaturados de Ω_{arag} ($\Omega_{arag} > 1$) para que se propicie la precipitación del esqueleto y no se disuelva en el agua de mar afecta negativamente el Ω_{arag} de la capa calicoblástica y disminuye la DE (Mollica *et al.* 2018). Además, se ha observado que la disminución de 1 unidad del Ω_{arag} puede generar una disminución del 15% en la calcificación coralina (Chan y Connolly, 2013).

Bahía de los Ángeles (BLA) se encuentra en una región del Golfo de California en donde ocurren procesos de mezcla por mareas los cuales enriquecen el agua superficial con agua subsuperficial con un alto contenido de carbono inorgánico disuelto, bajo pH, bajo Ω_{arag} y, a su vez, aumenta nutrientes disueltos en el agua (Norzagaray-López *et al.* 2015; Halfar *et al.*2005; Amador-Buenrostro *et al.*1991). Estudios

anteriores han registrado valores en el pH de 7.9 (Milán-Núñez, 1988). Asimismo, los valores registrados por Norzagaray-López (datos sin publicar) (Figura 24, ANEXO) nos indican que el Ω_{arag} , para el año 2018 presentó un promedio anual de 2.1, con una marcada variación estacional, lo cual representa un ambiente desfavorable para la construcción de los esqueletos de *P. panamensis*, lo cual sugiere que las colonias de BLA19 han experimentado el efecto de la interacción de un pH acidificado y un incremento de la TSM, producto del evento ENOS (2014 – 2017) , lo cual pudo haber generado una condición de estrés fisiológico, que tuvo un impacto significativo reduciendo los tres parámetros de crecimiento de *P. panamensis*. Esta observación concuerda con los resultados obtenidos por Reynaud *et al.* (2003) quienes observan que la interacción de un pH de 7.8 y una temperatura de 28.3°C reducen hasta un 50% la calcificación de *Stylophora pistillata*. No obstante, estas sugerencias deben de tomarse con precaución ya que no se han registrado datos de pH y Ω_{arag} en BLA durante el evento ENOS-2014.

4.3 Grosor de estructuras y porosidad del esqueleto

En Bahía de los Ángeles, el promedio de la porosidad del esqueleto de *P. panamensis* fue de $39 \pm 6.5\%$ y $31 \pm 6.2\%$ en BLA09 y BLA19, respectivamente. Este es el primer estudio donde se realiza un análisis anual de porosidad del esqueleto de *P. panamensis*. Sin embargo, estos resultados son menores a lo reportados en otras especies de corales zooxantelados, por ejemplo, el porcentaje de porosidad en esqueleto de *Porites porites* es de 49% y, en el caso de *Acropora* spp. la porosidad se encuentra entre 58% y el 69% (Bucher *et al.* 1998; Laine *et al.* 2007; Roche *et al.* 2010). Los resultados de porosidad del esqueleto de *P. panamensis* son parecidos a los reportados en corales azooxantelados como *Leptopsammia pruvoti* y *Ballanophyllia europaea* de 35.5% y 30% - 32% de porosidad respectivamente (Caroselli *et al.* 2011; Fantazzini *et al.* 2015). Finalmente, los resultados de este trabajo indican que la porosidad del esqueleto de *P. panamensis* en BLA disminuyó ~21% del año 2002 al año 2018, es decir, 1.3% anualmente. Desafortunadamente no hay trabajos que reporten un cambio en la porosidad de corales a través del tiempo por lo que no es posible realizar una comparación.

Se han utilizado diversos métodos para determinar la porosidad del esqueleto. Por ejemplo, se ha utilizado el método de peso boyante, tomografías computarizadas, imágenes petrográficas binarias e intrusión de mercurio (Caroselli *et al.* 2011; Fantazzini *et al.* 2015; Bucher *et al.* 1998; Laine *et al.* 2007; Roche *et al.* 2010). Sin embargo, se ha sugerido que los métodos de cuantificación de porosidad tienen limitantes que pueden generar subestimaciones o sobreestimaciones en el porcentaje de porosidad (Laine *et al.* 2007;

Roche *et al*. 2010). Por ejemplo, el método de peso boyante que trabaja bajo el principio de Arquímedes puede tener subestimaciones debido a que no considera poros aislados, los cuales son poros que no se conectan con el medio externo, además de que se necesita fragmentar los esqueletos lo cual representa una pérdida de información sobre la porosidad en el esqueleto (Roche *et al.* 2010).

El método de intrusión de mercurio requiere que se aplique un incremento de presión para que el mercurio logre penetrar en los poros, lo cual puede generar microfracturas en el esqueleto que conlleven a una sobreestimación de la porosidad (Laine *et al.* 2007). Lo anterior, sugiere que los resultados de porosidad en esta investigación pudieron haber tenido un sesgo, debido a que para poder realizar el análisis se tuvieron que fragmentar y limar las colonias hasta lograr obtener una muestra de ~45µm de grosor, lo cual podría representar la pérdida de información de porosidad, además, de que el análisis se efectúo en una capa muy delgada en comparación con el grosor verdadero del esqueleto.

Los análisis de regresión lineal entre los parámetros de crecimiento de *P. panamensis* y el porcentaje de porosidad nos indican que la TE tiene una relación relativamente baja pero significativa con la porosidad (Figura 18,a. r^2 = 0.29, *p* < 0.001, n= 34). Los estudios donde se determina el porcentaje de porosidad en los esqueletos de los corales son pocos y los resultados de esta investigación no coinciden con los estudios realizados en *Acropora* spp. y *Ballanophyllia europaea*, los cuales reportan una alta relación ($r^2 \ge 0.80$) entre la DE y el porcentaje de porosidad (Bucher *et al.* 1998; Roche *et al.* 2010; Fantazzini *et al.* 2015; Wall *et al.* 2019).

Wall *et al.* (2019) propusieron un modelo para explicar la variación de la porosidad del esqueleto de *Balanophyllia europaea* en un gradiente de temperatura, pH y Ω_{arag} cerca de una ventila hidrotermal. Los autores observan que el esqueleto de *B. europaea* en el sitio más cercano a la ventila es más poroso lo cual fue asociado con un aumento de la temperatura y menor pH, por lo que proponen que si los corales parten de un mismo nivel energético, aquellos corales que habitan en ambientes con altas temperaturas y bajo pH requieren de más energía generar un bloque calcáreo, lo cual se ve reflejado en un aumento de la porosidad del esqueleto.

De esta forma, basándonos en el modelo propuesto por Wall *et al*. (2019), nuestros resultados indican que no hubo diferencias significativas en la DE entre BLA09 y BLA19, lo cual sugiere que *P. panamensis* generó la misma cantidad de bloques calcáreos en el periodo analizado. De la misma manera, los resultados nos indican que la porosidad disminuyó con el paso del tiempo y la TE explicó mejor las variaciones observadas de la porosidad del esqueleto. Lo anterior, podría sugerirnos un reacomodo de los bloques calcáreos de

las colonias de BLA09 con respecto a las colonias de BLA19 (Figura 24), lo cual podría ser una respuesta de *P. panamensis* al incremento de la TSM que se observó en la zona de estudio. Por ejemplo, se ha observado que en *Acropora* spp. que la DE depende de la TE, lo cual significaría, que las ramas que crecen con una velocidad mayor tienden a ser menos densas (Bucher *et al.* 1998), lo cual podría apoyar la hipótesis planteada en *P. panamensis*.



Figura 24. Modelo conceptual de la porosidad del esqueleto de *P. panamensis* en BLA09 y BLA19. En el esquema se representan la misma cantidad de bloques calcáreos que reflejarían una misma densidad del esqueleto en ambos grupos (BLA09 y BLA19). Los bloques calcáreos se muestran acomodados de forma vertical (BLA09) y horizontal (BLA19) representando las tasas de extensión observadas en este estudio.

En el análisis de regresión lineal simple del promedio anual del porcentaje de porosidad en función del promedio anual de la DE por cada grupo de recolecta, se observó una alta relación entre la DE y la porosidad del esqueleto ($r^2 \ge 0.80$) lo cual coincide con lo que se ha reportado anteriormente (Bucher *et al.* 1998; Roche *et al.* 2010; Fantazzini *et al.* 2015; Wall *et al.* 2019). Lo anterior puede estar relacionado con qué parte del esqueleto se analiza, es decir, si el análisis se efectúa en la parte joven (parte apical) o en la parte vieja del esqueleto (parte basal), como fue observado en colonias de *Acropora* spp. en donde las partes más jóvenes de los esqueletos son más porosas y menos densas (Bucher *et al.* 1998; Roche *et al.* 2010). Lough (2008) observó en núcleos de *Porites* spp. que la edad de las colonias puede tener un efecto en el crecimiento, observó en núcleos de *Porites* spp. que la edad es un factor que tiende a disminuir la DE, lo cual podría explicar los resultados encontrados en este estudio.

En cuanto al método de cuantificación de la porosidad, este es el primer estudio que utiliza el programa CPC como método de cuantificación de la porosidad. El método utilizado en este estudio permitió realizar un análisis esclerocronológico de la porosidad de *P. panamensis*, debido a que permite recortar las imágenes petrográficas y analizarlas por año de crecimiento junto con los parámetros de crecimiento. Esto representa una ventaja sobre otros métodos, como el método del peso boyante, ya que con dicho método resulta complicado cortar bandas de crecimiento tan pequeñas (como lo fue en las colonias de BLA19 en este estudio; ~ 2 mm año⁻¹ de crecimiento). Por otra parte, Roche *et al.* (2010) compararon la efectividad de la tomografía digital y peso boyante como métodos de cuantificación de la porosidad, ellos encuentran que ambos métodos son buenas aproximaciones, sin embargo, mencionan que el método de peso boyante no considera "poros aislados", los cuales son aquellos que no están conectados con otros poros, generando un sesgo en la cuantificación de la porosidad. El método utilizado en este estudio puede ser considerado como un método efectivo, ya que al realizar los cortes petrográficos se pueden contabilizar los poros aislados.

Finalmente, los resultados del grosor de las estructuras calcáreas, lo cual fue analizado para evaluar si explicaba las variaciones de la reducción de los parámetros de crecimiento observadas en este estudio. Los resultados del grosor de estructura calcárea no mostraron ninguna relación con los parámetros de crecimiento. Desafortunadamente, no hay estudios en los que se hayan realizado mediciones en estas estructuras por lo que no es posible comparar estos resultados.

En el presente estudio se observó una reducción de los parámetros de crecimiento de *P. panamensis* en un lapso de 16 años analizados, de los cuales la TE y TC fueron los parámetros que se redujeron significativamente, lo cual fue atribuido al aumento de la TSM ocasionado por el evento ENOS-2014-2016. Este estudio sugiere que en *P. panamensis* que habita en BLA, el incremento de la TSM tiene un efecto negativo en los parámetros de crecimiento especialmente en la TE y, por lo tanto, en la TC, por lo que estos datos son de gran importancia para entender mejor el proceso de calcificación de los corales hermatípicos y su respuesta ante los cambios ambientales.

Asimismo, se observó que la porosidad del esqueleto disminuyó en un lapso de 16 años, lo cual pudo haber sido generado por la disminución de la tasa de extensión, de esta forma sugerimos una hipótesis de "reacomodo de bloques calcáreos" como respuesta al estrés térmico para explicar la variabilidad de la porosidad del esqueleto y su relación con la TE. Por el contrario, al analizar las variables por temporada de recolecta observamos una alta relación entre la DE y la porosidad, lo cual puede resultar de en qué parte del esqueleto se efectúa el análisis o bien, la edad de las colonias.

Finalmente, este es el primer estudio que realiza un análisis esclerocronológico de la porosidad de *P. panamensis* utilizando imágenes petrográficas, lo cual puede aportar un avance al entendimiento de la biología de los corales escleractínios, por lo que, de acuerdo con nuestros resultados sugerimos que la porosidad del esqueleto debería ser tomada en cuenta como un parámetro a considerar para futuras investigaciones.

- Allemand, D., Tambutté, É., Zoccola, D., Tambutté, S. 2011. Coral calcification, cells to reefs. En: Coral reefs: an ecosystem in transition. Springer, Dordrecht. pp. 119-150.
- Amador-Buenrostro, A., Serrano-Guzmán, S. J., Argote-Espinoza, M. A. 1991. Numerical model of the circulation induced by the wind at Bahía de los Angeles, BC, Mexico. Ciencias Marinas, 17, 39-57.
- Barnes, D. J., Lough, J. M. 1993. On the nature and causes of density banding in massive coral skeletons. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 167: 91–108.
- 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.
- 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, 1-8.
- Caroselli, E., Prada, F., Pasquini, L., Marzano, F. N., Zaccanti, F., Falini, G., Levy, O., Dubinsky, Z., Goffredo,
 S. 2011. Environmental implications of skeletal micro-density and porosity variation in two scleractinian corals. Zoology, 114(5), 255-264.
- 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.
- 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: 1-5.
- 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, 67-72.
- Carricart-Ganivet, J. P., Cabanillas-Teran, 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), e32859.
- Cavazos, T. 2007. Clima. En: Bahía de los Ángeles: recursos naturales y comunidad: línea base 2007.Danemann y Ezcurra. México. pp. 67-90.
- Chan, N. C., Connolly, S. R. 2013. Sensitivity of coral calcification to ocean acidification: a metaanalysis. Global change biology, 19(1), 282-290.
- Cohen, A. L., Holcomb, M. 2009. Why corals care about ocean acidification: uncovering the mechanism. Oceanography, 22, 118-127.
- 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: 529-538.
- Cruz-García, R., Rodríguez-Troncoso, A. P., Rodríguez-Zaragoza, F. A., Mayfield, A., Cupul-Magaña, A. L. 2020. Ephemeral effects of El Niño southern oscillation events on an eastern tropical Pacific coral community. Marine and Freshwater Research. doi:10.1071/MF18481

- De'ath, G., Lough, J. M., Fabricius, K. E. 2009. Declining coral calcification on the Great Barrier Reef. Science, 323(5910), 116-119.
- Del Río-Portilla, M. A., Vargas-Peralta, C. E., Paz-García, D. A., Lafarga De La Cruz, F., Balart, E. F., Garcíade-León, F. J. 2016. The complete mitochondrial DNA of endemic Eastern Pacific coral (Porites panamensis). Mitochondrial DNA Part A, 27(1), 738-739.
- Doney, S. C., Fabry, V. J., Feely, R. A., Kleypas, J. A. 2009. Ocean Acidification: The Other CO2Problem. Annual Review of Marine Science, 1, 169–192.
- Eakin, C. M., Sweatman, H. P., Brainard, R. E. 2019. The 2014–2017 global-scale coral bleaching event: insights and impacts. Coral Reefs, 38(4), 539-545.
- Fabricius, K. E., Langdon, C., Uthicke, S., Humphrey, C., Noonan, S., De'ath, G., Okazaki, R., Muehllehner, N., Glas, S. M., Lough, J. M. 2011. Losers and winners in coral reefs acclimatized to elevated carbon dioxide concentrations. Nature Climate Change, 1, 165-169.
- Fantazzini, P., Mengoli, S., Pasquini, L., Bortolotti, V., Brizi, L., Mariani, M., Di Giosia, M., Fermani, S., Capaccioni, B., Caroselli, E., Prada, F., Zaccanti, F., Levy, O., Dubinsky, Z., Kaandorp, J. A., Konglerd, P., Hammel, J. U., Dauphin, Y., Cuif, J. P., Weaver, J. C., Fabricius, K. E., Wagermaier, W., Fratzl, P., Falini, G., Goffredo, S. 2015. Gains and losses of coral skeletal porosity changes with ocean acidification acclimation. Nature communications. 6, 77-85.
- Fernández, W., Ramírez, P. 1991. El Niño, la Oscilación del Sur y sus efectos en Costa Rica: una revisión. Tecnología en Marcha, 11(1), 3-10.
- Glynn, P. W. 1984. Widespread coral mortality and the 1982–83 El Niño warming event. Environmental Conservation, 11(2), 133-146.
- González Pabón, M. A. 2019. Parámetros de crecimiento y producción de carbonato de calcio de Pocilolpora (Scleractinia: Pocilloporidae) en un año con anomalías térmicas en las Islas Marías, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 60 pp.
- Halfar, J., Godinez-Orta, L., Riegl, B., Valdez-Holguin, J. E., Borges, J. M. 2005. Living on the edge: highlatitude Porites carbonate production under temperate eutrophic conditions. Coral Reefs, 24, 582-592.
- Hernández-Ayón, J. M., Delgadillo-Hinojosa, F., Camiro-Vargas, T., López-Mariscal, M. 2007. Estudio de las variables del CO2 en la región de las grandes islas del Golfo de California en condiciones de invierno. Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México. Instituto Nacional de Ecología, México, 59-73.
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C. D., Sale, P. F., Edwards, A. J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C. M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R. H., Dubi, A., Hatziolos, M. E. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. Science, 318(5857), 1737-1742.
- Jiang, L. Q., Feely, R. A., Carter, B. R., Greeley, D. J., Gledhill, D. K., Arzayus, K. M. 2015. Climatological distribution of aragonite saturation state in the global oceans. Global Biogeochemical Cycles, 29(10), 1656-1673.

- Kayanne, H. 2017. Validation of degree heating weeks as a coral bleaching index in the northwestern Pacific. Coral Reefs, 36(1), 63-70.
- Kleypas, J. A., McManus, J. W., Menez, L. A. 1999. Environmental limits to coral reef development: where do we draw the line?. American zoologist, 39(1), 146-159.
- Knutson, D. W., Buddemeier, R. W., Smith, S. V. 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. Science, 177(4045), 270-272.
- Kourandeh, M. B., Nabavi, S. M. B., Shokri, M. R., Ghanemi, K. 2018. Variation in skeletal extension, density and calcification of the Scleractinian coral Porites lobate across the northern Persian Gulf. Regional Studies in Marine Science, 24, 364-369.
- Laffoley, D. Baxter, J. M. 2016. Explaining ocean warming: Causes, scale, effects and consequences. Full report. Gland, Switzerland: IUCN. 456 pp.
- Laine, J., Labady, M., Albornoz, A., Yunes, S. 2008. Porosities and pore sizes in coralline calcium carbonate. Materials Characterization, 59(10), 1522-1525.
- Lizcano-Sandoval, L. D., Marulanda-Gómez, Á., López-Victoria, M., Rodriguez-Ramirez, A. 2019. Climate change and Atlantic Multidecadal Oscillation as drivers of recent declines in coral growth rates in the Southwestern Caribbean. Frontiers in Marine Science, 6, 38.
- Lough, J. M. 2008. Coral calcification from skeletal records revisited. Marine Ecology Progress Series, 373: 257-264.
- 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.
- Lough, J. M., y Barnes, D. J. 2000. Environmental controls on growth of the massive coral Porites. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 245(2), 225-243.
- Madin, J. S., O'Donnell, M. J., Connolly, S. R. 2008. Climate-mediated mechanical changes to postdisturbance coral assemblages. Biology Letters, 4(5), 490-493.
- Marshall, A. T., Clode, P. 2004. Calcification rate and the effect of temperature in a zooxanthellate and an azooxanthellate scleractinian reef coral. Coral reefs, 23(2), 218-224.
- Marubini, F., Atkinson, M. J. 1999. Effects of lowered pH and elevated nitrate on coral calcification. Marine Ecology Progress Series, 188, 117-121.
- Maturana, J., Bello, M., Manley, M. 1997. Antecedentes históricos y descripción del fenómeno El Niño, Oscilación del Sur. El Niño-La Niña, 2000, 13-27.
- 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, 209-225.
- Mollica, N. R., Guo, W., Cohen, A. L., Huang, K. F., Foster, G. L., Donald, H. K., Solow, A. R. 2018. Ocean acidification affects coral growth by reducing skeletal density. Proceedings of the National Academy of Sciences, 115(8), 1754-1759.

- NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration). 2020. Cold and Warm Episodes by Season. Recuperado (01/08/2020), de.(<u>https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/e_nsostuff/ONI_v5.php</u>)
- NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration). 2020. Trendes in Atmospheric Carbon Dioxide. Recuperado (14/08/2020), de (<u>https://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/</u>)
- Norzagaray López, C. O. 2010. Producción potencial de carbonato de calcio por *Porites Panamensis* en dos comunidades arrecifales del Pacífico Mexicano. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 100 pp.
- Norzagaray-López, C. O., Calderon-Aguilera, L. E., Hernández-Ayón, J. M., Reyes-Bonilla, H., Carricart-Ganivet, J. P., Cabral-Tena, R. A., Balart, E. F. 2015. Low calcification rates and calcium carbonate production in Porites panamensis at its northernmost geographic distribution. Marine ecology, 36, 1244-1255.
- Núñez-Milán, E. M. 1988. Marea roja en Bahía de los Ángeles. Ciencias Marinas, 14(1), 51-55.
- Pandolfi, J. M., Connolly, S. R., Marshall, D. J., Cohen, A. L. 2011. Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. Science, 333(6041), 418-422.
- Paz-García, D. A., Correa-Sandoval, F., Chávez-Romo, H. E., Reyes-Bonilla, H., López-Pérez, R. A., Medina-Rosas, P., Hernández-Cortés, M. P. 2008. Genetic structure of the massive coral Porites panamensis (Anthozoa: Scleractinia) from the Mexican Pacific. In Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium. Nova Southeastern University, Lauderdale, 7-11 de julio, 449-453.
- Paz-García, D. A., LaJeunesse, T. C., Chávez-Romo, H. E., Correa-Sandoval, F., Reyes-Bonilla, H. 2008.
 Differences in the distribution of Symbiodinium spp. among morphotypes and genotypes of Porites panamensis from the Gulf of California, Mexico. En: Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium. Nova Southeastern University, Lauderdale, 7-11 de julio, 164-167.
- Philander, S. G. H. 1985. El Niño and La Niña. Journal of the Atmospheric Sciences, 42(23), 2652-2662.
- Randall, C. J., Toth, L. T., Leichter, J. J., Maté, J. L., Aronson, R. B. 2020. Upwelling buffers climate change impacts on coral reefs of the eastern tropical Pacific. Ecology, 101(2), e02918.
- Reyes-Bonilla, H., Carriquiry, J., Leyte-Morales, G., Cupul-Magaña, A. 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.
- Reyes-Bonilla, H., González-Romero, S., Cruz-Piñón, G., Calderón-Aguilera, L. E. Corales Pétreos. En: Bahía de los Ángeles: recursos naturales y comunidad: línea base 2007.Danemann y Ezcurra. México. pp. 291-317.
- Reynaud, S., Leclercq, N., Romaine-Lioud, S., Ferrier-Pàges, C., Jaubert, J., Gattuso, J. P. 2003. Interacting effects of CO2 partial pressure and temperature on photosynthesis and calcification in a scleractinian coral. Global Change Biology, 9(11), 1660-1668.
- Riegl, B., Piller, W. E. 2003. Possible refugia for reefs in times of environmental stress. International Journal of Earth Sciences, 92(4), 520-531.

- Rippe, J. P., Baumann, J. H., De Leener, D. N., Aichelman, H. E., Friedlander, E. B., Davies, S. W., Castillo, K.
 D. 2018. Corals sustain growth but not skeletal density across the Florida Keys Reef Tract despite ongoing warming. Global change biology, 24(11), 5205-5217.
- Roche, R. C., Abel, R. A., Johnson, K. G., Perry, C. T. 2010. Quantification of porosity in Acropora pulchra (Brook 1891) using X-ray micro-computed tomography techniques. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 396(1), 1-9.
- Rodríguez-Troncoso, A. P., Carpizo-Ituarte, E., Cupul-Magaña, A. L. 2016. Physiological response to high temperature in the Tropical Eastern Pacific coral Pocillopora verrucosa. Marine Ecology, 37(5), 1168-1175.
- Rodríguez-Troncoso, A. P., Carpizo-Ituarte, E., Pettay, D. T., Warner, M. E., Cupul-Magaña, A. L. 2014. The effects of an abnormal decrease in temperature on the Eastern Pacific reef-building coral Pocillopora verrucosa. Marine biology, 161(1), 131-139.
- Tanzil, J. T. I., Brown, B. E., Tudhope, A. W., Dunne, R. P. 2009. Decline in skeletal growth of the coral Porites lutea from the Andaman Sea, South Thailand between 1984 and 2005. Coral reefs, 28(2), 519-528.
- Torres-Delgado, E. V., Hinojosa, F. D., Camacho-Ibar, V. F., Huerta-Díaz, M. A., Segovia-Zavala, J. A., Hernández-Ayón, J. M., Galindo-Bect, S. 2013. Wintertime enrichment of inorganic nutrients in the Ballenas Channel, Gulf of California. Ciencias Marinas, 39, 165-182.
- Tortolero-Langarica, J. de J. A., Cupul-Magaña, A. L., Carricart-Ganivet, J. P., Mayfield, A. B., Rodríguez-Troncoso, A. P. 2016. Differences in Growth and Calcification Rates in the Reef-Building Coral Porites lobata: The Implications of Morphotype and Gender on Coral Growth. Frontiers in Marine Science, 3. doi:10.3389/fmars.2016.00179.
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Carricart-Ganivet, J. P., Cupul-Magaña, A. L., Rodríguez-Troncoso, A. P. 2017. Historical insights on growth rates of the reef-building corals Pavona gigantea and Porites panamensis from the Northeastern tropical Pacific. Marine environmental research, 132, 23-32.
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L., Carricart-Ganivet, J. P. 2017. Calcification and growth rate recovery of the reef-building Pocillopora species in the northeast tropical Pacific following an ENSO disturbance. PeerJ, 5, e3191.
- Veron, J. E. N., Hoegh-Guldberg, O., Lenton, T. M., Lough, J. M., Obura, D. O., Pearce-Kelly, P., Sheppard, C. R. C., Spalding, M., Stafford-Smith, M. G., Rogers, A. D. 2009. The coral reef crisis: The critical importance of< 350 ppm CO2. Marine pollution bulletin, 58: 1428-1436
- Wall, M., Prada, F., Fietzke, J., Caroselli, E., Dubinsky, Z., Brizi, L., Fantazzini, P., Franzellitti, S., Mass, T., Montagna, P., Falini, G., Goffredo, S. 2019. Linking internal carbonate chemistry regulation and calcification in corals growing at a Mediterranean CO2 vent. Frontiers in Marine Science, 6, 699.
- Williamson, P., & Widdicombe, S. 2018. The rise of CO2 and ocean acidification. doi: 10.1016/B978-0-12-809665-9.09877-3
- Wírum, F. P., Carricart-Ganivet, J. P., Benson, L., Golicher, D. 2007. Simulation and observations of annual density banding in skeletons of Montastraea (Cnidaria: Scleractinia) growing under thermal stress associated with ocean warming. Limnology and oceanography, 52(5), 2317-2323.



Figura 25. Variabilidad mensual de la TSM y $\Omega_{aragonita}$ superficial (0m) en BLA para 2018. En A se muestra el mapa de las estaciones de recolecta de muestras discretas, en B se presenta la temperatura del mar medida *in situ* (± 0.01 °C) y en C se muestra el $\Omega_{aragonita}$ (± 0.12 unidades). La escala de color representa la estación de colecta en A. La línea negra continua indica el promedio anual. Se aprecia la marcada variabilidad estacional en temperatura, en donde los meses de diciembre a junio se presentan bajas temperaturas en la bahía. Por el contrario, el estado de saturación, a pesar de presentar una variación estacional con valores relativamente bajos de diciembre a junio, se observa un patrón espacial, en donde estaciones al interior (valores altos) difieren con aquellas estaciones cercanas al Canal de Ballenas (valores bajos; Orión Norzagaray, comunicación personal).

Tabla 4. Promedios mensuales de TSM en BLA

	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	x
Enero	18.7	17.2	17.1	17.1	17	16	16.9	17.3	17.3	16.7	16.1	17	17.6	17.8	18.1	16.4	18.1	17.2 ± 0.7
Febrero	17.7	16.3	16.6	16.8	16	15	16.7	17.9	17.9	16.2	15.9	16.1	16.4	18.5	17.7	16.4	16.1	16.7 ± 0.9
Marzo	17.6	18.4	17.4	16.1	16.1	15.2	16.7	18.2	18.2	14.9	16.8	16.1	18.6	17.8	18.2	17.2	16.6	17 ± 1.1
Abril	18.6	18.1	18.4	17.1	17	16.9	17	17.8	17.8	17	16.9	17.9	18.2	19.1	19.9	17.7	17.4	17.8 ± 0.8
Mayo	20.2	21.5	21.8	20	19.3	18.5	22.3	20	20	18.9	21.2	20.1	19.7	21.2	21	19.3	19.2	20.2 ± 1.1
Junio	25.3	25.4	24.9	26.7	24.7	26.1	23.4	24.2	24.2	24.7	26.2	24.9	25.9	25.3	25.1	23.2	24.9	25 ± 0.9
Julio	28	27.4	28.2	28.2	26.6	27.7	27.7	26.8	26.8	27.8	28.2	28.4	28.9	28.5	27.1	27.7	28.4	27.8 ± 0.6
Agosto	29.6	29.2	29.5	29.4	28.8	29.2	29.5	29.4	29.4	29.5	29.9	29.5	29.5	30.1	28.8	29.7	29.3	29.4 ± 0.3
Septiembre	29.2	29.2	29.8	29.4	28.9	29.9	29.7	28.8	28.8	29.5	30.1	29.4	30	30.3	28.9	29.3	29.3	29.4 ± 0.5
Octubre	27.9	25.7	27.1	27	27.2	28	26.4	26.3	26.3	26.9	27.3	25.8	27.8	27.8	27.1	26.8	26.9	26.9 ± 0.7
Noviembre	23.8	22.2	22.9	23.5	21.5	23.5	23	21.5	21.5	22.9	23.7	22.2	24.4	24.2	23.3	24	22.4	23 ± 0.9
Diciembre	19.9	18.4	18.7	19	18.2	19.1	19.6	17.6	17.6	18	18.8	18.8	19.8	19.6	19.2	19.2	19.4	18.9 ± 0.7

 Tabla 5. Promedio anual de TSM en invierno y verano en BLA.

	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	x	ENOS
Invie	18.8	18.3	18.3	17.7	17.3	16.8	18.2	18.1	18.1	17 ±	17.6	17.7	18.4	19 ±	19 ±	17.7	17.8	18 ±	18.5
rno	± 1.1	± 1.8	± 1.9	± 1.5	± 1.3	± 1.7	± 2.3	± 1	± 1	1.4	± 2	± 1.6	± 1.3	1.3	1.3	± 1.3	± 1.3	1.5	± 1.4
Vera	27.3	26.5	27.1	27.4	26.3	27.4	26.6	26.2	26.2	26.9	27.6	26.7	27.8	27.7	26.7	26.8	26.9	26.9	27.2
no	± 2.3	± 2.9	± 2.8	± 2.4	± 3	± 2.5	± 2.7	± 3.1	± 3.1	± 2.7	± 2.6	± 3.1	± 2.2	± 2.5	± 2.3	± 2.3	± 2.9	± 2.5	± 2.4