

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



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Características esclerocronológicas del coral *Porites
panamenisis* (Scleractinia: Poritidae) en un sistema
hidrotermal somero del Golfo de California**

Tesis

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

Presenta:

Carolina García Malo

Ensenada, Baja California, México
2020

Tesis defendida por
Carolina García Malo

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Codirector de tesis

Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet
Codirector de tesis

Miembros del comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera

Dr. Loic Marie Jean Claude Jose Ghislain Peiffer



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

Dra. Rufina Hernández Martínez
Directora de Estudios de Posgrado

Carolina García Malo © 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 **Carolina García Malo** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Características esclerocronológicas del coral *Porites panamensis* (Scleractinia: Poritidae) en un sistema hidrotermal somero del Golfo de California

Resumen aprobado por:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Codirector de tesis

Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet
Codirector de tesis

Los hábitats naturalmente acidificados y sus poblaciones nos permiten evaluar las posibles respuestas de los organismos marinos a las condiciones de acidificación oceánica previstas para 2100. En este estudio, se realizó un análisis esclerocronológico del coral hermatípico *Porites panamensis*, con el fin de evaluar su respuesta ante las condiciones ambientales extremas de su hábitat: un sistema hidrotermal somero localizado en Santispac, al suroeste del Golfo de California (GC), en donde se reportan un pH_T promedio de 6.96 ± 0.19 y temperaturas de $27\text{--}30\text{ }^\circ\text{C}$ en el agua de mar y 48°C en el sedimento. Todas las colonias presentaron características fenotípicas similares, con esqueletos pequeños y porosos, de morfotipo incrustante y altamente erosionados. Estas condiciones, a su vez, se vieron reflejadas en sus bajos valores de densidad [$0.83 \pm 0.09\text{ gCaCO}_3\cdot\text{cm}^{-3}$], tasa de extensión [$0.30 \pm 13\text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$], y tasa de calcificación [$0.26 \pm 0.13\text{ gCaCO}_3\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$] promedio, siendo respectivamente, el valor más bajo de *Porites panamensis* reportado en el Pacífico mexicano a la fecha. El crecimiento vertical explicó más del 90% de la variabilidad en la tasa de calcificación ($r > 0.95$, $P < 0.05$), indicando que su estrategia de crecimiento consistió en crear esqueletos más extensos y menos densos. La tasa de calcificación no tuvo correlación con la temperatura del mar superficial (TMS), en desacuerdo con lo sugerido por modelos del género *Porites* y con lo reportado para *Porites panamensis* en la misma región (GC). Asimismo, no se encontró correlación entre la TMS y la tasa de Calcificación de *Porites* de otros sistemas naturalmente acidificados, por lo que la tasa de calcificación en estos sitios podría estar mayormente influenciada por los bajos niveles de pH. La supervivencia de *P. panamensis* en ventilas hidrotermales con valores de pH más bajos que los esperados por efecto de la acidificación oceánica, la convierten en un modelo de respuesta de los corales escleractinios del Pacífico Oriental mexicano a futuros escenarios de bajo pH. Sin embargo, se desconoce si las colonias de *Porites panamensis* de las ventilas de Santispac se están acercando o ya se encuentran en su límite de tolerancia a la acidificación.

Palabras clave: Acidificación, cambio climático, calcificación

Abstract of the thesis presented by **Carolina García Malo** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree with orientation in Marine Ecology

Sclerochronological records of *Porites panamensis* (Scleractinia: Poritidae) from a shallow hydrothermal vent system in the Gulf of California

Abstract approved by:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Codirector de tesis

Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet
Codirector de tesis

Naturally acidified habitats and their populations provide an opportunity to evaluate how species will be affected by future ocean acidification conditions. In this study, we conducted a sclerochronological analysis of the hermatypic coral *Porites panamensis* to assess the coral's response to the extreme environmental conditions present in its habitat: a shallow hydrothermal vent system in Santispac beach, located in the southeast region of the Gulf of California (GC), where an average pH of 6.96 ± 0.19 , a temperature of 27–30 degrees Celsius in seawater, and 48 degrees Celsius in the sediments it's reported. Similar phenotypic characteristics, including a small and porous skeleton, an encrusting morphology, and high levels of bioerosion, were found among the colonies. These conditions were then reflected as low skeletal density [$0.83 \pm 0.09 \text{ gCaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-3}$], low extension rate [$0.30 \pm 13 \text{ cm} \cdot \text{yr}^{-1}$], and low calcification rate [$0.26 \pm 0.13 \text{ gCaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$] average values, with each value being respectively, and to our knowledge, the lowest reported for *Porites panamensis* of the Mexican Pacific to date. Vertical growth explained more than 90% of calcification variability ($r > 0.95$, $P < 0.05$), implying a growth strategy that consists of growing an extense rather than a dense skeleton. Calcification rate did not correlate with sea surface temperature (SST), as opposed to a general *Porites* growth model, and to *Porites panamensis* models reported for other environments in the GC. *Porites* calcification rates from similar naturally acidified systems did not correlate with SST either. It was, therefore, suggested that in these particular systems, the overall calcification rates were most affected by low environmental pHs rather than by SST. The survival of *Porites panamensis* in a hydrothermal vent system with lower pH values than the expected pH at the end of the century marks this species as acidification-resistant and as a model species for the overall future pH-driven response of scleractinian corals of the eastern Mexican Pacific to future low pH environments. However, it is unknown whether *Porites panamensis* colonies of the Santispac vent system are approaching or already at their ocean acidification threshold.

Keywords: Acidification, climate change, calcification

Dedicatoria

**Al mar, नारायण
y a mi amada hija, Lisa.**

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada (CICESE) por haberme permitido formar parte del Posgrado en Ecología Marina.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por proporcionarme el apoyo financiero necesario para realizar mis estudios de maestría durante el periodo 2018-2020, a través de la beca 652898.

Al Posgrado en Ecología Marina por la beca de sustento otorgada.

Un agradecimiento muy especial a mis excelentes codirectores de tesis, Dr. Rafael Cabral y Dr. Juan Pablo Carricart, por su apoyo incondicional tanto académico como moral, y por el tiempo invertido en mi formación.

Gracias también a mis sinodales, Dr. Luis Calderón y Dr. Loic Peiffer, quienes aportaron valiosos comentarios para este trabajo.

A los integrantes del Laboratorio de Esclerocronología, Ecología y Pesquerías de la Zona Costera de CICESE, quienes me apoyaron siempre con comentarios y sugerencias muy valiosas para el desarrollo de esta tesis, y me hicieron sentir en familia siempre.

Gracias especiales al M. en C. Alexis Trejo y al M. en C. Ofir Molina, por su apoyo en el laboratorio.

Al Dr. David Paz por proporcionar las muestras para esta tesis, y a la M. en C. Tatiana Oporto, por la gran aportación de su trabajo de investigación a esta tesis de posgrado.

A los investigadores, Dr. Helmut Maske y Dr. Rubén Lara, quienes me guiaron desde mi formación de licenciatura y me convencieron de seguir adelante con mis estudios de posgrado.

Y finalmente, quiero agradecer a mi familia y amigos:

A mi hermosa hija Lisa, por ser tan paciente y cariñosa, y por ser quien me inspira a superarme cada día. Lisa, contigo he logrado mil y una maravillas, has sido siempre luz en la oscuridad, esperanza en la desesperación y mi felicidad en la tristeza.

A mi Papá, Mamá y hermanas: gracias por creer en mí y apoyar cada una de mis decisiones, gracias por estar presentes en mi vida y por apoyarme incondicionalmente para avanzar en mi formación académica.

A Diego y a toda la familia Larios-Rodríguez: gracias por caminar este sendero conmigo, gracias por todo lo que han hecho por Lisa y por mí.

A Rafa, Laurita, Samira, Monserrat, Génesis, Sarahí, Rubén, Tiffany y Vero, por alegrarme la vida con su amistad y siempre animarme a continuar y concluir esta etapa de mi vida.

Tabla de contenido

Resumen en español	ii
Resumen en inglés	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos	v
Lista de figuras	vii
Lista de tablas.....	viii
Capítulo 1. Introducción	1
1.1 Antecedentes	10
1.2 Justificación	13
1.3 Hipótesis.....	14
1.4 Objetivos	14
1.4.1 Objetivo general.....	14
1.4.2 Objetivos específicos.....	15
Capítulo 2. Metodología.....	16
2.1 Área de estudio	16
2.2 Trabajo de campo.....	17
2.3 Procesamiento de muestras.....	18
2.4. Análisis de datos.....	20
Capítulo 3. Resultados.....	22
3.1 Descripción de los resultados.....	22
3.2 Comparación con otros estudios.....	24
Capítulo 4. Discusión	28
4.1 Características morfológicas y edad.....	28
4.2 Características esclerocronológicas	31
4.3 Relación con la Temperatura del Mar Superficial	33
Capítulo 5. Conclusiones	34
Literatura citada	36
Anexos.....	43

Lista de figuras

Figura	Página
1 Fracciones de las especies químicas derivadas del ácido carbónico en función del pH (escala total). Imagen tomada de Millero (2013).....	4
2 Esqueletos de corales de 8 días de edad a partir del asentamiento larvario creciendo bajo diferentes saturaciones de omega aragonita (Ω_{ar}). A) Ω_{ar} externo3.7, Ω_{ar} interno19; B) Ω_{ar} externo2.4, Ω_{ar} interno15; C) Ω_{ar} externo1.0, Ω_{ar} interno7; D) Ω_{ar} externo0.2, Ω_{ar} interno2. Imagen tomada de Cohen y Holcomb (2009) La escala (A-D) equivale a 100 μ m.....	6
3 Esquema simplificado que demuestra la acumulación interna de protones durante el proceso de la calcificación en corales. Modificado de Cyronak et al., (2016). Creado en BioRender.com.....	8
4 Esquema simplificado del proceso de calcificación de un pólipo de coral: a) El coral disipa el exceso de protones producidos por la calcificación a través de una capa límite y hacia la columna de agua bajo condiciones óptimas. b) El proceso de calcificación se vuelve energéticamente más demandante bajo las condiciones de acidificación de las ventilas de CO ₂ , provocando una menor densidad del esqueleto, además de una menor extensión debido a la disolución del esqueleto, y con ello, una baja tasa de calcificación. Figura original creada en BioRender.com a partir del marco teórico de Jokiel (2011) y Cyronak et al. (2016).....	9
5 Sitio de muestreo ubicado en Playa Santispac, Bahía Concepción, Baja California Sur, México. VH: Ventila Hidrotermal. Modificado de Oporto-Guerrero et al., (2018).....	16
6 La imagen muestra una de las colonias para denotar la alta bioerosión y porosidad observadas en las muestras. En a) se muestra el esqueleto de una colonia de <i>Porites panamensis</i> , en b) se observa el mismo esqueleto bajo rayos X, en donde se aprecia la erosión interna ocasionada por organismos bioerosionadores.....	22
7 Regresión lineal con intervalo del 95% de confianza entre a) extensión lineal y calcificación, b) densidad y calcificación, y c) densidad y extensión lineal de <i>Porites panamensis</i> en Santispac, B.C.S., México.....	24
8 Regresión lineal con intervalo del 95% de confianza entre a) densidad, b) tasa de extensión lineal, y c) tasa de calcificación y la temperatura superficial del mar para <i>Porites</i> en diversas regiones del Indo-Pacífico y el Pacífico Oriental. La simbología de las gráficas se encuentra en el extremo superior derecho. La línea recta corresponde al ajuste lineal de Lough (2008) y la línea punteada es el intervalo de confianza del ajuste. Los círculos oscuros corresponden a colonias de <i>Porites</i> spp. de diversas regiones del Indo-Pacífico (promediados sobre los años 1961-1990, N=10-15 colonias por punto, tomado de Lough (2008)). Los círculos claros corresponden a los promedios de <i>Porites panamensis</i> en Santispac (N=5 colonias) y las barras verticales corresponden a la desviación estándar de los datos; los triángulos y cuadrado claros son promedios de <i>Porites panamensis</i> creciendo sin condiciones de acidificación; los	

rombos, cruces, y asteriscos corresponden a los promedios de *Porites* spp. creciendo en condiciones de acidificación.....

Lista de tablas

Tabla		Página
1	Características esclerocronológicas: tasa de extensión, densidad del esqueleto y tasa de calcificación para cada par de bandas de <i>Porites panamensis</i> estudiado. Al final de la tabla se reporta la media muestral \pm desviación estándar de los datos.....	23
2	Promedio \pm D.E. (N = No. de colonias) de la densidad del esqueleto, tasa de extensión linear y tasa de calcificación in situ reportadas en literatura para <i>Porites</i> creciendo en condiciones de acidificación por ventilas hidrotermales y otras causas, y para <i>Porites</i> creciendo fuera de los efectos de la acidificación en la región de estudio (Golfo de California, México). También se mencionan los parámetros fisicoquímicos (Temperatura del medio, Ω_{ar} y pH en la escala total) reportados en cada estudio para fines comparativos.....	25
3	Medidas morfométricas de los especímenes analizados de <i>Porites panamensis</i> . DL= Diámetro largo, DC=Diámetro corto, A= Altura, C= Circunferencia con rugosidad, RL= Rugosidad larga, RC= Rugosidad corta.....	43
4	Promedio \pm D.E. de la densidad del esqueleto, tasa de extensión linear y tasa de calcificación reportadas para <i>Porites</i> en diferentes sitios de estudio.....	44

Capítulo 1. Introducción

La importancia de los arrecifes de coral

Los corales son organismos holobiontes, esto quiere decir que más que individuos, son una entidad ecológica compuesta por el coral y sus microorganismos simbióticamente asociados: bacterias, archaeas, hongos, virus y protistas, incluyendo al alga dinoflagelada *Symbiodinium* (Thompson et al., 2015), conocida coloquialmente como zooxantela. La relación simbiótica que existe entre el alga *Symbiodinium* y el coral es de particular interés, ya que estas algas microscópicas residen dentro de las células del hospedero y le proveen de gran parte de su requerimiento energético al transferir carbono fijado fotosintéticamente al coral (Rosenberg et al., 2007). Los corales pétreos (escleractinios), formadores de arrecifes (hermatípicos), generalmente son colonias de cientos a miles de pólipos, cuya rápida formación de exoesqueletos de carbonato de calcio y su subsecuente acumulación, originan las estructuras arrecifales (Cohen y Holcomb, 2009).

Los ecosistemas arrecifales son fundamentales para mantener el equilibrio natural de los océanos (Moberg y Folke, 1999; Veron et al., 2009). Se les considera hábitats críticos porque son sitios de crianza, refugio, reproducción y alimentación para una gran diversidad de especies (Spalding et al., 2001), colaboran en la fijación de nitrógeno y carbono, y ayudan al reciclamiento de nutrientes (Moberg y Folke, 1999). Además, protegen a la línea de costa de los efectos del oleaje, y proveen de bienes y servicios de importancia económica, social y cultural (Moberg y Folke, 1999; de Groot et al., 2012) con un valor total estimado de US \$352, 000 por hectárea por año (Costanza et al., 1998; Moberg y Folke, 1999; de Groot et al. 2012). En los arrecifes de coral suceden diferentes procesos químicos y biológicos, sin embargo, la calcificación es uno de los procesos activos más importantes para la construcción de estos ecosistemas (Gattuso et al., 1999; Allemand et al., 2011), ya que determina el balance entre la tasa de acreción y erosión de carbonato de calcio (CaCO_3) que permite la manutención del ecosistema (Tortolero-Langarica et al., 2017).

Los corales escleractinios nos proveen de perspectivas históricas de la calcificación a través de la presencia de bandas alternas de distinta densidad en su esqueleto, las cuales son evidentes en radiografías de rayos X. Gracias a estudios de autoradiografía (Knutson et al. 1972) y otras técnicas radiométricas (Dodge y Thompson, 1974; Macintyre y Smith, 1974; Moore y Krishnaswami, 1974), se sabe que las bandas alternas de mayor y menor densidad del esqueleto coralino son anuales. También es sabido que las

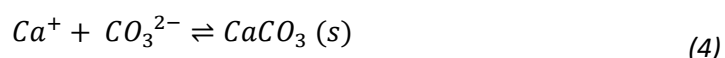
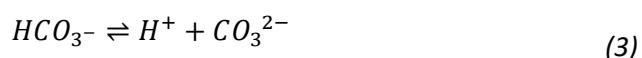
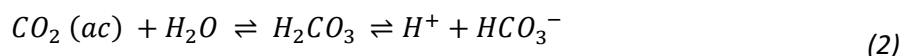
características físicas del ambiente determinan las características de crecimiento del coral, y cualquier cambio en las características físicas del ambiente puede impulsar la variabilidad en los registros de crecimiento anual (i.e. el bandeo) (Barnes y Lough, 1989, 1992). En particular, el patrón de bandas de alta y baja densidad es controlado por factores extrínsecos tales como: la irradiancia, la temperatura del mar superficial, la energía hidráulica, la composición orgánica e inorgánica de los sedimentos y la química del agua de mar (Wellington y Glynn, 1983; Lough y Barnes, 2000; Grigg, 2006; Smith et al., 2007; Lough y Cooper, 2011; Tortolero-Langarica et al., 2017). De este modo, cada par de bandas de crecimiento proporciona información acerca de las respuestas del coral a las condiciones ambientales del pasado (i.e. la esclerocronología), y provee de una base para la predicción del crecimiento de los corales en el futuro (Lough y Cooper, 2011).

Las bandas de densidad del esqueleto nos permiten estimar tres características esclerocronológicas: (i) qué tanto se extiende el esqueleto de coral en un año, i.e., la tasa de extensión lineal, ($cm\ año^{-1}$), (ii) la densidad del $CaCO_3$ que se deposita en el esqueleto ($g\ cm^{-3}$); y (iii) el producto de estas dos variables nos dirá la masa de esqueleto de $CaCO_3$ que se deposita cada año, i.e., la tasa de calcificación ($g\ CaCO_3\ cm^{-2}\ año^{-1}$) (Lough y Cooper, 2011). Los corales que se emplean comúnmente en los estudios esclerocronológicos son los del género *Porites* en el océano Pacífico, y los del género *Orbicella* en el océano Atlántico (Carricart-Ganivet, 2007). Estos corales emplean estrategias de crecimiento diferentes de acuerdo al arreglo de las estructuras esqueléticas y al tipo de esqueleto (sólido o poroso) que poseen, e invierten el carbonato de calcio ya sea en, (i) formar esqueletos más densos (*Orbicella*), o (ii) en formar esqueletos más extensos (*Porites*) (Carricart-Ganivet, 2007).

En la actualidad, se estima que por lo menos un tercio de los corales hermatípicos se encuentran en peligro de extinción (Hoegh-Guldberg et al. 2007), y se prevé que todas las especies coralinas estarán amenazadas para el 2050, de las cuales el 75 % estarán en niveles de amenaza de altos a críticos por efecto del Cambio Climático (CC; Hoegh-Guldberg et al. 2007; Burke et al., 2011). Las altas concentraciones de CO_2 atmosférico han provocado la reducción de 0.1 unidades de pH del agua de mar con respecto al pH de la época preindustrial, es decir, el océano se ha acidificado (Rhein et al., 2013). Si las emisiones de CO_2 a la atmósfera incrementan, es probable que el pH disminuya de 0.3 a 0.4 unidades adicionales para finales del siglo (Doney et al., 2009). Estos cambios tienen implicaciones profundas para los ecosistemas marinos, y especialmente para los arrecifes de coral, porque se reduce la disponibilidad de iones de carbonato, el principal sustrato que los corales utilizan para construir sus esqueletos de carbonato de calcio ($CaCO_3$) (Feely et al., 2004; Cohen y Holcomb, 2009).

El Sistema de carbonatos del océano

El sistema de carbonatos es el principal responsable del equilibrio en la química del agua de mar, misma que a su vez, permite la formación y persistencia de esqueletos y conchas de organismos calcificadores en el océano (Kleypas y Langdon, 2006); e involucra las siguientes reacciones:



En donde una porción significativa de CO_2 (gas) que se emite a la atmósfera es rápidamente absorbida por las aguas superficiales del océano (ec. 1), el cual, al disolverse, toma la forma de ácido carbónico (H_2CO_3 , ec. 2), un ácido débil que al perder un ion hidrógeno se transforma en ion bicarbonato (HCO_3^- , ec. 2). Bajo las condiciones adecuadas, el ion bicarbonato libera un hidrógeno y da origen al ion carbonato (CO_3^{2-} , ec. 3). Este último, al asociarse con un ion de calcio, permite la precipitación de CaCO_3 (ec. 4).

De entre los componentes del sistema de carbonatos, el ion más abundante en el agua de mar es el ion bicarbonato (HCO_3^-) (Buddemeier et al. 2004; Millero, 2013). Esto debido a que la especie química predominante se define en función del pH del medio (Millero, 2013). A un pH de ~ 8.05 , que corresponde al pH oceánico en la actualidad, el sistema de carbonatos tiende a la formación de bicarbonato (HCO_3^-) (Figura 1), mientras que a $\text{pH} < 6$ predomina el CO_2 acuoso, y a $\text{pH} > 9$, el carbonato (CO_3^{2-}) (Millero, 2013). Asimismo, un incremento en la cantidad de CO_2 disuelto provoca un aumento en la cantidad de iones de hidrógeno reactivos en el agua (H^+), lo que disminuye el pH y a su vez, promueve la disolución de los carbonatos. Por lo tanto, el equilibrio ácido-base del sistema de carbonatos es el regulador natural del pH del agua de mar y controla la circulación de CO_2 entre la biósfera, la litósfera, la atmósfera y los océanos (Millero, 2013).

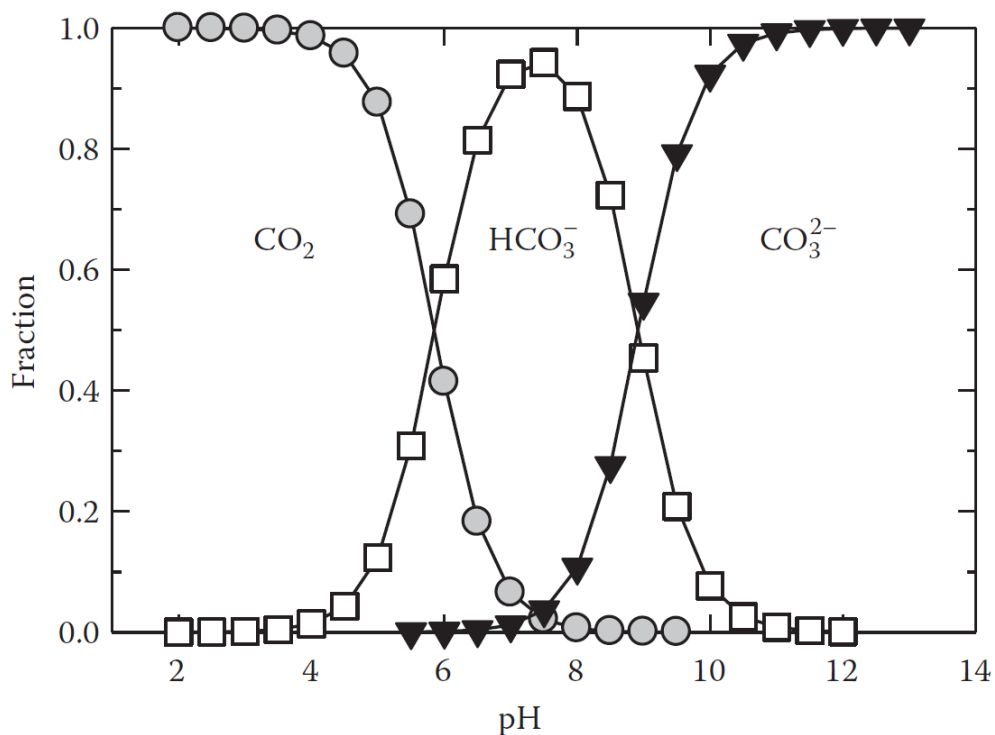


Figura 1. Fracciones de las especies químicas derivadas del ácido carbónico en función del pH (escala total). Imagen tomada de Millero (2013).

La calcificación coralina

Los corales hermatípicos utilizan iones de carbonato y de calcio, derivados del agua de mar, para construir sus esqueletos (Cohen y Holcomb, 2009). El carbonato de calcio (CaCO_3) puede precipitarse ya sea en la forma mineral de aragonita o calcita (Millero, 2013). Los corales, en particular, precipitan CaCO_3 en forma de cristales de aragonita, cuyo estado de saturación en el agua se denota comúnmente con el símbolo omega (Ω_{ar}), y se define como el producto de la concentración de iones de carbonato y de calcio presentes en el agua de mar, divididos entre el producto de solubilidad aparente (K'_{sp}) de su forma mineral (aragonita) bajo una temperatura, salinidad y presión específicas (ec. 5) (Cooke y Kepkay, 1980; Cyronak et al. 2016):

$$\Omega_{ar} = \frac{[Ca^{2+}][CO_3^{2-}]}{K'_{sp}} \quad (5)$$

Debido a que en el océano las concentraciones de Ca^{2+} son 20-30 veces mayores que las de CO_3^{2-} , y no varían considerablemente (Langdon, 2002; Millero, 2013), el CO_3^{2-} es el ion limitante para la calcificación (Kleypas y Langdon, 2002). La saturación de aragonita ($\Omega_{ar} = 1$) se alcanza cuando la concentración de CO_3^{2-} equivale a $60\mu\text{mol kg}^{-1}$ (Millero, 2013; Cohen y Holcomb, 2009). En la actualidad, el océano superficial (0-5 m) alcanza una concentración de $250\mu\text{mol kg}^{-1}$ de CO_3^{2-} en latitudes cercanas al ecuador (excepto el Pacífico Oriental Tropical, con $[CO_3^{2-}] = 180\mu\text{mol kg}^{-1}$) (Cohen y Holcomb, 2009); es decir, en el océano tropical, las aguas superficiales se encuentran cuatro veces sobresaturadas con respecto a aragonita (Cohen y Holcomb, 2009). Teóricamente, si el $\Omega_{ar} > 1$ (i.e. $[CO_3^{2-}] > 60\mu\text{mol kg}^{-1}$) la aragonita debería precipitarse y si el $\Omega_{ar} < 1$ la aragonita debería disolverse. Sin embargo, aunque los océanos se encuentran sobresaturados con respecto a aragonita, la forma mineral de aragonita no se precipita espontáneamente debido a barreras cinéticas que impiden la nucleación y/o crecimiento de cristales, e.g.: la alta energía de hidratación de los iones de calcio, la baja actividad de los iones de carbonato y las altas concentraciones de sulfatos y magnesio en el agua de mar (Cohen y Holcomb, 2009).

Debido a lo anterior, los corales y otros organismos calcificadores han desarrollado estrategias para nuclear y crecer cristales de $CaCO_3$ en compartimentos aislados o semi-aislados del medio (Cohen y Holcomb, 2009). Los corales, en particular, llevan a cabo la calcificación en la capa calicoblástica, un compartimento extracelular ubicado entre el esqueleto y el tejido coralino, también conocido como sitio de calcificación. En este sitio, ellos acumulan una porción de agua de mar (con iones de Ca y CO_3 , pH y Ω_a ambientales) y modifican sus características químicas (e.g. elevan el pH y con ello el Ω_{ar}), lo cual les permite convertir suficientes iones de bicarbonato (HCO_3) en los iones de carbonato requeridos para la calcificación, logrando producir $CaCO_3$ (aragonita) 100 veces más rápido de lo que le tomaría formarse por otros medios (Cohen y Holcomb, 2009). Este mecanismo de calcificación fue comprobado posteriormente por Cohen y Holcomb (2009) en experimentos de laboratorio, quienes encontraron, después de medir la saturación de aragonita dentro del sitio de calcificación y compararla con la saturación de aragonita del medio, que la saturación de aragonita interna se mantuvo significativamente por encima del valor de la saturación de aragonita externa en todos los casos. Aun así, el estado de saturación de aragonita interno disminuyó conforme lo hizo el estado de saturación externo (Figura 2). En consecuencia, concluyeron que conforme el Ω_{ar} del medio disminuye, el estado de saturación en el fluido interno disminuye también, y

conforme el estado de saturación interno disminuye, la tasa de depositación de CaCO_3 se vuelve demasiado lenta para mantener un crecimiento normal del esqueleto (Cohen y Holcomb, 2009).

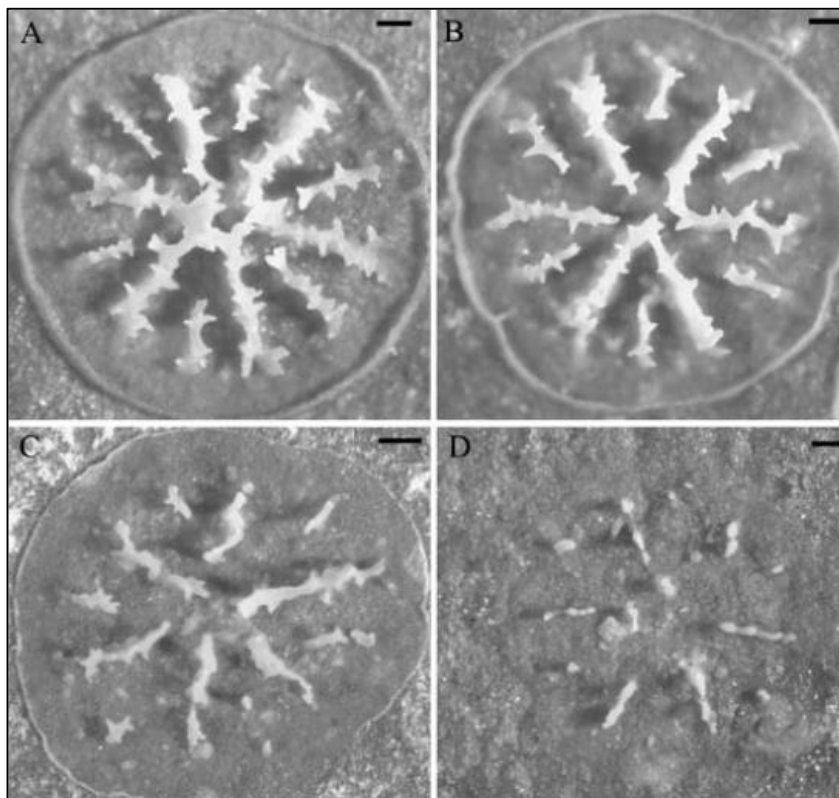


Figura 2. Esqueletos de corales de 8 días de edad a partir del asentamiento larvario creciendo bajo diferentes saturaciones de omega aragonita (Ω_{ar}). A) Ω_{ar} externo 3.7, Ω_{ar} interno 19; B) Ω_{ar} externo 2.4, Ω_{ar} interno 15; C) Ω_{ar} externo 1.0, Ω_{ar} interno 7; D) Ω_{ar} externo 0.2, Ω_{ar} interno 2. Imagen tomada de Cohen y Holcomb (2009). La escala (A-D) equivale a 100 μm .

De acuerdo con Cohen y McConnaughey (2003) y Al-Horani et al. (2003), los corales logran elevar significativamente las condiciones de saturación de aragonita dentro del sitio de calcificación (con respecto al estado de saturación del medio) en mayor medida, gracias a un aumento en la concentración de iones carbonato, y en menor medida, por un cambio en la concentración de iones de calcio. Cohen y McConnaughey (2003) y Allemand et al. (2011) proponen que los corales logran elevar el pH del agua en el sitio de calcificación y aumentar el estado de saturación de aragonita mediante un transporte activo de iones utilizando la enzima Ca^{2+} -ATPasa (“Calcio-ATP-asa”), la cual remueve dos iones H^+ del fluido de calcificación por cada ion Ca^{2+} que adquiere del medio, permitiendo la rápida elevación de pH y el Ω_{ar} requeridos para la calcificación. Sin embargo, este mecanismo resulta energéticamente costoso. Se estima que para producir 1 μmol de CaCO_3 , se requiere remover 2 μmol de H^+ e invertir de 1 μmol de ATP, por lo

que el gasto energético destinado a la calcificación puede ser el equivalente a 30% de la reserva energética del coral (Cohen y McConnaughey, 2003). Además, este proceso debe competir con otros procesos fisiológicos que demandan energía tales como la reproducción sexual (Holcomb et al. 2011). Estudios recientes confirman que los corales deben invertir energía adicional para regular el pH del sitio de calcificación bajo condiciones de acidificación (McCulloch et al. 2012), siendo esta una respuesta polifilética (Liu et al., 2020).

Es importante destacar que, aunque que el CO_3^{2-} (cuya concentración determina el Ω_{ar}) es el sustrato inorgánico que permite la precipitación de CaCO_3 , ningún transportador de iones de CO_3^{2-} ha sido descrito en corales (Goiran et al., 1996). Sin embargo, existe amplia evidencia de que el bicarbonato (HCO_3^-) es transportado de manera activa hacia el fluido de calcificación de los corales (Goiran et al, 1996; Moya et al., 2008; Jury et al. 2010). Por lo tanto, una vez que el HCO_3^- es transportado hacia el sitio de calcificación y el CO_3^{2-} se combina con Ca^{2+} durante la calcificación, iones de H^+ comienzan a formarse (ec. 6).



Un incremento de iones de H^+ podría ser problemático, ya que conforme se acumulan iones H^+ en el fluido de calcificación, el pH disminuye y el sistema de carbonatos deja de producir CO_3^{2-} , provocando que disminuya el Ω_{ar} (Cyronak et al., 2016). Conforme los océanos absorban más CO_2 y las concentraciones de H^+ en la columna de agua aumenten, el gradiente electroquímico de H^+ entre el tejido coralino y el agua de mar disminuirá, haciendo más difícil mantener un Ω_{ar} interno alto (Cyronak et al., 2016). Esta es la idea subyacente del modelo de calcificación por limitación de flujo de protones, cuyo marco conceptual fue elucidado por Jokiel (2011)(Figura 3).

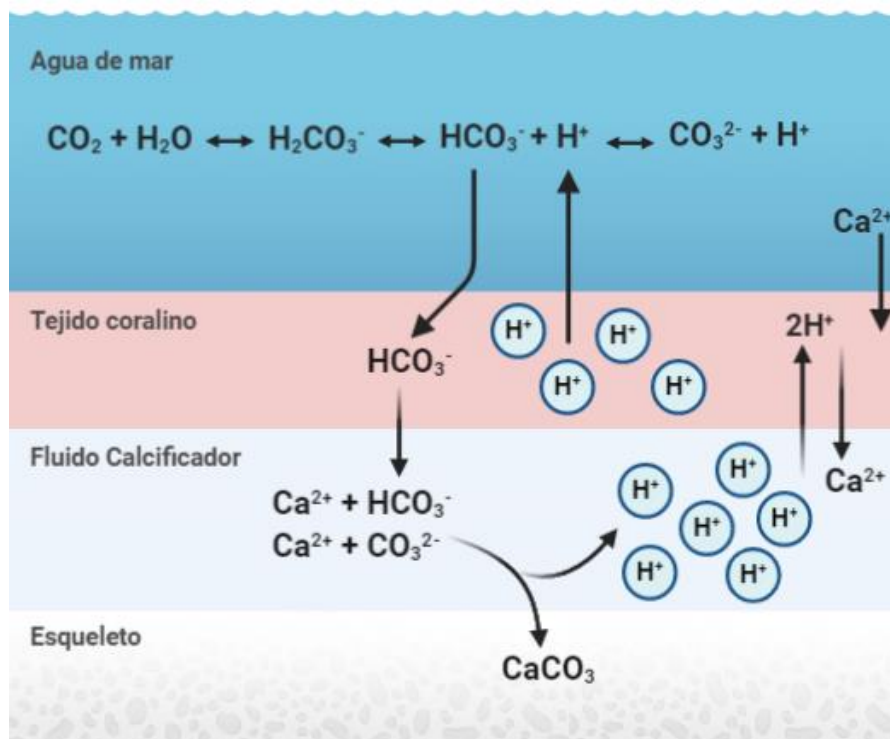


Figura 3. Esquema simplificado que demuestra la acumulación interna de protones durante el proceso de la calcificación en corales. Modificado de Cyronak et al., (2016). Creado en BioRender.com.

Entonces, para calcificar, los corales deben bombear iones de HCO_3^- hacia el fluido calcificador, en donde los protones H^+ se acumulan al mismo tiempo que se precipita CaCO_3 . Con el fin mantener condiciones favorables para la precipitación en el sitio de calcificación, los corales bombean activamente 2H^+ fuera y Ca^{2+} dentro usando la enzima Ca^{2+} -ATPasa (Figura 4, a), (Jokiel 2011; Allemand et al. 2011). Teóricamente, si el gradiente de H^+ entre el tejido y el agua de mar es menos pronunciado debido a la acidificación por aporte de CO_2 , por ejemplo, de una ventila (Figura 4, b), remover el exceso de protones H^+ para mantener el pH óptimo en el sitio de calcificación se vuelve energéticamente más demandante que en condiciones óptimas, provocando un efecto negativo en las características esclerocronológicas, afectando, a su vez, a la tasa de calcificación.

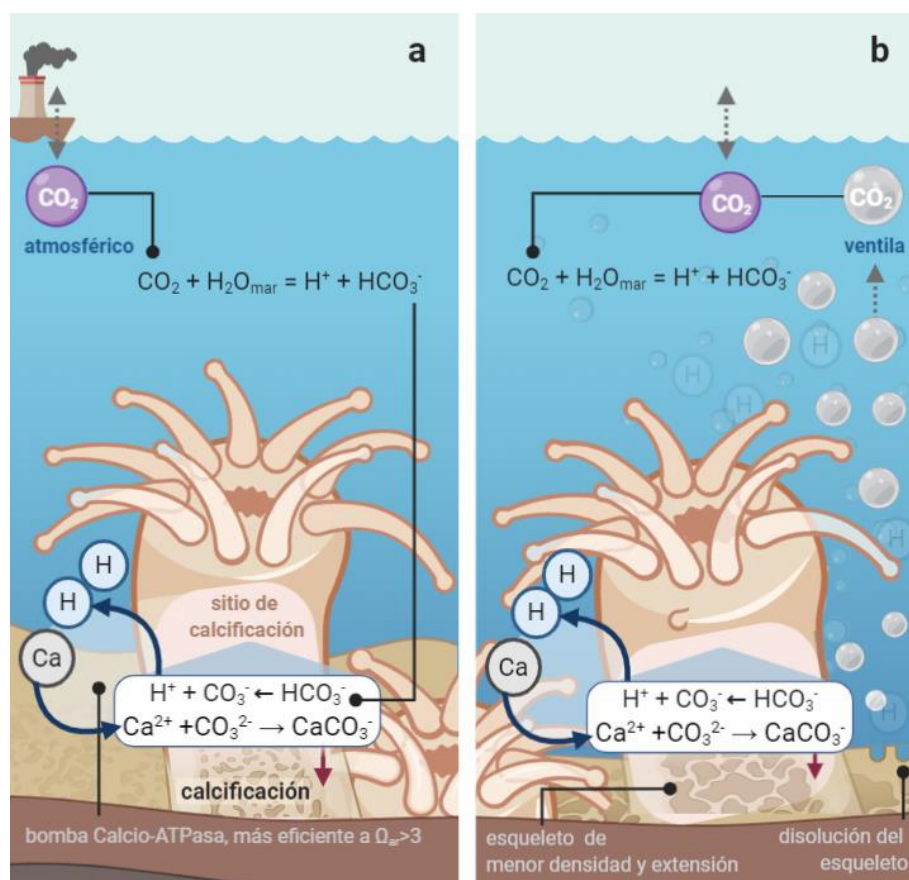


Figura 4. Esquema simplificado del proceso de calcificación de un pólipo de coral: a) El coral disipa el exceso de protones producidos por la calcificación a través de una capa límite y hacia la columna de agua bajo condiciones óptimas. b) El proceso de calcificación se vuelve energéticamente más demandante bajo las condiciones de acidificación de las ventilas de CO_2 , provocando una menor densidad del esqueleto, además de una menor extensión debido a la disolución del esqueleto, y con ello, una baja tasa de calcificación. Figura original creada en BioRender.com a partir del marco teórico de Jokiel (2011) y Cyronak et al. (2016).

No obstante, las hipótesis acerca de la manera en que los corales se verán afectados por la acidificación no han sido fáciles de comprobar. Un ejemplo es el trabajo realizado por Ries et al. (2009), quienes realizaron uno de los primeros experimentos para caracterizar la respuesta de los corales a la acidificación y encontraron una gran variedad de respuestas, incluyendo respuestas positivas de la calcificación (incrementos) a condiciones de acidificación. Ellos lo atribuyeron a que probablemente existen especies con alta capacidad de bombeo de protones fuera del sitio de calcificación, las cuales podrían ser más resilientes, y en algunos casos, calcificar más rápido bajo condiciones de acidificación. En contraste, otras especies con baja capacidad de bombeo de protones resultarían negativamente afectadas.

En síntesis, aunque mucho de lo que se conoce hoy en día acerca de los impactos de la acidificación del océano sobre la biota marina es resultado de la evaluación de las características esclerocronológicas en experimentos de laboratorio, estos no son capaces de recrear las condiciones de variabilidad (física, química y biológica) de los sistemas arrecifales reales (Shaw et al., 2012; Enochs, 2015). He allí donde recae la importancia de los estudios en ambientes naturales que asemejen escenarios de acidificación.

1.1. Antecedentes

Fabricius et al. (2011), Barkley et al. (2015) y Enochs et al. (2015), a fin de comprender los efectos de la acidificación y al mismo tiempo superar las limitaciones de los estudios de laboratorio, estudiaron la tasa de calcificación de corales del género *Porites* en arrecifes del Pacífico occidental tropical con estados de saturación de aragonita bajo en Papua Nueva Guinea (PNG), Palaos e Islas Marianas del Norte (IMN). En PNG, la tasa de calcificación de *Porites* en ventilas de CO₂, no mostró cambios significativos entre Ω_{ar} de 3.5 y 2.9 en el agua de mar (Fabricius et al. 2011); y en Palaos, tampoco se encontró un cambio significativo en la tasa de calcificación de *Porites* en un gradiente de Ω_{ar} de 3.7-2.4, cuyos valores se derivan de una elevada pCO₂ debido a una circulación restringida del agua de mar, intrusión de aguas continentales y a la actividad biológica (respiración y calcificación) del sitio (Barkley et al., 2015). En las ventilas de CO₂ de la isla volcánica Maug (IMN), se encontró una reducción significativa de la tasa de calcificación de *Porites* en los sitios con Ω_{ar} media-alta (Ω_{ar} =3.6) con respecto a la observada en Ω_{ar} alta (Ω_{ar} =3.9), sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre las tasas de calcificación de corales que habitan en aguas con Ω_{ar} media-alta y Ω_{ar} baja (Ω_{ar} =3.6 y 3.4 respectivamente). No obstante, se encontró un cambio de fase en el ecosistema entre los sitios con Ω_{ar} alto y Ω_{ar} bajo, pasando de ser un ecosistema dominado por corales a un ecosistema dominado por macroalgas (Enochs et al., 2015).

Por su parte, Mollica et al. (2018), evaluaron la relación de cada una de las características esclerocronológicas (densidad, tasa de extensión y tasa de calcificación) de *Porites* con el Ω_{ar} del agua de mar y del sitio de calcificación, y encontraron que la tasa de calcificación y la tasa de extensión no se correlacionan con el Ω_{ar} del mar ni con el Ω_{ar} del sitio de calcificación; en cambio, la densidad del esqueleto sí se correlaciona significativamente con ambos valores de Ω_{ar} . De acuerdo con el modelo predictivo desarrollado por los mismos autores a partir de este hallazgo, la acidificación del océano provocará una disminución promedio de 12.4% en la densidad del esqueleto de *Porites* en los arrecifes a nivel global, y en el Pacífico occidental, esta podría reducirse hasta 20.3% para finales del siglo 21.

Por otro lado, está extensamente documentado que las características esclerocronológicas de los corales no solo se ven afectadas por cambios en el sistema de carbonatos, sino también por los cambios en la temperatura (e.g., Lough y Barnes 2000; Lough 2008; Cooper et al., 2008; Lough y Cooper 2011). Lough (2008) evaluó los efectos de la temperatura sobre las características esclerocronológicas de diversas poblaciones de *Porites* del Indo-Pacífico, y encontró que la extensión lineal y la tasa de calcificación de *Porites* están relacionadas significativamente de manera directa con la temperatura, en un rango de 23° a 30°C, con un incremento de $\sim 3 \text{ mm año}^{-1}$ en la extensión lineal promedio y $0.33 \text{ g cm}^2 \text{ año}^{-1}$ en la tasa de calcificación promedio por cada grado Celsius de incremento en la temperatura del mar superficial (TMS). También se reportó que la extensión lineal fue la principal fuente de la variabilidad para la tasa de calcificación (Lough, 2008).

En contraste, Tanzil et al. (2009) encontraron una relación inversa entre las características esclerocronológicas de *Porites* y la TMS, es decir, existe un declive en la tasa de calcificación (25%) y en la tasa de extensión (46-56%) por cada incremento de un grado Celsius en la TMS, esto en el Sur de Tailandia. Asimismo, Cooper et al. (2008) encontraron decrementos en la tasa de calcificación (21%), tasa de extensión (16%) y densidad del esqueleto (6%) de *Porites* por cada grado Celsius de incremento en la temperatura en la Gran Barrera Arrecifal (GBA), y reportaron una temperatura óptima de calcificación de 26°C para el género *Porites*.

Se ha reportado que *Porites* en el Pacífico Oriental Tropical (POT), particularmente la especie *Porites panamensis*, es altamente resistente a condiciones ambientales extremas, con una producción de carbonatos de $0.14 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ bajo condiciones variables de temperatura (14-30°C), altas concentraciones de clorofila ($>2 \text{ mg m}^{-3}$) y poca transparencia de la columna de agua relacionadas a una alta productividad primaria ($1.4\text{--}2.1 \text{ g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) (Halfar et al. 2005; Reyes-Bonilla et al. 2008). Además, esta especie es resistente a una baja salinidad en zonas estuarinas (19–28 ups) (Zapata y Lozano-Cortés, 2015), bajos niveles de pH (6.4-7.4) (Oporto-Guerrero et al., 2018) y en sitios con bajo omega aragonita ($\Omega_{\text{ar}} = 2.9$) debido a surgencias (Norzagaray-López et al. 2015).

Recientemente, Oporto-Guerrero et al. (2018) reportaron la presencia de *Porites panamensis* en ventilas de CO₂ ubicadas en la localidad de Santispac, Baja California Sur, México, en donde el porcentaje de carbonatos en el sedimento es $< 10 \%$, el pH oscila entre 6.40 y 7.40, con un promedio de 6.96 ± 0.19 , y la temperatura alcanza los 30°C en la columna de agua y 48°C en el sedimento. Dichas condiciones son incluso más drásticas que aquellas previstas en los escenarios de acidificación para el POT en el 2100 (Feely

et al., 2009; Barkley et al., 2015). Dado lo anterior, la comunidad coralina de Santispac podría servir como modelo para conocer la respuesta de los corales del POT ante la acidificación del océano.

A la fecha, los únicos estudios de calcificación de *Porites* creciendo bajo condiciones ambientales similares han sido reportados por Fabricius et al. (2011), con valores de pH entre 7.7-8.1 y TMS de 27-29°C, Barkley et al. (2015), con pH de 7.8-7.9 y T. 30-31°C, y Enochs et al. (2015), con pH 7.9 y T. 30°C; aunque solo las condiciones de Fabricius et al. (2011) y Enochs et al. (2015) coinciden con la presencia de ventilas. A la fecha, no existe ningún estudio que haga referencia a las características esclerocronológicas de *Porites panamensis* creciendo en ventilas hidrotermales.

A pesar de que las características esclerocronológicas de *Porites panamensis* han sido bien estudiadas a lo largo de toda su distribución, no hay un consenso en cuanto a su tasa de calcificación. Esto se debe a diversos factores, entre los que destacan, la alta plasticidad morfológica y fisiológica de la especie (Paz-García et al. 2008; Padilla-Gamiño et al. 2012) en respuesta a una gran variedad de condiciones ambientales. *Porites panamensis* cuenta, además, con tres diferentes morfotipos: columnar, masivo e incrustante (López-Pérez 2013), y la información acerca de las características esclerocronológicas de cada uno es escasa (Norzagaray-López et al. 2015). Además, existe una diferencia significativa entre la tasa de calcificación de machos y hembras de esta especie, principalmente debido a diferencias en su tasa de extensión (Cabral-Tena et al. 2013). Finalmente, se ha reportado que existe un gradiente latitudinal en las tasas de calcificación de *Porites panamensis* de la región del Golfo de California (Cabral-Tena et al. 2013; Norzagaray-López et al. 2015).

Por otro lado, la información acerca de la relación entre las tasas de calcificación de *Porites panamensis* y las variables ambientales es escasa. A la fecha, se ha reportado que la tasa de calcificación presenta una correlación positiva con la TMS en algunas localidades a lo largo de la costa mexicana (Bahía de los Ángeles, Bahía Concepción, Bahía La Paz, Cabo Pulmo, Islas Marietas y La Entrega) (Cabral-Tena et al., 2013; Norzagaray-López et al., 2015; Medellín-Maldonado et al., 2016) coincidiendo con lo estimado por Lough (2008) para el género *Porites*.

Por lo anterior, el presente estudio tiene la finalidad de (i) evaluar las características esclerocronológicas que presenta *Porites panamensis* bajo condiciones naturales extremas de acidificación, y (ii) evaluar el ajuste de la calcificación de *Porites panamensis* a un modelo de crecimiento en función de la temperatura para el género. El presente trabajo revela cómo la tasa de calcificación de

Porites panamensis creciendo en las ventilas hidrotermales de Santispac no se ve controlada por la TMS, y cómo la calcificación se ve afectada por un ambiente acidificado.

1.2. Justificación

En las próximas décadas se esperan cambios en la temperatura y la química de los océanos, y es probable que las comunidades coralinas encuentren dificultades para sobrevivir. Sin embargo, en la actualidad, existen comunidades coralinas que destacan por su resistencia a condiciones ambientales extremas, fuera del rango de condiciones óptimas para la calcificación. Particularmente, las comunidades coralinas resistentes a bajos niveles de pH en sistemas naturales, son de vital importancia para comprender y predecir el desempeño que tendrán bajo las condiciones de acidificación oceánica que se prevén a finales de siglo.

Porites panamensis, una especie ampliamente distribuida en el Pacífico Oriental Tropical, se ha reportado resistente a condiciones ambientales adversas, principalmente gracias al modo reproductivo (gonocórico) y a la alta plasticidad morfológica y fisiológica de la especie. En las ventilas hidrotermales de la localidad de Santispac, al suroeste del Golfo de California, esta especie se desarrolla en un pH crónicamente bajo (6.96 ± 0.19) y temperaturas en agua de mar y sedimento altas. Mediante el análisis de las características esclerocronológicas del coral *Porites panamensis* del sistema hidrotermal de Santispac podremos reportar, con datos puntuales, cuál es el efecto de las condiciones ambientales extremas persistentes de un sistema naturalmente acidificado sobre la calcificación de uno de los principales corales formadores de arrecifes del Pacífico Oriental.

Por otro lado, a pesar de los esfuerzos que se han realizado en los últimos años para predecir las respuestas de los corales a la acidificación, los estudios de campo han arrojado resultados inconsistentes. Esto ha conllevado al planteamiento de preguntas acerca del potencial de adaptación, aclimatación y/o el rol de parámetros no relacionados al pH que puedan tener un papel importante en la modulación de los efectos de la acidificación en sistemas naturales, e.g., la temperatura del mar superficial. Estudios anteriores han demostrado que la tasa de calcificación del género *Porites* presenta una relación directa (positiva) con la temperatura. Esta relación también se ha observado en comunidades de *Porites panamensis* del Golfo de California. Por lo tanto, si se analiza la relación de la tasa de calcificación de las comunidades coralinas de Santispac con la temperatura del mar superficial, es posible discernir si la

temperatura juega un rol importante en la modulación de la tasa de calcificación, o si la respuesta observada en la tasa de calcificación de *Porites panamensis* en Santispac puede ser atribuida a las condiciones acidificadas del sitio.

1.3. Hipótesis

- a) Se ha demostrado que el esqueleto coralino proporciona información acerca de las respuestas del coral a las condiciones ambientales del océano y esta información se puede obtener mediante el análisis esclerocronológico de su esqueleto. Si el pH del ambiente de una ventila hidrotermal es ácido, y esto afecta al sistema de carbonatos interno que permite la calcificación del coral, entonces, las características esclerocronológicas de *Porites panamensis* en las ventilas hidrotermales de Santispac serán menores que aquellas observadas en ambientes no acidificados.
- b) Si la temperatura es el modulador ambiental de mayor influencia sobre la calcificación y el desarrollo de *Porites*, entonces, la tasa de calcificación de *Porites panamensis* tendrá una relación directa con la temperatura, incluso bajo las condiciones de acidificación presentes en el sistema hidrotermal de Santispac.

1.4. Objetivos

1.4.1. Objetivo general

- Evaluar el efecto que tienen las condiciones ambientales de un sistema hidrotermal ubicado en Playa Santispac, Baja California Sur, sobre las características esclerocronológicas del coral *Porites panamensis*.

1.4.2. Objetivos específicos

- Evaluar el efecto de la exposición a largo plazo a condiciones de bajo pH sobre la tasa de extensión, densidad del esqueleto y tasa de calcificación del coral *Porites panamensis* en el sistema hidrotermal de Santispac, BCS.
- Evaluar el efecto de la temperatura del mar superficial sobre la tasa de extensión, densidad del esqueleto y tasa de calcificación del coral *Porites panamensis* en el sistema hidrotermal de Santispac, BCS.
- Comparar las características esclerocronológicas obtenidas en este estudio con las reportados por otros autores para el mismo género en toda su área de distribución, en condiciones acidificadas y no acidificadas.

Capítulo 2. Metodología

2.1. Área de estudio

Playa Santispac se ubica al sureste de la península de Baja California, dentro de Bahía Concepción, Baja California Sur (26° N, 111° W; Figura 5). El área se encuentra geológicamente asociada al sistema de fallas “El Requesón” y presenta una serie de ventilas hidrotermales en la costa, distribuidas a lo largo de 700 m en dirección NW-SE (Villanueva-Estrada et al., 2005), con filtración submarina difusa de agua hidrotermal y gases que burbujan a través de hendiduras en el fondo rocoso, a profundidades que varían desde la superficie, en el intermareal, hasta cerca de los 12 metros de profundidad (Oporto-Guerrero et al., 2018). La descarga de gas de las ventilas contiene 44% CO_2 y 54% nitrógeno molecular, con trazas de metano, argón, helio e hidrógeno (Forrest et al., 2005). La temperatura del fluido que emerge de las ventilas es de $60\text{-}85^{\circ}\text{C}$, sin embargo, esta se enfría rápidamente al entrar en contacto con el océano (Prol-Ledesma et al., 2004) hasta alcanzar una temperatura de 30°C en las ventilas y 27°C a 500 m de las ventilas. El fluido hidrotermal contiene metales disueltos tales como arsénico, boro, bario, calcio, cesio, hierro, mercurio, yodo, litio, silicio y estroncio (Prol-Ledesma et al., 2004; Leal-Acosta et al., 2013). Aunque los sedimentos de Bahía Concepción se caracterizan por ser ricos en sedimentos gruesos carbonatados con fragmentos de rodolitas (Leal-Acosta et al., 2013), en la zona de las ventilas el contenido de carbonatos es $< 10\%$, probablemente debido a la disolución por el agua relativamente acidificada (Oporto-Guerrero et al., 2018).

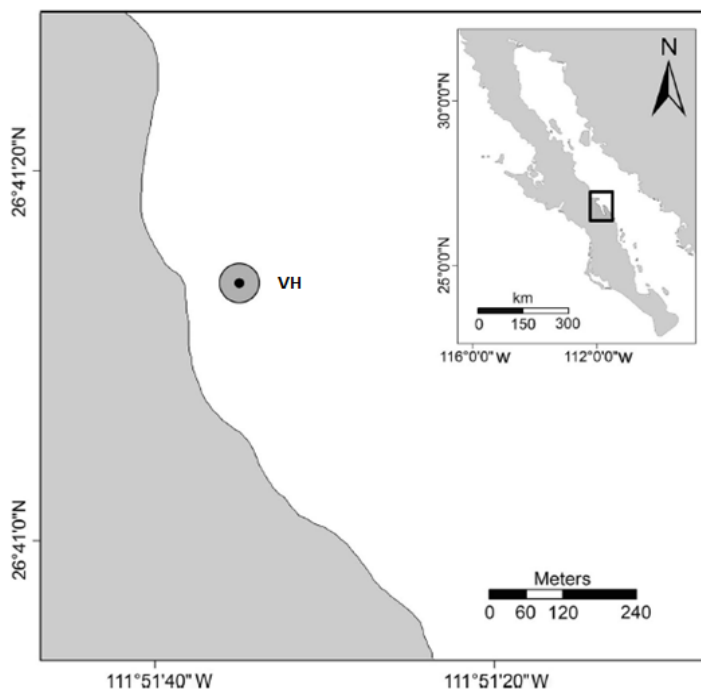


Figura 5. Sitio de muestreo ubicado en Playa Santispac, Bahía Concepción, Baja California Sur, México. VH: Ventila Hidrotermal. Modificado de Oporto-Guerrero et al., (2018).

Santispac cuenta con la particular presencia de parches mono-específicos de *Porites panamensis* en afloramientos rocosos con emisiones de gas y fluidos hidrotermales, a profundidades de 2.2 a 10.5 m (Oporto-Guerrero et al., 2018). Las colonias crecen en pequeños ensamblajes distanciados varios metros entre sí, en un área de 30 m² alrededor de las ventilas, cada uno compuesto de 5-10 colonias. Oporto-Guerrero et al. (2018) reportaron una cobertura coralina promedio de 7% en un área de 30m² alrededor de las ventilas, y observaron un decremento en la cobertura coralina de la mano con un aumento en la temperatura del sedimento, al punto que las colonias estuvieron ausentes cuando la temperatura del sedimento alcanzó los 48 °C o más; sin embargo, en las zonas donde la temperatura del sedimento se encontraba entre 30 y 48° C las colonias estuvieron presentes. Asimismo, se encontró una correlación negativa entre la cobertura coralina y el pH, no obstante, las colonias de *Porites panamensis* estuvieron presentes a un pH de 6.4 en la columna de agua y se reportó un pH promedio en el yacimiento hidrotermal de Santispac de 6.96 ± 0.19 (Oporto-Guerrero et al., 2018).

2.2. Trabajo de campo

En enero de 2018, se recolectaron al azar, seis colonias de *Porites panamensis* en Playa Santispac. De estas, solamente 5 fueron adecuadas para el análisis debido a los altos niveles de bioerosión y porosidad que impidieron los análisis posteriores. El sitio de recolección fue seleccionado por la presencia de colonias en ventilas hidrotermales someras identificadas por el avistamiento de burbujas en la superficie. La profundidad del sitio fue de 4 metros y las colonias se recolectaron a una distancia de 10 metros del punto más caliente de la ventila hidrotermal. Se seleccionaron las colonias más grandes (de mayor altura) y se recolectaron utilizando un martillo y un cincel. Se determinó el morfotipo de las colonias como incrustante. Luego de la recolección, las colonias fueron lavadas con agua dulce y secadas bajo sol directo.

Debido a la continua emisión de fluidos y gases hidrotermales con características previamente determinadas mediante muestreos puntuales, pero consistentes (Prol-Ledesma et al., 2004; Canet et al. 2005; Estradas-Romero et al. 2009) del agua de mar proveniente de ventilas subaéreas de Santispac, nuestro sitio de estudio, se asume una estabilidad de condiciones físico-químicas a lo largo del año, por lo que los datos de temperatura y pH de la columna de agua en el sitio de muestreo se refieren a aquellos reportados recientemente por Oporto-Guerrero et al. (2018). Los datos de pH reportados por Oporto-Guerrero et al. (2018) (rango de pH de 6.4-7.4 y promedio de 6.96 ± 0.19) son consistentes con lo reportado

anteriormente para ventilas hidrotermales de Bahía Concepción (Prol-Ledesma et al. 2004; Canet et al. 2005; Estradas-Romero et al. 2009). Las mediciones de temperatura de la columna de agua se obtuvieron mediante el uso de termistores (Hobo tidbits, v.2; Onset Computer MA, USA), con una precisión de 0.14 °C a 25 °C y programados para tomar datos cada 10 minutos durante media hora; las mediciones de pH se realizaron mediante un potenciómetro (Waterproof Double Junction pHTestr® 10) con resolución de 0.1 unidades de pH (Oporto-Guerrero et al., 2018).

2.3. Procesamiento de muestras

Para determinar las características esclerocronológicas (densidad y tasa de extensión del esqueleto), se realizó un corte vertical a través del eje de máximo crecimiento de cada colonia con una cortadora eléctrica de punta de diamante (Barranca Diamond PF10), empleando una emulsión de agua y aceite mineral al 10% como lubricante. Posteriormente, se cortaron lascas de aproximadamente 7 mm de grosor (rectificado mediante un micrómetro digital), las cuales fueron lavadas con agua dulce y secadas en un horno a 75°C por 36 horas. Una vez preparadas las lascas, estas se examinaron por rayos X mediante un equipo de mamografía digital (Senographe 600 T Semix HiF) con un ajuste de exposición de 34-40 pkV y 980 mAs, a una distancia de 30 cm de la fuente (Laboratorio de análisis radiológicos: Borboa Radiólogos: Diagnóstico radiológico de Ensenada SA de CV) para realizar un análisis de densitometría óptica a los esqueletos (Carricart-Ganivet y Barnes, 2007).

Cada placa radiográfica iba acompañada de un estándar que consta de ocho bloques de aragonita de densidad conocida ($2.83 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$) con un área de 2.5 cm^2 y diferentes grosores (9 a 118 mm), provenientes de conchas de *Tridacna máxima*, las cuales presentan una constitución de 100% aragonita. La imagen de rayos X de cada laca fue analizada con el software IMAGE J (v. 1.46r) para examinar los ejes de crecimiento vertical de las colonias de *Porites panamensis*. Estas imágenes fueron escaladas utilizando las medidas conocidas del estándar de aragonita. En cada imagen, se calculó la densidad óptica (DO) del estándar de aragonita, es decir, el valor en escala de grises (0-250) de cada pixel, a partir de un recuadro de 0.1 cm^2 en el centro de cada bloque. Los ocho valores de DO obtenidos fueron transformados a su logaritmo natural ($\ln(\text{DO})$).

Asimismo, se determinó la densidad laminar como el producto entre la densidad del estándar ($2.83 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$) y los diferentes grosores conocidos (9 a 118 mm) de cada bloque, considerando el fondo de

la imagen (en negro) como el bloque de 0.00 cm de grosor. Finalmente, se obtuvo el ajuste de regresión lineal ($y = mx + b$) y el coeficiente de correlación (r^2) entre la densidad laminar y el $\ln(DO)$. Los valores de $\ln(DO)$ que se emplearon en el ajuste fueron aquellos que arrojaron el mejor ajuste de datos para el modelo ($r^2 = 0.78-0.8$). La ecuación (ec. 7) de este ajuste describe la relación de la densidad ($\rho_{Estándar}$) y grosor del bloque de aragonita ($g_{Estándar}$) con la densidad óptica ($\ln(DO)$), i.e. la escala de grises) de la siguiente manera:

$$\rho_{Estándar} \cdot g_{Estándar} = m \cdot \ln(DO) - b \quad (7)$$

En donde m y b son las constantes del ajuste de regresión lineal, m es el factor de ajuste de la densidad óptica y b es el intercepto o densidad mínima por radiografía.

En cada laja, se seleccionó un trayecto o región de interés (RI) de 0.4 cm de grosor y longitud variable, perpendicular al bandeado de densidad y preferentemente ubicado en el centro de la laja, o en algunos casos, en el área de bandeado con menor erosión posible. Para obtener un perfil de DO de cada laja de coral, la RI (distancia en cm) se graficó contra la DO en escala de grises. Los valores de DO fueron transformados a su logaritmo natural ($\ln(DO)$) y promediados cada 0.1 cm con el fin de obtener una mejor definición del perfil al reducir el ruido causado por la porosidad observada en las imágenes. Cuando la DO de una laja de coral dio como resultado la misma DO del estándar de aragonita en la radiografía (ec. 8), se asumió la siguiente relación:

$$\rho_{Coral} \cdot g_{Coral} = \rho_{Estándar} \cdot g_{Estándar} \quad (8)$$

De manera que, si despejamos, podemos conocer la densidad del coral:

$$\rho_{Coral} = \frac{\rho_{Estándar} \cdot g_{Estándar}}{g_{Coral}} \quad (9)$$

Y al sustituir el dividendo de la ecuación 9 con la ecuación 7, obtenemos la ecuación final:

$$\rho_{Coral} = \frac{m \cdot \ln(DO) - b}{g_{Coral}} \quad (10)$$

Que nos permite calcular la densidad del esqueleto para cada laja de coral presente en la radiografía.

Por otro lado, la edad de las colonias fue determinada por 4 lectores independientes, quienes validaron el número de pares de bandas de crecimiento presentes en cada laja. Asimismo, se determinó la fecha de bandeado asumiendo que cada par de bandas (bandas claras y oscuras) equivale a un año de crecimiento (Knutson et al., 1972) y tomando la última banda de baja densidad en la RI como la correspondiente al invierno previo a la recolección de las muestras. Así pues, la tasa de extensión anual (cm año^{-1}) se determinó como la distancia lineal entre los valores mínimos de dos bandas de baja densidad consecutivas (Tabla X), es decir, entre dos inviernos consecutivos. Finalmente, la tasa de calcificación anual ($\text{gCaCO}_3 \text{ cm}^{-2}$) se calculó mediante la siguiente fórmula (Carricart-Ganivet et al., 2000):

$$TC_i = D_i \cdot Ex_i \quad (11)$$

En donde TC_i es la tasa de calcificación del año i , D_i es la densidad del esqueleto al año i , y Ex es la extensión al año i .

2.4. Análisis de datos

Se calcularon los promedios (\pm desviación estándar) de las características escleroconológicas (CE) de cada colonia. Después de evaluar la normalidad y homoscedasticidad ($P < 0.05$) de los datos con la prueba de Kolmogorov-Smirnov, se evaluó la correlación entre cada una de las características escleroconológicas. Finalmente, se evaluó el ajuste de los datos del estudio, además de los reportados en la literatura, para *Porites* bajo condiciones óptimas (Cabral-Tena et al., 2013; Norzagaray-López et al., 2015) y extremas (Fabricius et al., 2011; Barkley et al., 2015; Enochs et al., 2015), al modelo propuesto por Lough (2008) para evaluar la relación de las CE de *Porites* con la TMS, el cual estima un incremento de: $0.33 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en la tasa de calcificación, $\sim 3 \text{ mm año}^{-1}$ en la tasa de extensión lineal, y una disminución de $0.09 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$ en la densidad por cada incremento de 1° Celsius en la temperatura del mar superficial. Este análisis fue realizado para descartar la correlación entre la temperatura y las

características esclerocronológicas obtenidas en los estudios antes mencionados e identificar otros posibles factores que afecten el crecimiento de las colonias. Los cálculos para obtener las características esclerocronológicas fueron realizados en Excel, los análisis estadísticos se realizaron con el software Statistica® (TIBCO®, v. 13.3) y las figuras de la sección de resultados fueron generadas con el software Matlab® (v. R2018a).

Capítulo 3. Resultados

3.1. Descripción de los resultados

Todas las colonias presentaron características fenotípicas similares: esqueletos pequeños y porosos, de morfotipo incrustante y con altos niveles de bioerosión (Figura 6).

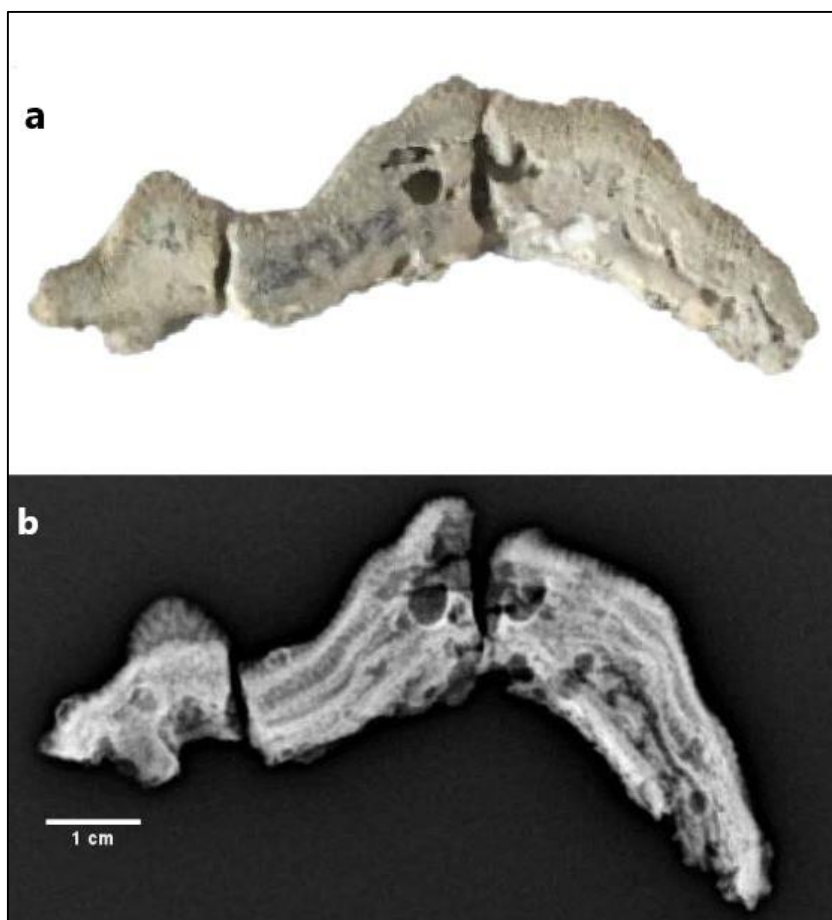


Figura 6. La imagen muestra una de las colonias para denotar la alta bioerosión y porosidad observadas en las muestras. En a) se muestra el esqueleto de una colonia de *Porites panamensis*, en b) se observa el mismo esqueleto bajo rayos X, en donde se aprecia la erosión interna ocasionada por organismos bioerosionadores.

Los promedios anuales para cada una de las características esclerocronológicas se muestran en la tabla 1. En Santispac, la edad promedio de las colonias ($n=5$) fue de 2 años, con un rango de 1 a 3 años. La densidad del esqueleto promedio de las colonias fue de $0.83 \pm 0.09 \text{ g CaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-3}$ [min= 0.68, máx=0.95 $\text{g CaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-3}$]. La tasa de extensión anual de *Porites panamensis* fue de $0.30 \pm 0.13 \text{ cm año}^{-1}$ [min=0.13,

máx=0.60 cm año⁻¹], y su tasa de calcificación promedio anual fue de 0.26 ± 0.13 g CaCO₃ · cm⁻² año⁻¹ [min=0.09, máx=0.57 g CaCO₃ · cm⁻² año⁻¹](Tabla 1). Cuatro de las cinco colonias analizadas presentaron una banda de baja densidad en el borde del eje de crecimiento de la colonia.

Tabla 1. Características esclerocronológicas: tasa de extensión, densidad del esqueleto y tasa de calcificación para cada par de bandas de *Porites panamensis* estudiado. Al final de la tabla se reporta la media muestral \pm desviación estándar de los datos.

Espécimen	Año	Extensión [cm año⁻¹]	Densidad [g cm⁻³]	Calcificación [g cm⁻² año⁻¹]
V1	2016	0.24	0.80	0.19
V1	2017	0.34	0.80	0.27
V2	2016	0.26	0.90	0.23
V2	2017	0.25	0.90	0.23
V4	2015	0.28	0.81	0.23
V4	2016	0.35	0.83	0.29
V4	2017	0.34	0.77	0.25
V5C1	2016	0.60	0.95	0.57
V5C1	2017	0.42	0.93	0.38
V5C2	2016	0.15	0.70	0.10
V5C2	2017	0.13	0.68	0.09
Media		0.30 \pm 0.13	0.83 \pm 0.09	0.26 \pm 0.13

La correlación entre la tasa de extensión del esqueleto y la tasa de calcificación es altamente significativa ($p < 0.0001$), la variabilidad en la calcificación se explica en su mayoría por la variabilidad en la tasa de extensión (98%) para todos los datos. Esto indica que la estrategia de crecimiento de *Porites panamensis* en Santispac, consiste en utilizar el carbonato de calcio para crear esqueletos más extensos que densos. La correlación entre la densidad y la tasa de calcificación; y la densidad y la tasa de extensión también es alta, con un porcentaje de la variabilidad explicada de 63% y 54% respectivamente, ambas correlaciones fueron significativas ($p = 0.003$ y $p = 0.009$, respectivamente) (Figura 7).

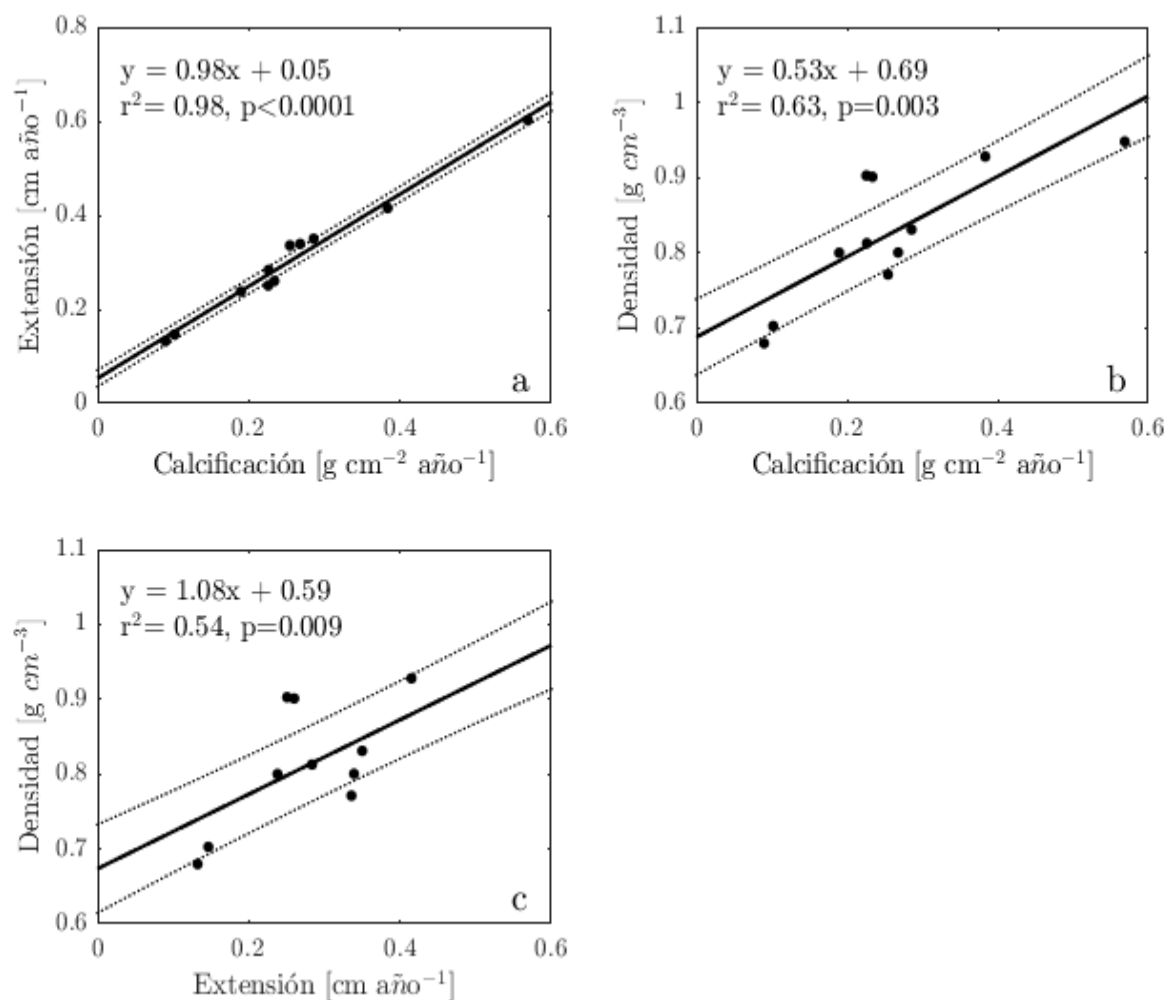


Figura 7. Regresión lineal con intervalo del 95% de confianza entre a) extensión lineal y calcificación, b) densidad y calcificación, y c) densidad y extensión lineal de *Porites panamensis* en Santispac, B.C.S., México.

3.2. Comparación con otros estudios

En la Tabla 2, se puede observar que los corales de Santispac tuvieron las características esclerocronológicas con los valores más bajos reportados de *Porites* a la fecha, en comparación con los valores reportados tanto en condiciones de acidificación, como fuera de ellas.

Tabla 2. Promedio \pm D.E. (N = No. de colonias) de la densidad del esqueleto, tasa de extensión linear y tasa de calcificación in situ reportadas en literatura para *Porites* creciendo en condiciones de acidificación por ventilas hidrotermales y otras causas, y para *Porites* creciendo fuera de los efectos de la acidificación en la región de estudio (Golfo de California, México). También se mencionan los parámetros fisicoquímicos (Temperatura del medio, Ω_{ar} y pH en la escala total) reportados en cada estudio para fines comparativos.

Sitio de estudio	T [°C]	pH	Ω_{ar}	N	Densidad [g cm ⁻³]	Extensión [cm año ⁻¹]	Calcificación [g cm ⁻² año ⁻¹]	Referencia
Sitios bajo condiciones de acidificación por ventilas hidrotermales								
3 arrecifes Papua Nueva Guinea	27-29	7.97-8.14	3.50	27	1.39	1.11	1.55	Fabricius et al. (2011)
		7.73-8.00	2.90	27	1.33	1.22	1.63	
Isla Maug, Islas Marianas del Norte	30.1	7.98	3.1-4	4	1.63	0.54	0.89	Enochs et al. (2015)
Santispac, Bahía Concepción, Mx.	30.3	7.94	2.7-3.8	5	1.63	0.55	0.89	(2015)
Santispac, Bahía Concepción, Mx.	27-30*	6.96*	-	5	0.83	0.30	0.26	Este estudio
Sitios bajo condiciones de acidificación, otras causas								
3 arrecifes Islas Rocosas, Palaos	30	7.84	2.32	-	0.96	0.91	0.87	Barkley et al. (2015)
	30	7.90	2.67	-	1.06	0.78	0.81	
Bahía de los Ángeles, Mx.	31	7.90	2.88	-	1.35	0.75	1.01	Norzagaray-López et al. (2015)
	23.68	-	2.9	10	1.29	0.81	1.01	
Sitios sin condiciones de acidificación								
Bahía Concepción, Mx.	23.21	-	-	5	1.09	0.36	0.42	Cabral-Tena et al. (2013)
	23.21	-	-	5	1.01	0.38	0.40	
Bahía La Paz, Mx.	24.07	-	-	4	0.87	1.07	0.97	Cabral-Tena et al. (2013)
	24.07	-	-	6	0.89	1.27	1.25	
Cabo Pulmo	25.76	-	-	10	1.35	0.91	1.22	Norzagaray-López et al. (2015)

*Datos tomados de Oporto-Guerrero et al. (2018)

En comparación a lo esperado, la tasa de extensión y la tasa de calcificación de *Porites panamensis*, no se ajustan al modelo lineal propuesto por Lough (2008) para *Porites* del Indo-Pacífico (Fig. 8), en el cual la

TMS se relaciona directamente con la tasa de extensión lineal y la tasa de calcificación. La TMS bajo la que *Porites panamensis* crece en las ventilas de Santispac, es de 28.5 °C en promedio.

La densidad promedio ($0.83 \pm 0.09 \text{ g cm}^{-3}$) de *Porites panamensis* en Santispac presenta una relación inversa con la TMS y sí se ajusta al modelo propuesto de Lough (2008), aunque su valor se encontró justo en el margen del intervalo de 95% de confianza del modelo.

Por otro lado, la extensión lineal y la tasa de calcificación reportadas en literatura para *Porites* en condiciones de acidificación (PNG, Fabricius et al., 2011; Palaos, Barkley et al., 2015; IMN, Enochs et al., 2015), tampoco se ajustan al modelo lineal de Lough (2008) para *Porites* del Indo-Pacífico.

La densidad promedio de *Porites* en los sitios naturalmente acidificados reportados por Fabricius et al., (2011) y Barkley et al., (2015) ($1.5\text{-}1.6 \text{ g cm}^{-3}$ y $0.8\text{-}1 \text{ g cm}^{-3}$, de manera respectiva) sí recaen en el intervalo de confianza del modelo de Lough (2008), demostrando una relación inversa con la TMS. La excepción se encontró en las Islas Marianas del Norte (Enochs et al., 2015) con el valor más alto de densidad (1.63 g cm^{-3}) a una temperatura de 30 ° Celsius, sugiriendo una relación directa entre la densidad y la TMS, en contraste a la relación inversa sugerida por Lough (2008) (Figura 8).

La tasa de calcificación de *Porites panamensis* en las localidades cercanas al sitio de estudio, (Bahía Concepción, Bahía La Paz y Cabo Pulmo) dentro de un rango de $\pm 3^\circ$ de latitud de distancia y creciendo sin condiciones de acidificación (Cabral-Tena et al., 2013; Norzagaray-López et al., 2015) y bajo condiciones de acidificación por efecto de surgencias (Bahía de los Ángeles, Norzagaray-López et al. 2015), sí se ajustan al modelo lineal de Lough (2008).

Cabe destacar que, en la misma localidad que la del presente estudio (Bahía Concepción, B.C.S), pero fuera de la influencia de ventilas hidrotermales, la tasa de extensión y tasa de calcificación de *Porites panamensis* presenta una relación directa con la TMS. Sin embargo, en Santispac, Bahía Concepción, cuando *Porites panamensis* se encuentra bajo la influencia de ventilas hidrotermales, la tasa de extensión y calcificación de *Porites panamensis* pierden su relación directa con la TMS.

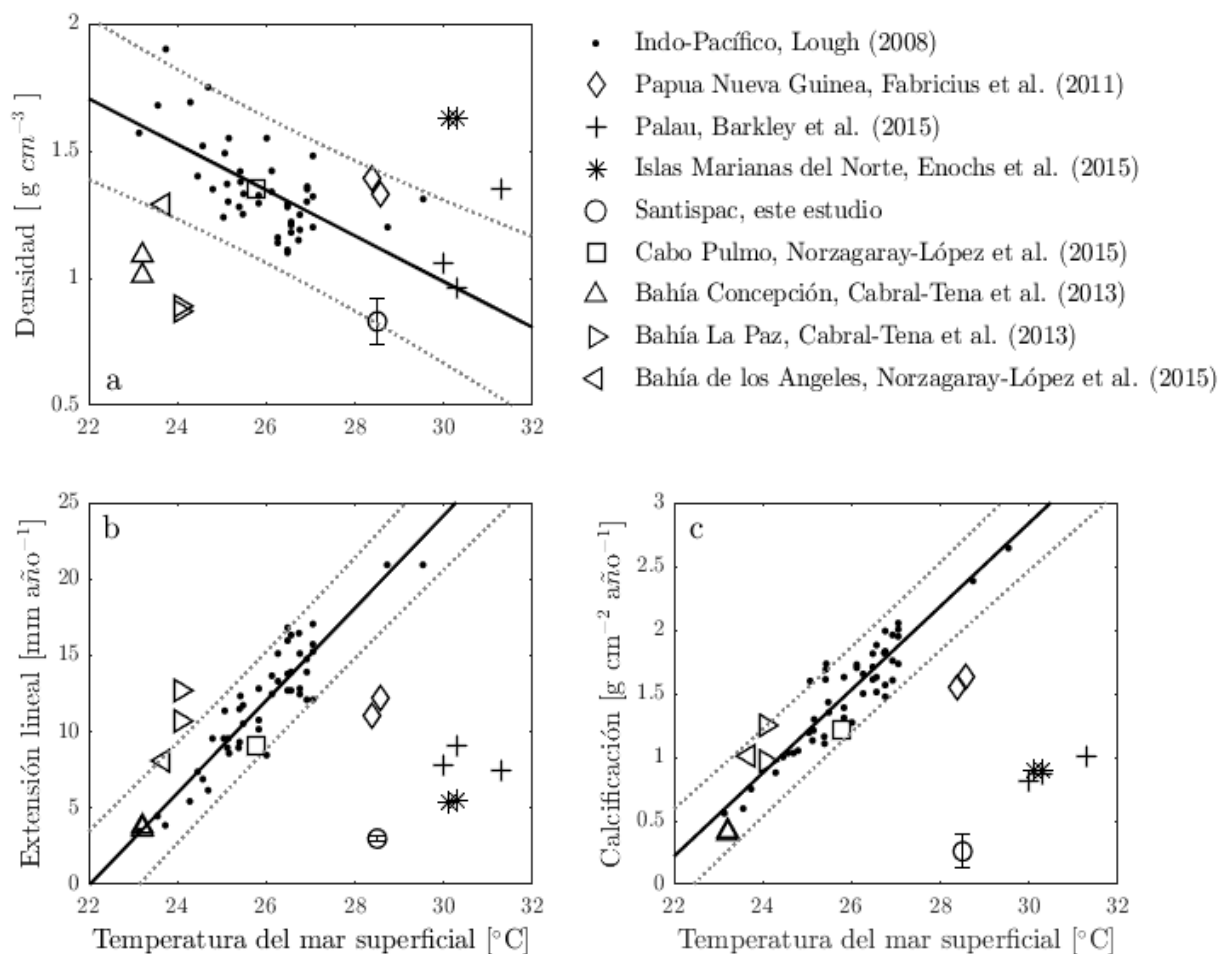


Figura 8. Regresión lineal con intervalo del 95% de confianza entre a) densidad, b) tasa de extensión lineal, y c) tasa de calcificación y la temperatura superficial del mar para *Porites* en diversas regiones del Indo-Pacífico y el Pacífico Oriental. La simbología de las gráficas se encuentra en el extremo superior derecho. La línea recta corresponde al ajuste lineal de Lough (2008) y la línea punteada es el intervalo de confianza del ajuste. Los círculos oscuros corresponden a colonias de *Porites* spp. de diversas regiones del Indo-Pacífico (promediados sobre los años 1961-1990, N=10-15 colonias por punto, tomado de Lough (2008)). Los círculos claros corresponden a los promedios de *Porites panamensis* en Santispac (N=5 colonias) y las barras verticales corresponden a la desviación estándar de los datos; los triángulos y cuadrado claros son promedios de *Porites panamensis* creciendo sin condiciones de acidificación; los rombos, cruces, y asteriscos corresponden a los promedios de *Porites* spp. creciendo en condiciones de acidificación.

Capítulo 4. Discusión

4.1 Características morfológicas y edad

Las colonias recolectadas en el sistema hidrotermal de Santispac fueron pequeñas y de corta edad, con 2 años en promedio, en un rango de 2 a 3 años. La edad reportada en literatura para *Porites panamensis* es variable entre sitios de estudio, con un promedio de 4 años en Oaxaca y Guerrero (Medellín-Maldonado et al. 2016), un rango de 3 a 16 años en Cabo Pulmo (Norzagaray-López et al. 2015), 3 a 8 años en Bahía de los Ángeles (Norzagaray-López et al. 2015) y 2 a 12 años en Islas Marietas (Norzagaray-López et al. 2015). *Porites panamensis* es, entonces, una especie con alta mortalidad y altas tasas de recambio poblacional, en acuerdo con lo sugerido por Reyes-Bonilla y Calderón Aguilera (1994), quienes han estimado que tan solo el 1% de una cohorte dada de *Porites panamensis* logra alcanzar más de 10 años (Reyes-Bonilla y Calderón Aguilera 1994; Oporto-Guerrero et al. 2018). Sin embargo, a pesar de que la edad de las colonias presentes en Santispac recaen dentro del rango reportado en la literatura, la predominancia de colonias jóvenes (menores a 5 años) es evidente, sugiriendo una mayor mortalidad bajo las condiciones extremas del sistema hidrotermal. Diversos estudios le han adjudicado una ventaja adaptativa a la alta mortalidad y al modo reproductivo (gonocórico) de la especie, que además opta por reproducirse varias veces al año (Glynn et al. 1994; Rodríguez-Troncoso et al. 2011), facilitando una rápida respuesta a la selección natural (Oporto-Guerrero et al. 2018) y permitiendo su supervivencia bajo condiciones ambientales adversas (Chávez-Romo et al. 2013); y en el particular caso de este estudio, a condiciones de pH crónicamente bajas y altas concentraciones de metales pesados asociadas a la presencia de ventilas hidrotermales en Santispac (Oporto-Guerrero et al. 2018).

Por otro lado, el tamaño de las colonias de *P. panamensis* de Santispac, con <20 cm de diámetro y <3 cm de altura, es consistente con reportado en literatura (Glynn et al. 1994; Reyes-Bonilla y Calderón Aguilera 1994). Cabe destacar que *Porites panamensis* puede presentar morfotipos columnares, masivos o incrustantes dependiendo del hábitat (Paz-García et al. 2009). En este contexto, las colonias de Santispac fueron recolectadas a 4 m de profundidad e identificadas como incrustantes, dada su complejión, además de encontrarse adheridas a formaciones rocosas. Estudios de campo han demostrado una ventaja del morfotipo columnar sobre el masivo, ya que la forma columnar demuestra una menor susceptibilidad a la colonización algal, concediendo a este morfotipo una ventaja de supervivencia sobre los corales masivos (Paz-García y Reyes-Bonilla 2006). Sin embargo, los corales *Porites panamensis* de Santispac se encuentran en un ambiente rico en CO₂, pobre en carbonatos (<10%, Oporto-Guerrero et al., 2018) y con un pH crónicamente bajo (pH=6.96, Oporto-Guerrero et al., 2018), por lo que resulta

importante considerar alguna ventaja del morfotipo incrustante de *P. panamensis* bajo la influencia de condiciones de acidificación. Se propone que la forma incrustante de *P. panamensis*, podría considerarse como una forma enana de la especie, y registros fósiles que han demostrado que el enanismo puede ser una ventaja en sistemas acidificados (Twitchett 2007; Morten y Twitchett, 2009).

Los estudios paleoecológicos de los episodios de extinción, particularmente aquellos asociados a un incremento en la concentración de CO₂ atmosférico, tales como el evento del Pérmico tardío y del Triásico Tardío, poseen como característica en común un dramático descenso en el tamaño de los organismos marinos, conocido como el “efecto Liliput” (Garilli et al. 2015). Para comprobar la ocurrencia de este fenómeno en sistemas acidificados de la actualidad, Garilli et al. (2015) realizaron un estudio en ventilas someras de CO₂ y demostraron que dos especies de gasterópodos *Nassarius corniculus* y *Cyclope neritea*, creciendo bajo condiciones crónicas de acidificación (rango de pH 6.6-7.7), tenían menores tallas que aquellos organismos de la misma especie creciendo en condiciones normales de pH. Asimismo, Garilli et al. (2015) descubrieron que, aunque los especímenes enanos adaptados a niveles bajos de pH tuvieron un mayor consumo de energía por unidad de masa, su demanda de energía metabólica fue significativamente menor (Garilli et al. 2015), de modo que estos cambios fisiológicos les confirieron la capacidad de mantener sus niveles de calcificación, e incluso, a reparar parcialmente la disolución de sus conchas (Garilli et al. 2015).

Los corales escleractinios invierten hasta el 30% de su energía en la calcificación (Allemand et al. 2011) y requieren un costo metabólico extra de 10% por cada 0.1 unidades menos en el pH del agua de mar (McCulloch et al. 2012; Garilli et al. 2015), por lo que es posible que, dado el incremento en el costo energético de la calcificación, algunas especies de corales se adapten reduciendo su tamaño. Recientemente, Teixido et al. (2020) realizaron un estudio en comunidades de *Astroides calycularis*, un coral escleractinio azooxantelado, endémico del mediterráneo, el cual crece en condiciones de acidificación persistentes (pH de 7.6-7.7) por la presencia de ventilas hidrotermales, y encontraron resultados muy similares a los del presente estudio: los corales en condiciones acidificadas cambiaron, de tener un morfotipo masivo en condiciones no acidificadas, a tener un morfotipo incrustante y de menor tamaño en condiciones acidificadas. Por lo tanto, el presente estudio confirma esta respuesta al medio acidificado en corales escleractinios zooxantelados del Pacífico Oriental. Es probable que las implicaciones ecológicas de tener un menor tamaño y un morfotipo incrustante, debido a la acidificación oceánica, incluyan una menor competitividad por espacio y luz que otros organismos competidores (Langdon, 2002). Sin embargo, la acidificación le daría una ventaja competitiva a los corales masivos e incrustantes sobre

los corales ramificados, provocando una reducción de la complejidad estructural de los arrecifes (Kornder et al., 2018)

Por otro lado, las colonias recolectadas de *P. panamensis* de mayor tamaño (altura del eje imo de crecimiento > 1cm) presentaron en todos los casos, los mayores niveles de bioerosión, a tal grado que resultó imposible realizar un corte a la colonia sin fragmentarla en pequeños pedazos; por lo que una mayor talla podría significar mayor susceptibilidad a la bioerosión en ambientes de hidro ventilas. A pesar de que en el presente estudio no fue determinada la cantidad de bioerosión, esta característica es consistente con lo reportado en estudios similares. Barkley et al. (2015) encontraron en Palaos, que la macrobioerosión coralina incrementó significativamente conforme el pH disminuyó. Además, en un estudio reciente, el $\text{pH}/\Omega_{\text{ar}}$ emergió como un factor consistente en la macrobioerosión de *Porites* proveniente de 11 sistemas arrecifales del Pacífico (DeCarlo et al. 2015), es decir, la acidificación (bajo Ω_{ar}) por sí sola provoca un incremento en las tasas de macrobioerosión de *Porites*.

Una hipótesis es que los esqueletos que se forman bajo condiciones de acidificación oceánica son menos densos, volviéndolos más fácil de penetrar por los bioerosionadores (Sammarco y Risk, 1990). Las condiciones de bajo pH de las ventilas en Santispac, producen esqueletos con bajas densidades ($0.83 \pm 0.09 \text{ g cm}^{-3}$), y en general, se ha observado que las colonias con esqueletos menos densos son más propensas a la bioerosión (Barkley et al. 2015; Langdon, 2002). Adicionalmente, un bajo pH podría facilitar la bioerosión al incrementar la eficiencia de la disolución bioquímica (Kobluk y Risk 1977; Wisshak et al. 2012), uno de los métodos que *Litophaga*, un común bioerosionador, emplea para excavar los esqueletos coralinos (Glynn, 1997).

DeCarlo et al. (2015) han reportado en estudios de campo, que cuando a las condiciones de acidificación se le agrega la eutrofización, la sensibilidad a la macrobioerosión puede ser hasta 10 veces más alta (DeCarlo et al. 2015). Se ha documentado que Bahía Concepción, dentro de la cual se encuentra nuestro sitio de estudio, experimenta condiciones de anoxia además de las emisiones de fluidos hidrotermales, que ocasionan la eutrofización de las aguas alrededor de las ventilas (nitratos= $1.61 \mu\text{M}$, amonio= $88.09\text{--}648.95 \mu\text{M}$, sulfatos= 29.9 a 35.79 mM y hierro= $0.18\text{--}0.72 \mu\text{M}$) (Estradas-Romero et al. 2009) y florecimientos algales asociados a ello (López-Cortés et al. 2003; Ochoa 2003; Estradas-Romero et al. 2009). Por lo cual, la interacción de la acidificación de las ventilas con estresores locales como la eutrofización, podrían estar exacerbando su impacto sobre el crecimiento y densidad de las colonias e incrementando la susceptibilidad a la bioerosión.

4.2 Características esclerocronológicas

Como se había hipotetizado, la tasa de calcificación en Santispac ($0.26 \pm 0.13 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) fue menor que lo reportado previamente por otros autores en otras latitudes, e incluso ha sido el valor más bajo reportado para *Porites* en condiciones de acidificación. La tasa de calcificación encontrada en Santispac es 35% más baja que en Bahía Concepción ($0.4 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$), fuera de la influencia de ventilas hidrotermales (Cabral-Tena et al. 2013) y, 78% más baja que la reportada en Bahía de La Paz y en Cabo Pulmo ($1.1\text{-}1.2 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) (Cabral-Tena et al. 2013; Norzagaray-López et al. 2015). Además, al comparar la tasa de calcificación encontrada en Santispac con otros sitios naturalmente acidificados, la tasa de calcificación de Santispac es 83.6% más baja que en PNG ($1.55\text{-}1.63 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$; $\text{pH}=7.7\text{-}8.1$) (Fabricius et al. 2011), 70.7% más baja que en IMN ($0.89 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$; $\text{pH}=7.9$) (Enochs et al. 2015), 71.1% más baja que en Palaos ($0.8\text{-}1.0 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$; $\text{pH}=7.8\text{-}7.9$) (Barkley et al. 2015), y 74% más baja que en Bahía de los Ángeles ($1.01 \pm 0.38 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ $\text{pH}=\text{no reportado}$; $\Omega_{\text{ar}}=2.9$) (Halfar et al. 2005; Norzagaray-López et al. 2015).

Las diferentes respuestas de la tasa de calcificación en sistemas naturalmente acidificados podrían deberse a diversos factores. A pesar de que todos los sitios presentan bajos niveles de pH y Ω_{ar} , hay distintos mecanismos de acidificación en cada uno de ellos que podrían ocasionar diferencias en los extremos alcanzados y en la frecuencia de la variabilidad del pH . Por ejemplo, es probable que la baja tasa de calcificación de *Porites* en Santispac se deba a las condiciones extremas de pH_{T} ($6.4\text{-}7.4$) a las cuales las colonias de *Porites* se ven crónicamente expuestas, condiciones de pH menores que las que suceden en las comunidades de PNG, IMN y Palaos ($\text{pH}_{\text{T}} 7.7\text{-}7.9$), en donde las comunidades de *Porites* parecen ser insensibles a la acidificación (Fabricius et al. 2011, Barkley et al. 2015, Enochs et al. 2015). Esto podría indicar que los *Porites* de Santispac están alcanzado el límite inferior de tolerancia de pH (y posiblemente, de Ω_{ar}), lo cual podría no haber sucedido en las otras localidades.

Además, las condiciones de acidificación extremas en las ventilas de Santispac son persistentes a lo largo del año (Oporto-Guerrero et al. 2018; Leal-Acosta et al. 2016; Estradas-Romero et al. 2009; Canet et al. 2005; Prol-Ledesma et al. 2004), mientras que las condiciones de Palaos son controladas por ciclos diurnos y de mareas (Barkley et al. 2015), y en PNG hay picos de alta frecuencia en la pCO_2 que se relacionan a pulsos de CO_2 por descarga de aguas subterráneas desde las ventilas (Fabricius et al. 2011), todo esto podría estar provocando la variabilidad de respuestas observadas entre los sitios. La relevancia de las comunidades coralinas de Santispac y de los sitios acidificados antes mencionados, recae en su supervivencia a condiciones de pH extremas, lo cual contrasta con estudios anteriores que sugieren que

un $\Omega_{ar} < 3$ (y el pH asociado) ya es limitante para el desarrollo de comunidades coralinas (Manzello et al., 2008; Kornder et al., 2018).

La tasa de extensión anual de *Porites panamensis* en Santispac posee el valor más bajo (0.30 ± 0.13 cm año⁻¹) reportado para *Porites panamensis* en distintas latitudes creciendo en condiciones normales de pH ($0.4\text{--}1.27$ cm año⁻¹) (Guzmán y Cortés, 1989; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera 1994; Halfar et al. 2005; Cabral-Tena et al. 2013), y se parece a los valores reportados en Islas Marietas y Oaxaca ($0.31\text{--}0.38$ cm año⁻¹) (Norzagaray-López et al. 2015; Medellín-Maldonado et al. 2016; Tortolero-Langarica et al. 2017). La estrategia de crecimiento de *Porites* en comparación a otros géneros se basa en invertir el carbonato de calcio en formar estructuras esqueléticas más extensas y menos densas (Carricart-Ganivet, 2007; Carricart-Ganivet et al. 2012). Esto también se observa en Santispac, en donde la tasa de extensión explica el 98% de la variabilidad en la calcificación ($r^2=0.98$, $p<0.0001$).

La densidad del esqueleto de *Porites* de las ventilas de Santispac (0.83 ± 0.09 g cm⁻³) es también la más baja reportada a la fecha, tanto en condiciones de ventila (Fabricius et al. 2011; Enochs et al. 2015), como fuera de ellas (Norzagaray-López et al. 2015; Medellín-Maldonado et al. 2016; Cabral-Tena et al. 2013; Tortolero-Langarica et al. 2017). Wall et al. (2019) sugieren que algunos corales bajo condiciones de acidificación, con el fin de utilizar de manera más eficiente su energía, apuestan por construir una menor cantidad de bloques constructores de esqueleto distribuyendo su energía entre una menor cantidad de células calicoblásticas, evitando así alterar la composición estructural del esqueleto, pero dando lugar a la formación de poros en aquellos sitios donde las células calicoblásticas no fueron activadas, lo que podría provocar un decremento en la densidad del esqueleto, como se observó en los *Porites panamensis* de Santispac. Además, la disolución de los carbonatos en ambientes acidificados puede ocasionar un incremento en la porosidad y con ello, una baja densidad del esqueleto (Wall et al. 2019).

La baja densidad observada en *Porites panamensis* en comparación a organismos de la misma especie creciendo sin condiciones de acidificación, confirma nuestra hipótesis y concuerda con lo propuesto por Mollica et al. (2018), quienes demostraron que la densidad de *Porites* está directamente relacionada al Ω_{ar} y es la principal característica en disminuir por efecto de la acidificación (bajo Ω_{ar}). De acuerdo con el modelo predictivo desarrollado por los mismos autores, la acidificación del océano provocará una disminución promedio de 12.4% en la densidad de *Porites* en los arrecifes a nivel global, y en el Pacífico occidental, esta podría reducirse hasta 20.3% para finales del siglo 21. La densidad de *Porites panamensis* en las ventilas de Santispac es ya 30.8% menor que lo reportado para la especie en condiciones normales de pH (Cabral-Tena et al. 2013; Norzagaray-López et al. 2015) y por lo menos 45% más bajo que lo

reportado para el género en condiciones de acidificación (Barkley et al. 2015; Fabricius et al. 2011; Enochs et al. 2015). Las implicaciones ecológicas de tener un esqueleto menos denso, podrían incluir una mayor susceptibilidad a la bioerosión, y a nivel arrecifal, al daño por efecto de tormentas (Langon, 2002; Wisshak et al. 2012), ya que la fragilidad estructural es incompatible con la habilidad de los arrecifes de barrera o de los arrecifes costeros de absorber y disipar la energía del oleaje (Barkley et al. 2015).

4.3 Relación con la Temperatura del Mar Superficial

La TMS ha sido identificada como uno de los principales controladores de la tasa de calcificación en *Porites* alrededor del mundo (Lough y Barnes, 2000; Lough 2008; Lough et al. 2011). En contraste, los resultados del ajuste de los datos de *Porites panamensis* de Santispac y de *Porites* de otros sitios naturalmente acidificados, no arrojaron una correlación entre la tasa de calcificación y la TMS, por lo que, al descartar esta relación, es posible atribuir la baja tasa de calcificación observada en estos sitios, a las condiciones de acidificación presentes en el sistema, es decir, a alguna variable del sistema de carbonatos, ya sea el pH, pCO_2 o el Ω_{ar} . Sin embargo, es necesario realizar una caracterización de las variables del sistema de carbonatos de Santispac, así como una línea de tiempo extensa en donde se logre registrar la variabilidad diurna y estacional de cada una de estas variables para conocer a fondo cuál de ellas tiene el papel más fundamental en el proceso de calcificación de *Porites panamensis* del sitio.

Por otro lado, la tasa de calcificación de *Porites panamensis* en las localidades cercanas al sitio de estudio, (Bahía Concepción, Bahía La Paz y Cabo Pulmo) dentro de un rango de $\pm 3^\circ$ de latitud de distancia y creciendo sin condiciones de acidificación (Cabral-Tena et al., 2013; Norzagaray-López et al., 2015) sí se ajustan al modelo lineal de Lough (2008), es decir, se relacionan de manera directa con la TMS, por lo cual es posible descartar diferencias en las respuestas de esta especie debido a diferencias marcadas en la tasa de calcificación entre morfotipos. Por todo lo anterior, es posible descartar la hipótesis que impone a la TMS como principal modulador de la tasa de calcificación de *Porites* cuando este se encuentra bajo las condiciones de acidificación de un sistema de ventilas hidrotermales.

Capítulo 5. Conclusiones

- Las características esclerocronológicas (extensión, densidad y calcificación) de *Porites panamensis* en el sistema hidrotermal somero de Santispac (SHS) son, a la fecha, las más bajas reportadas para el género, tanto para aquellos creciendo en condiciones de acidificación, como fuera de ellas.
- El rango de pH (6.4-7.4) en el que se encuentra la comunidad coralina del SHS es el más bajo reportado a la fecha para *Porites* spp. creciendo en condiciones naturales de acidificación.
- La tasa de extensión explica el 98% ($p < 0.0001$) de la variabilidad observada en la calcificación de *Porites panamensis* en el sistema hidrotermal de Santispac, es decir, su estrategia de crecimiento consiste en invertir el carbonato de calcio disponible para la calcificación en crear esqueletos más extensos y menos densos.
- La tasa de extensión y calcificación de *Porites panamensis* creciendo fuera de ventilas en la región del Golfo de California sí se relacionan con la temperatura, de acuerdo a lo previsto por Lough (2008).
- La calcificación de *Porites panamensis* en el SHS no se relaciona con la temperatura, en desacuerdo con el modelo de Lough (2008) para *Porites* spp.
- Se infiere que la calcificación de *Porites* de Santispac responde principalmente a las condiciones acidificadas del medio.
- Se sugiere realizar una caracterización de las variables del sistema de carbonatos de Santispac, así como una línea de tiempo extensa en donde se logre registrar la variabilidad diurna y estacional de cada una de variables del sistema para conocer a fondo cuál de ellas tiene el papel más fundamental en el proceso de calcificación de *Porites panamensis* del sitio.
- El límite de tolerancia de temperatura y pH observado en las poblaciones de *Porites* del Pacífico Oriental Tropical es más amplio que el sugerido por estudios anteriores en *Porites* y corales escleractinios.
- Se recomienda realizar más estudios para verificar si las colonias de *Porites panamensis* de Santispac ya se encuentran en su límite de tolerancia a la acidificación.

- Es probable que las comunidades coralinas en un océano acidificado, tiendan a tener un menor tamaño y un morfotipo incrustante, lo cual podría resultar en una menor competitividad por espacio y luz que otros organismos competidores.
- Sin embargo, la acidificación le daría una ventaja competitiva a los corales masivos e incrustantes sobre los corales ramificados, provocando una reducción de la complejidad estructural de los arrecifes.
- La integridad estructural de los arrecifes en ambientes acidificados probablemente se vea afectada por una mayor disolución del carbonato de calcio y una mayor susceptibilidad a la bioerosión; lo cual reduciría a su vez, la habilidad de los arrecifes de barrera o de los arrecifes costeros de absorber y disipar la energía del oleaje.

Literatura citada

- Al-Horani, F. A., Al-Moghrabi, S. M., & De Beer, D. 2003. The mechanism of calcification and its relation to photosynthesis and respiration in the scleractinian coral *Galaxea fascicularis*. *Marine Biology*, 142(3), 419-426.
- Allemand, D., Tambutté, E., Zoccola, D., Tambutté, S., 2011. Coral calcification, cells to reefs. Dubinsky Z., Stambler, N. (Eds.), *Coral Reefs: an Ecosystem in Transition*. Springer, Berlin, Germany, pp. 119–150.
- Barkley, H. C., Cohen, A. L., Golbuu, Y., Starczak, V. R., DeCarlo, T. M., & Shamberger, K. E. 2015. Changes in coral reef communities across a natural gradient in seawater pH. *Science advances*, 1(5), e1500328.
- Barnes, D. J., & Lough, J. M. 1989. The nature of skeletal density banding in scleractinian corals: fine banding and seasonal patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 126(2), 119-134.
- Barnes, D. J., & Lough, J. M. 1992. Systematic variations in the depth of skeleton occupied by coral tissue in massive colonies of *Porites* from the Great Barrier Reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 159(1), 113-128.
- Berkelmans, R., De'ath, G., Kininmonth, S., Skirving, W. J., 2004. A comparison of the 1998 and 2002 coral bleaching events on the Great Barrier Reef: spatial correlation, patterns, and predictions. *Coral Reefs* 23 (1), 74–83.
- Buddemeier, R. W., Kleypas, J. A., & Aronson, R. B. 2004. Potential contributions of climate change to stresses on coral reef ecosystems. *Coral reefs and global climate change*. Pew Center on Global Climate Change, Virginia, USA.
- Burke, L., Reyttar, K., Spalding, M., & Perry, A. 2011. *Reefs at Risk Revisited*. World Resources Institute. Washington D.C. 115pp.
- 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.
- Canet, C., Prol-Ledesma, R. M., Torres-Alvarado, I., Gilg, H. A., Villanueva, R. E., & Lozano-Santa Cruz, R. 2005. Silica-carbonate stromatolites related to coastal hydrothermal venting in Bahía Concepción, Baja California Sur, Mexico. *Sedimentary Geology*, 174(1-2), 97-113.
- Carricart-Ganivet, J. P., Beltrán-Torres, A. U., Merino, M., & Ruiz-Zárata, M. A. 2000. Skeletal extension, density and calcification rate of the reef building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) in the Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science*, 66(1), 215-224
- Carricart-Ganivet, J. P. 2007. Annual density banding in massive coral skeletons: result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity?. *Marine biology*, 153(1), 1-5.
- Carricart-Ganivet, J. P., & Barnes, D. J. 2007. Densitometry from digitized images of X-radiographs: methodology for measurement of coral skeletal density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 344(1), 67-72.

- Chávez-Romo, H. E., Paz-García, D. A., Correa-Sandoval, F., Reyes-Bonilla, H., López-Pérez, R. A., & Medina-Rosas, P. 2013. Diferencia en las estrategias reproductivas de dos corales escleractinios (ramificado vs masivo) a lo largo de la costa occidental de México. *Ciencias marinas*, 39(4), 387-400.
- Cohen, A. L., & Holcomb, M. 2009. Why corals care about ocean acidification: uncovering the mechanism. *Oceanography*, 22(4), 118-127.
- Cohen, A. L., & McConnaughey, T. A. 2003. Geochemical perspectives on coral mineralization. *Reviews in mineralogy and geochemistry*, 54(1), 151-187.
- Cooke, R. C., & Kepkay, P. E. 1980. The solubility of aragonite in seawater—I. Effect of pH and water chemistry at one atmosphere. *Geochimica et cosmochimica acta*, 44(8), 1071-1075.
- Cooper, T. F., De'Ath, G., Fabricius, K. E., & Lough, J. M. 2008. Declining coral calcification in massive *Porites* in two nearshore regions of the northern Great Barrier Reef. *Global Change Biology*, 14(3), 529-538.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P., van der Belt, M. 1998. The value of ecosystem services: putting the issues in perspective. *Ecological economics*, 25(1), 67-72.
- Cyronak, T., Schulz, K. G., & Jokiel, P. L. 2016. The Omega myth: what really drives lower calcification rates in an acidifying ocean. *ICES Journal of Marine Science*, 73(3), 558-562.
- de Groot, R., Brander, L., Van Der Ploeg, S., Costanza, R., Bernard, F., Braat, L., Christie, M., Crossman, N., Ghermandi, A., Hein, L., Hussain, S., Kumar, P., McVittie, A., Portela, R., Rodriguez, L. C., ten Brink, P., van Beukering, P. (2012). Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosystem services*, 1(1), 50-61.
- DeCarlo, T. M., Cohen, A. L., Barkley, H. C., Cobban, Q., Young, C., Shamberger, K. E., Brainard, R. E. & Golbuu, Y. 2015. Coral macrobioerosion is accelerated by ocean acidification and nutrients. *Geology*, 43(1), 7-10.
- Dodge, R. E., & Thomson, J. 1974. The natural radiochemical and growth records in contemporary hermatypic corals from the Atlantic and Caribbean. *Earth and Planetary Science Letters*, 23(3), 313-322.
- Doney, S. C., Fabry, V. J., Feely, R. A., Kleypas, J. A. 2009. Ocean acidification: the other CO₂ problem. *Annual Review of Marine Science* 1 (1), 169–192.
- Enochs, I. C., Manzello, D. P., Donham, E. M., Kolodziej, G., Okano, R., Johnston, L., Young, C., Iguel, J., Edwards, C. B., Fox, M. D., Valentino, L, Johnson, D., Benavente, D., Clark, J., Carlotto, R., Burton, T., Eynaud, Y., & Price N. N. 2015. Shift from coral to macroalgae dominance on a volcanically acidified reef. *Nature Climate Change*, 5(12), 1083-1088.
- Estradas-Romero, A., Prol-Ledesma, R. M., & Zamudio-Resendiz, M. 2009. Relación de las características geoquímicas de fluidos hidrotermales con la abundancia y riqueza de especies del fitoplancton de Bahía Concepción, Baja California Sur, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 61(1), 87-96.

- Fabricius, K. E., Langdon, C., Uthicke, S., Humphrey, C., Noonan, S., De'ath, G., Lough, J. M. 2011. Losers and winners in coral reefs acclimatized to elevated carbon dioxide concentrations. *Nature Climate Change*, 1(3), 165.
- Feely, R. A., Doney, S., Cooley, S., 2009. Ocean acidification: present conditions and future changes in a high CO₂ world. *Oceanography* 22 (4), 36–47.
- Feely, R. A., Sabine, C. L., Lee, K., Berelson, W., Kleypas, J., Fabry, V. J., Millero, F. J., 2004. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science*: 305 (5682), 362–6.
- Forrest, M. J., Ledesma-Vázquez, J., Ussler III, W., Kulongoski, J. T., Hilton, D. R., & Greene, H. G. 2005. Gas geochemistry of a shallow submarine hydrothermal vent associated with the El Requesón fault zone, Bahía Concepción, Baja California Sur, México. *Chemical Geology*, 224(1-3), 82-95.
- Garilli, V., Rodolfo-Metalpa, R., Scuderi, D., Brusca, L., Parrinello, D., Rastrick, S. P., Foggo, A., Twitchett, R. J., Hall-Spencer, J. M. & Milazzo, M. 2015. Physiological advantages of dwarfing in surviving extinctions in high-CO₂ oceans. *Nature Climate Change*, 5(7), 678-682.
- Gattuso, J. P., Allemand, D., & Frankignoulle, M. 1999. Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: a review on interactions and control by carbonate chemistry. *American zoologist*, 39(1), 160-183.
- Glynn, P. W., 1997. Bioerosion and Coral Reef Growth: A Dynamic Balance. In: Birkeland, C. (Ed.), *Life and Death of Coral Reefs*. Chapman and Hall, New York, pp. 68–95.
- Glynn PW, Colley SB, Eakin CM, Smith DB and others. 1994. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá and the Galápagos Islands (Ecuador). II. Poritidae. *Marine Biology* 118, 191–208
- Goiran, C., Al-Moghrabi, S., Allemand, D., & Jaubert, J. 1996. Inorganic carbon uptake for photosynthesis by the symbiotic coral/dinoflagellate association I. Photosynthetic performances of symbionts and dependence on sea water bicarbonate. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 199(2), 207-225.
- Grigg, R.W., 2006. Depth limit for reef building corals in the Au'au Channel, S.E. Hawaii. *Coral Reefs* 25, 77–84.
- Guzman, H. M., & Cortes, J. 1989. Growth rates of eight species of scleractinian corals in the eastern Pacific (Costa Rica). *Bulletin of Marine Science*, 44(3), 1186-1194.
- Halfar, J., Godinez-Orta, L., Riegl, B., Valdez-Holguin, J. E., & Borges, J. M. 2005. Living on the edge: high-latitude *Porites* carbonate production under temperate eutrophic conditions. *Coral Reefs*, 24(4), 582-592.
- 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), 1737–42.
- Holcomb, M., Cohen, A. L., & McCorkle, D. C. 2011. A gender bias in the calcification response to ocean acidification. *Biogeosciences Discussions*, 8(4).

- Jokiel, P. L. 2011. The reef coral two compartment proton flux model: A new approach relating tissue-level physiological processes to gross corallum morphology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 409(1-2), 1-12.
- Jokiel, P. L. 2011. Ocean acidification and control of reef coral calcification by boundary layer limitation of proton flux. *Bulletin of Marine Science*, 87(3), 639-657.
- Kleypas, J., & Langdon, C. 2002. Response of coral reef builders to changes in ocean chemistry. *Global Biogeochemical Cycles*, 14, 639-654.
- Kleypas, J. A., & Langdon, C. 2006. Coral reefs and changing seawater carbonate chemistry. *Coastal and Estuarine Studies: Coral Reefs and Climate Change Science and Management*, 61, 73-110.
- Knutson, D. W., Buddemeier, R. W., & Smith, S. V. 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science*, 177(4045), 270-272.
- Kobluk, D. R., Risk, M. J., 1977. Rate and nature of infestation of a carbonate substratum by a boring alga. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 27 (114), 107–115.
- Kornder, N. A., Riegl, B. M., & Figueiredo, J. 2018. Thresholds and drivers of coral calcification responses to climate change. *Global change biology*, 24(11), 5084-5095.
- Langdon, C. 2002. Review of experimental evidence for effects of CO₂ on calcification of reef builders. In *Proc. 9th Int. Coral Reef Sym* 2, pp. 1091-1098).
- Leal-Acosta ML, Shumilin E, Mirlean N, Delgadillo-Hinojosa F, Sánchez-Rodríguez I. 2013. The impact of marine shallow-water hydrothermal venting on arsenic and mercury accumulation by seaweed *Sargassum sinicola* in Concepcion Bay, Gulf of California. *Environ. Sci. Process. Impacts* 15:470–477.
- Leal-Acosta, M. L., & Prol-Ledesma, R. M. 2016. Caracterización geoquímica de las manifestaciones termales intermareales de Bahía Concepción en la Península de Baja California. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 68(3), 395-407.
- Liu, Y. W., Sutton, J. N., Ries, J. B., & Eagle, R. A. 2020. Regulation of calcification site pH is a polyphyletic but not always governing response to ocean acidification. *Science advances*, 6(5), eaax1314.
- López-Cortés, D.J., Gárate-Lizárraga, I., Bustillos-Guzmán, J.J., Alonso-Rodríguez, R., Murillo-Murillo, I., 2003. Variabilidad del estado trófico y la biomasa del fitoplancton de Bahía Concepción, Golfo de California (1977–1999), *Hidrobiológica*, 13, 195–206.
- Lough, J. M. 2008. Coral calcification from skeletal records revisited. *Marine Ecology Progress Series*, 373, 257-264.
- Lough, J. M., & Barnes, D. J. 2000. Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 245(2), 225-243.
- 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.
- López-Pérez, R. A. 2013. Species composition and morphologic variation of *Porites* in the Gulf of California. *Coral Reefs*, 32(3), 867-878.

- Macintyre, I.G., Smith, S.V., 1974. X-radiographic studies of skeletal development in coral colonies. In: Cameron, A.M., Campbell, B.M., Cribb, A.B., Edean, R., Jell, J.S., Jones, O.A., Mather, P., Talbot, F.H. (Eds.), Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp. Great Barrier Reef Committee, Brisbane, Australia, 2, pp. 277–287.
- Manzello DP, Kleypas JA, Budd DA, Eakin CM, Glynn PW, Langdon C .2008. Poorly cemented coral reefs of the eastern Tropical Pacific: possible insights into reef development in a high-CO₂ world. Proc Natl Acad Sci USA 105:10450–10455.
- McCulloch, M., Falter, J., Trotter, J., & Montagna, P. 2012. Coral resilience to ocean acidification and global warming through pH up-regulation. Nature Climate Change 2(8), 623-627.
- Medellín-Maldonado, F., Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Calderón-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, C. O., Chapa-Balcorta, C., & Zepeta-Vilchis, R. C. 2016. Calcification of the main reef-building coral species on the Pacific coast of southern Mexico. Ciencias Marinas, 42(3), 209-225.
- Millero, F. J. 2013. Chemical Oceanography, 4th Ed., 571 pp.
- Moberg, F., Folke, C., 1999. Ecological Goods and Services of Coral Reef Ecosystems. Ecological Economics 29, 215–233.
- 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.
- Moore, W.S., Krishnaswami, S., 1974. Correlation of X-radiography revealed banding in corals with radiometric growth rates. In: Cameron, A.M., Campbell, B.M., Cribb, A.B., Edean, R., Jell, J.S., Jones, O.A., Mather, P., Talbot, F.H. (Eds.), Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp. Great Barrier Reef Committee, Brisbane, Australia, 2, pp. 269–276.
- Morten, S. D., & Twitchett, R. J. 2009. Fluctuations in the body size of marine invertebrates through the Pliensbachian–Toarcian extinction event. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 284(1-2), 29-38.
- 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(4), 1244-1255.
- Ochoa, J. L. 2003. ENSO phenomenon and toxic red tides in Mexico. Geofísica Internacional, 42(3), 505-515.
- Oporto-Guerrero, T., Reyes-Bonilla, H., & Ladah, L. B. 2018. Presence of the reef-building coral, *Porites panamensis*, in a shallow hydrothermal field in the Gulf of California. Marine Biodiversity, 48(1), 703-708.
- Padilla-Gamiño, J. L., Hanson, K. M., Stat, M., & Gates, R. D. 2012. Phenotypic plasticity of the coral *Porites rus*: acclimatization responses to a turbid environment. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 434, 71-80.

- 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, pp. 449-453.
- Paz-García, D. A., & Reyes-Bonilla, H. 2006. Temporal variation in the regeneration rate of artificial lesions in two morphotypes of *Porites panamensis*. *Ciencias Marinas*, 32(1B), 187-194.
- Paz-García, D. A., Reyes-Bonilla, H., & Hernández-Cortés, M. P. 2009. Genetic variation in two morphotypes of *Porites panamensis* from the Gulf of California, Mexico. In Proc. 11th Int. Coral Reef Symp., Ft. Lauderdale, pp. 444-448.
- Prol-Ledesma RM, Canet C, Torres-Vera M, Forrest MJ, Armienta M. 2004. Vent fluid chemistry in Bahía Concepción coastal submarine hydrothermal system, Baja California Sur, Mexico. *J Volcanol. Geotherm. Res.* 137:311–328.
- Reyes-Bonilla, H., & Calderón-Aguilera, L. E. 1994. Parámetros poblacionales de *Porites panamensis* (Anthozoa: Scleractinia), en el arrecife de Cabo Pulmo, México. *Revista de biología tropical*, 121-128.
- Reyes-Bonilla, H., González-Romero S., Cruz-Piñón G., Calderón-Aguilera L.E. 2008. Corales pétreos (Scleractinia) de la región de Bahía de los Angeles, B.C. México. In: Danemann G, Ezcurra E (eds) Bahía de los Angeles: recursos naturales y comunidad. PRONATURA. Instituto Nacional de Ecología, México, pp 291–318
- Rhein, M., Rintoul, S. R., Aoki, S., Campos, E., Chambers, D., Feely, R. A., Gulev, S., Johnson, G. C., Josey, S. A., Kostianoy, A., Mauritzen, C., Roemmich, D., Wang, F., 2013.
- Ries, J. B., Cohen, A. L., & McCorkle, D. C. 2009. Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO₂-induced ocean acidification. *Geology*, 37(12), 1131-1134.
- Rodríguez-Troncoso AP, Carpizo-Ituarte E, Leyte-Morales GE, Chi-Barragán G, Tapia-Vázquez O . 2011. Sexual reproduction of three coral species from the Mexican South Pacific. *Mar Biol* 158: 2673–2683
- Rosenberg, E., Koren, O., Reshef, L., Efrony, R., & Zilber-Rosenberg, I. 2007. The role of microorganisms in coral health, disease and evolution. *Nature Reviews Microbiology*, 5(5), 355-362.
- Sammarco, P. W., & Risk, M. J. 1990. Large-scale patterns in internal bioerosion of *Porites*: cross continental shelf trends on the Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series*, 145-156.
- Shaw, E. C., McNeil, B. I., & Tilbrook, B. 2012. Impacts of ocean acidification in naturally variable coral reef flat ecosystems. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 117(C3).
- Smith, L.W., Barshis, D.J., Birkeland, C., 2007. Phenotypic plasticity for skeletal growth, density and calcification of *Porites lobata* in response to habitat type. *Coral Reefs* 26, 559–567.
- Spalding, M. D., Ravilious, C., Green, E. P., 2001. World Atlas of Coral Reefs. University of California Press, Berkeley, USA.

- 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.
- Teixidó, N., Caroselli, E., Alliouane, S., Ceccarelli, C., Comeau, S., Gattuso, J. P., ... & Munari, M. 2020. Ocean acidification causes variable trait shifts in a coral species. *Global Change Biology*.
- Thompson, J. R., Rivera, H. E., Closek, C. J., & Medina, M. 2015. Microbes in the coral holobiont: partners through evolution, development, and ecological interactions. *Frontiers in cellular and infection microbiology*, 4, 176.
- 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.
- Twitchett, R. J. 2007. The Lilliput effect in the aftermath of the end-Permian extinction event. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 252(1-2), 132-144.
- Van Oppen, M. J., Gates, R. D., Blackall, L. L., Cantin, N., Chakravarti, L. J., Chan, W. Y., Harrison, P. L. 2017. Shifting paradigms in restoration of the world's coral reefs. *Global change biology*, 23(9), 3437-3448.
- van Woesik, R., Houk, P., Isechal, A. L., Idechong, J. W., Victor, S., Golbuu, Y., 2012. Climate-change refugia in the sheltered bays of Palau: analogs of future reefs. *Ecology and evolution* 2 (10), 2474–84.
- Veron, J. E., Hoegh-Guldberg, O., Lenton, T. M., Lough, J. M., Obura, D. O., Pearce-Kelly, P., Sheppard, C.R.C., Spalding, M., Stafford-Smith, A., & Rogers, A. D. (2009). The coral reef crisis: The critical importance of < 350 ppm CO₂. *Marine pollution bulletin*, 58(10), 1428-1436.
- Villanueva-Estrada, R. E., Prol-Ledesma, R. M., Torres-Alvarado, I. S., & Canet, C. 2005. Geochemical modeling of a shallow submarine hydrothermal system at Bahía Concepción, Baja California Sur, México. In *Proceedings World Geothermal Congress: Antalya, Turkey* (pp. 1-5).
- Wall, M., Prada, F., Fietzke, J., Caroselli, E., Dubinsky, Z., Brizi, L., ... & Falini, G. 2019. Linking internal carbonate chemistry regulation and calcification in corals growing at a Mediterranean CO₂ vent. *Frontiers in Marine Science*, 6(699).
- Wellington, G. M., & Glynn, P. W. 1983. Environmental influences on skeletal banding in eastern Pacific (Panama) corals. *Coral reefs*, 1(4), 215-222.
- Wisshak, M., Schonberg, C., Form, A., Freiwald, A., 2012. Ocean acidification accelerates reef bioerosion. *PLoS one* 7 (9), 3–10.
- Zapata, F. A., & Lozano-Cortés, D. F. 2015. Occurrence of the coral *Porites panamensis* (Cnidaria: Scleractinia) in an estuarine environment of the Colombian Pacific. *Marine Biodiversity Records*, 8.

Anexos

Tabla 3. Medidas morfométricas de los especímenes analizados de *Porites panamensis*. DL= Diámetro largo, DC=Diámetro corto, A= Altura, C= Circunferencia con rugosidad, RL= Rugosidad larga, RC= Rugosidad corta.

Especímen	Medidas (cm)					
	DL	DC	A	C	RL	RC
V1	11.5	11.2	1.1	36.2	16	16.5
V2	10.9	8.8	1.3	32.4	17.8	16
V4	12.7	10.1	1	36	17	13.5
V5C1	10.9	9.4	2.2	35.5	17.5	15.5
V5C2	6.3	4.6	0.6	16.1	5.7	4.1

Tabla 4. Promedio \pm D.E. de la densidad del esqueleto, tasa de extensión linear y tasa de calcificación reportadas para *Porites* en diferentes sitios de estudio.

N = No. de colonias, M= Macho, H= Hembra. Modificado de Norzagaray-López et al. 2014 y Medellín-Maldonado et al. 2016.

Especie	Sitio de estudio		Densidad del esqueleto [g·cm ⁻³]	N	Tasa de extensión [cm·año ⁻¹]	N	Tasa de calcificación [g·cm ⁻² ·año ⁻¹]	N	Referencia
<i>Porites spp.</i>	Australia	Pandora	1.33 \pm 0.21	(12)	1.35 \pm 0.35	(12)	1.77 \pm 0.26	(12)	Barnes & Lough 1992
		Rib	1.41 \pm 0.13	(15)	1.23 \pm 0.24	(15)	1.71 \pm 0.25	(15)	Barnes & Lough 1992
		Myrmidon	1.56 \pm 0.16	(11)	0.82 \pm 0.10	(11)	1.28 \pm 0.12	(11)	Barnes & Lough 1992
		44 arrecifes	1.28 \pm 0.16	(245)	1.29 \pm 0.34	(245)	1.63 \pm 0.38	(245)	Lough & Barnes 2000
		Rib	1.40 \pm 0.20	(24)	0.93 \pm 0.16	(24)	1.30 \pm 0.30	(24)	Carricart-Ganivet et al. 2007
	Australia, P. Nueva Guinea, Golfo Pérsico	35 arrecifes,	1.17 \pm 0.10	(-)	1.48 \pm 0.32	(-)	1.72 \pm 0.36	(-)	Lough & Barnes 1997
		49 arrecifes	1.37 \pm 0.19	(260)	-	-	-	-	Lough, 2008
	Palaos	Uchelbeluu, Koror	1.61 \pm 0.11	(4)	1.18 \pm 0.32	(4)	1.9 \pm 0.42	(4)	Razake et al. 2019
	Indonesia	Isla Batudaka, Sulawesi central	1.35 \pm 0.55	(4)	1.18 \pm 0.77	(4)	1.61 \pm 1.75	(4)	Razake et al. 2019
	Papua Nueva Guinea	Isla Rumberpon, Bahía Cenderawasih	1.53 \pm 0.22	(4)	1.09 \pm 0.33	(4)	1.65 \pm 0.44	(4)	Razake et al. 2019
	Australia	Myrmidon	1.45 \pm 0.12	(5)	1.41 \pm 0.25	(5)	2.05 \pm 0.37	(5)	Razake et al. 2019
	Palaos	Islas Rocosas	0.96	-	0.91	-	0.87	-	Barkley et al. 2015
			1.06	-	0.78	-	0.81	-	Barkley et al. 2016
			1.35	-	0.75	-	1.01	-	Barkley et al. 2017
	Papua Nueva Guinea	3 arrecifes	1.39	(27)	1.11	(27)	1.55	(27)	Fabricius et al. 2011
1.33			(27)	1.22	(27)	1.63	(27)	Fabricius et al. 2012	
Islas Marianas del Norte	Isla Maug	1.63	(4)	0.54	(4)	0.89	(4)	Enochs et al., 2015	
		1.63	(5)	0.55	(5)	0.89	(5)	Enochs et al., 2015	
<i>Porites lutea</i>	China	Isla Hainan	1.21 \pm 0.13	(9)	1.15 \pm 0.26	(9)	1.37 \pm 0.30	(9)	Su et al. 2016
	China	Luhuitou	1.31 \pm 0.16	(10)	1.72 \pm 0.42	(57)	2.25 \pm 0.62	(10)	Shi et al. 2009

Especie	Sitio de estudio		Densidad del esqueleto [g·cm ⁻³]	N	Tasa de extensión [cm·año ⁻¹]	N	Tasa de calcificación [g·cm ⁻² ·año ⁻¹]	N	Referencia	
<i>Porites panamensis</i>	México	Bahía de los Ángeles, B.C.	1.29 ± 0.05	(6)	0.81 ± 0.29	(6)	1.01 ± 0.38	(6)	Norzagaray et al. 2015	
			0.93 ± 0.03	(4)	H	0.40 ± 0.03	(4)	0.36 ± 0.04	(4)	H Cabral-Tena et al. 2013
			0.95 ± 0.02	(6)	M	0.48 ± 0.04	(6)	0.44 ± 0.03	(6)	M Cabral-Tena et al. 2013
	México	Bahía Concepción, B.C.S.	1.09 ± 0.02	(5)	H	0.36 ± 0.03	(5)	0.42 ± 0.03	(5)	H Cabral-Tena et al. 2013
			1.01 ± 0.03	(5)	M	0.38 ± 0.02	(5)	0.40 ± 0.02	(5)	M Cabral-Tena et al. 2013
	México	Santispac, B.C.S.	0.83 ± 0.09	(5)		0.30 ± 0.13	(5)	0.26 ± 0.13	(5)	Este estudio*
	México	Bahía La Paz, B.C.S.	0.87 ± 0.02	(4)	H	1.07 ± 0.06	(4)	0.97 ± 0.06	(4)	H Cabral-Tena et al. 2013
			0.89 ± 0.02	(6)	M	1.27 ± 0.06	(6)	1.25 ± 0.04	(6)	M Cabral-Tena et al. 2013
	México	Cabo Pulmo, B.C.S.	1.35 ± 0.09	(10)		0.91 ± 0.29	(10)	1.22 ± 0.44	(10)	Norzagaray et al. 2015
	México	Islas Marietas, Nayarit	1.28 ± 0.09	(10)		0.38 ± 0.12	(10)	0.49 ± 0.15	(10)	Norzagaray et al. 2015
1.11 ± 0.17			(5)		0.33 ± 0.13	(5)	0.36 ± 0.15	(5)	Tortolero-Langarica et al. 2017	
México	La Entrega, Oaxaca	1.12 ± 0.08	-		0.31 ± 0.07	-	0.34 ± 0.07	-	Medellín-Maldonado et al. 2016	
<i>Porites lobata</i>	México	Isla Isabel, Nayarit	1.19 ± 0.14	-	M	0.56 ± 0.23	-	0.64 ± 0.22	-	M Tortolero-Langarica 2017
			1.19 ± 0.15	-	H	0.52 ± 0.21	-	0.60 ± 0.22	-	H Tortolero-Langarica 2017
			1.08 ± 0.14	-		0.47 ± 0.23	-	0.51 ± 0.26	-	Tortolero-Langarica 2016
	México	Zacatoso, Guerrero	1.20 ± 0.07	-		0.60 ± 0.16	-	0.72 ± 0.22	-	Medellín-Maldonado et al. 2016
	China	Isla Hainan	1.06 ± 0.14	(7)		1.62 ± 0.30	(7)	1.68 ± 0.25	(7)	Su et al. 2015

Tabla 4, continuación.