

La investigación reportada en esta tesis es parte de los programas de investigación del CICESE (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, B.C.).

La investigación fue financiada por el CONACYT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología).

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de lo Estados Unidos Mexicanos (México). El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo o titular de los Derechos Autor.

CICESE@ 2022. Todos los derechos reservados

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



---

**Maestría en Ciencias  
en Ecología Marina**

---

**Relación de *Acanthaster* spp. y *Pocillopora* spp. en su límite  
norte de distribución del Pacífico mexicano (La Paz, BCS) y su  
modulación con patrones térmicos**

Tesis

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

Presenta:

**Carlos Emilio Hernández Rodríguez**

Ensenada, Baja California, México  
2022

Tesis defendida por  
**Carlos Emilio Hernández Rodríguez**

y aprobada por el siguiente Comité

---

**Dra. Lydia Betty Ladah**  
Director de tesis

**Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera**

**Dr. Enric Pallas Sanz**



---

**Dr. Rafael Andrés Cabral Tena**  
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

---

**Dr. Pedro Negrete Regagnon**  
Director de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Carlos Emilio Hernández Rodríguez** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina

**Relación de *Acanthaster* spp. y *Pocillopora* spp. en su límite norte de distribución del Pacífico mexicano (La Paz, BCS) y su modulación con patrones térmicos**

Resumen aprobado por:

---

Dra. Lydia Betty Ladah  
Directora de tesis

La estrella del mar corona de espinas, *Acanthaster* spp (ASP), es conocida por formar brotes dañinos en ambientes tropicales causando mortalidades masivas de corales, con mayor intensidad en épocas cálidas. En este estudio, se exploró la relación estacional entre la densidad poblacional de ASP y la cobertura coralina de *Pocillopora* spp (PSP), desde 2017 a 2019, así como la influencia de la temperatura de la columna de agua, en tres sitios donde se documentaron brotes invasivos de ASP en el Golfo de California. Se propuso la existencia de una relación inversa entre ASP y PSP; y que eso será mayor en sitios con temperaturas más altas durante el muestreo. Los resultados mostraron un descenso en la cobertura de PSP de 60 a 17%, y un aumento de la densidad de ASP, en julio 2018, llegando a 0.053 ind m<sup>-2</sup>, sobrepasando el límite conocido por un brote dañino de la estrella por más de 30 veces, en el sitio (Corralito) con la temperatura *in situ* más cálida, apoyando la hipótesis propuesta. Solo en el sitio Corralito se encontró una relación inversa significativa ( $p < 0.01$ ) entre ASP y PSP, explicando el 40% de la variabilidad de cobertura del coral con la densidad de la estrella, obteniendo una mejor relación ( $R^2 = 46\%$ ,  $p < 0.01$ ) al incluir la variabilidad de alta frecuencia de la temperatura *in situ*. No se encontraron relaciones inversas significativas en los otros dos sitios (Swanny y Punta Diablo) entre ASP y PSP, aun habiendo densidades mayores a las conocidas para ser un brote dañino de la estrella. Estos otros dos sitios tuvieron temperaturas promedio más frías, con mayores eventos de enfriamiento que calentamiento, lo cual podría haber protegido el coral al amortiguar la intensidad de la coralivoría, además proteger contra blanqueamiento coralino, que hace el coral más vulnerable a depredación. Se sugiere que mediciones de alta frecuencia de temperatura, que raramente están disponibles *in situ*, sean consideradas en programas de monitoreo, ya que los cambios de alta frecuencia pueden amortiguar o intensificar relaciones tróficas.

**Palabras clave:** cobertura coralina, corona de espinas, temperatura, brote masivo, Golfo de California

Abstract of the thesis presented by **Carlos Emilio Hernández Rodríguez** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

**Relationship between *Acanthaster* spp. y *Pocillopora* spp. at northern limit of their distribution in the Mexican Pacific (La Paz, BCS) and their modulation by thermal patterns.**

Abstract approved by:

---

Dra. Lydia Betty Ladah  
**Thesis Director**

The crown of thorns starfish, *Acanthaster* spp (ASP), is known for its damaging outbreaks in tropical environments causing massive coral mortalities, with greater coral predation intensity during warm conditions. In this study, the relationship between ASP population density and *Pocillopora* spp (PSP) coral cover was explored seasonally from 2017 to 2019, along with the influence of water column temperatures, at three sites where invasive ASP outbreaks were documented in the Gulf of California. I proposed an inverse relationship between these two species would be found, particularly in sites with warmer temperatures. The results showed the most significant decrease in PSP coral cover from 60 to 17% and the most significant increase in ASP density in July 2018, reaching 0.053 ind m<sup>-2</sup>, 30 times the established outbreak limit, at the site (Corralito) with the warmest *in situ* temperatures, supporting the proposed hypothesis. A significant inverse relationship ( $p < 0.01$ ) was found only at the Corralito site, explaining 40% of the variability of coral cover with starfish density, further improving the relationship ( $R^2 = 46\%$ ,  $p < 0.01$ ) when including seasonal high frequency temperature variability. No significant inverse relationships were found at the other two sites (Swanny and Punta Diablo), even though starfish densities exceeded the outbreak threshold at times. These other two sites had cooler average temperatures, with more cooling events than warming events, which might have protected the coral by reducing the intensity of the coral predation, as well as protecting the coral against bleaching, which makes the coral more vulnerable to predation. Because this study found that including temperature variability improved the relationship between these two organisms, high-frequency temperature measurements, which are rarely available *in situ*, should be considered in monitoring programs, not only for their impact on key species, but also for their ability to modulate trophic relationships.

**Keywords:** crown of thorns starfish, coral cover, temperature, outbreak, Gulf of California

## **Dedicatoria**

A mi familia que me apoyó desde el inicio, a mis maestros y compañeros que me guiaron por nuevas rutas y al océano por inspirarme con sus maravillas.

Naveguemos

en este océano

misterioso.

## Agradecimientos

Al **Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE)**, Baja California por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios de posgrado como parte del programa de Maestría en Ecología Marina.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)** por el apoyo de la beca otorgada para realizar mis estudios de posgrado, con número de becario 993957.

A mi directora de tesis, **Dra. Lydia Betty Ladah** a por guiarme y apoyarme.

A mis sinodales: al **Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera** y al **Dr. Enric Pallas Sanz** por su paciencia, comprensión, conocimiento y tiempo brindado.

A los principales investigadores y colaboradores del proyecto **UC MEXUS CRIW (Dra. Lydia Betty Ladah, Dr. James Leichter, Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera y Dr. Hector Reyes Bonilla)**, a la técnica del proyecto, M.C. Fernanda Urrutia; a las voluntarias y voluntarios, y las buzas y los buzos del proyecto que colectaron los datos de este estudio.

A mi madre y mi padre que me dieron todas las oportunidades para aprender y conocer el mundo.

A Paty y Julia por estar siempre para mí y apoyarme en los buenos y malos momentos.

A Citlalli, Giovanni, Ashida, Rogelio y Alexandra por ayudarme en mi trabajo.

A Mariana, Vianney, Valeria, Alejandra y Celia por sacarme de mi cueva.

A Ofelia, Mabel, Andrea y Valeria por tomar mis clases y presentaciones.

A Juan, Jessica, Mariela, Osmar y Lezama por estar conmigo desde tan lejos.

A Yahaira por escucharme y ayudarme a entender.

A Mine, Caro, Vale, Bere y Angy.

A mis abuelos y abuelas.

Gracias.

## Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria .....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas .....	ix
<b>Capítulo 1. Introducción.....</b>	<b>1</b>
1.1 Antecedentes .....	1
1.2 Justificación .....	3
1.3 Hipótesis.....	5
1.4 Objetivos .....	5
1.4.1 Objetivo general .....	5
1.4.2 Objetivos específicos.....	5
<b>Capítulo 2. Metodología.....</b>	<b>6</b>
2.1 Área de estudio .....	6
2.2 Censos biológicos .....	7
2.3 Monitoreo de temperatura.....	8
2.4 Análisis de datos.....	9
2.4.1 Caracterización de la temperatura <i>in situ</i> .....	9
2.4.2 Cobertura coralina y densidad poblacional de <i>Acanthaster</i> spp. ....	9
2.4.3 Relación entre <i>Acanthaster</i> spp y <i>Pocillopora</i> spp.....	10
2.4.4 Relación entre el régimen de temperatura y las variables biológicas. ....	11
2.4.5 Modulación por características termales.....	11
<b>Capítulo 3. Resultados .....</b>	<b>12</b>
3.1 Caracterización de la de temperatura en cada sitio .....	12
3.2 Porcentaje de cobertura de <i>Pocillopora</i> spp.....	14
3.3 Densidad poblacional de <i>Acanthaster</i> spp.....	15
3.4 Relación entre <i>Acanthaster</i> spp y <i>Pocillopora</i> spp.....	16
3.5 Relación entre estadísticos de la caracterización de la temperatura y <i>Pocillopora</i> spp.....	17

3.6	Relación entre estadísticos de la caracterización de la temperatura y <i>Acanthaster</i> spp .....	19
3.7	Modulación de la relación entre <i>Acanthaster</i> spp y <i>Pocillopora</i> spp por los estadísticos de la caracterización de la temperatura .....	21
<b>Capítulo 4.</b>	<b>Discusión.....</b>	<b>23</b>
<b>Capítulo 5.</b>	<b>Conclusiones .....</b>	<b>27</b>
5.1	Recomendaciones .....	27
<b>Literatura citada .....</b>		<b>28</b>

## Lista de figuras

Figura	Página
1. Sitios de estudio en la Bahía de La Paz y en la Isla Espíritu Santo: Corralito, Bajo Swanny y Punta Diablo.....	4
2. Mapa de temperatura superficial del 11 de julio de 2018 y la localización de los sitios de estudio (JPL MUR MEaSURES Project, 2017). .....	7
3. Ejemplo de un transecto para censos biológicos. ....	8
4. Series de tiempo de la temperatura (pasado por un filtro de media móvil de 2-hr) tomada a 3 metros sobre el fondo del ambiente coralino para de los tres sitios de estudio: Corralito (línea azul), Punta Diablo (línea verde) y Bajo Swanny (línea roja).. .....	12
5. Promedio y error estándar de la cobertura de <i>Pocillopora</i> spp por sitios y periodo de muestreo: Corralito (línea azul), Punta Diablo (línea verde), y Swanny (línea roja). .....	14
6. Promedios y error estándar de la densidad poblacional <i>Acanthaster</i> spp: Corralito (línea azul), Punta Diablo (línea verde), y Swanny (línea roja). Se marca con líneas punteadas las densidades límite a partir de las cuales se considera el inicio de consideradas para un brote propuestos por Pearson y Endean, 1969 (0.04 ind m <sup>-2</sup> ) y Moran y De'ath, 1992 (0.0015 ind m <sup>-2</sup> ). .....	15
7. Densidades de <i>Acanthaster</i> spp y cobertura por <i>Pocillopora</i> spp para los tres sitios (ver Tabla 6 para los grados de correlación entre las variables). .....	17

## Lista de tablas

Tabla	Página
1. Profundidad de los termistores colocados en cada sitio. ....	8
2. Caracterización del régimen de temperatura por sitios y periodo de muestreo un mes antes de cada muestreo.....	13
3. Suma cumulativa de eventos de calentamiento ( $\Delta T h^{-1} > 0$ ) y enfriamiento ( $\Delta T h^{-1} < 0$ ) por para cada sitios y periodo de muestreo por durante el mes antes de observaciones anterior a cada muestreo. ....	13
4. ANOVA de dos vías con efecto de los factores de periodo de muestreo y sitio en la cobertura de <i>Pocillopora</i> spp. Siendo SS (suma de cuadrados), DF (grados de libertad), MS (media cuadrática), F (Valor de Fisher), p (estadística p, probabilidad). ....	14
5. ANOVA de dos vías con efecto de los factores de periodo de muestreo y sitio en la densidad de <i>Acanthaster</i> spp. Siendo SS (suma de cuadrados), DF (grados de libertad), MS (media suma cuadrática), F (Valor de Fisher), p (estadística p, probabilidad). ....	16
6. Coeficientes de correlación lineales de Pearson (R), al cuadrado ( $R^2$ ), y estadístico p entre la densidad de <i>Acanthaster</i> spp y la cobertura de <i>Pocillopora</i> spp.....	16
7. Coeficientes de correlación lineales de Pearson (R), al cuadrado ( $R^2$ ), y estadístico p de la Media, el Máximo (Max) y el Mínimo (Min) de la temperatura, un mes antes de cada muestreo, con la cobertura de <i>Pocillopora</i> spp por sitio. ....	18
8. Coeficientes de correlación lineales de Pearson (R), al cuadrado ( $R^2$ ), y estadístico p de la desviación estándar (D.S.) de la temperatura y el cambio absoluto de la temperatura por hora ( $ \Delta T h^{-1} $ ) promedio, de un mes antes de cada muestreo, con la cobertura de <i>Pocillopora</i> spp por sitio. ....	18
9. Coeficientes de correlación lineales de Pearson (R), al cuadrado ( $R^2$ ), y estadístico p de la suma cumulativa del enfriamiento por hora ( $\Delta T h^{-1} < 0$ , Enf) y la suma cumulativa del calentamiento por hora ( $\Delta T h^{-1} > 0$ , Cal) por un mes antes del periodo de muestreo, con <i>Pocillopora</i> spp por sitio.....	19
10. Coeficientes de correlación lineales de Pearson (R), al cuadrado ( $R^2$ ), y estadístico p de la regresión lineal de la Media, el Máximo (Max) y el Mínimo (Min) de la temperatura un mes antes de cada muestreo con la cobertura de <i>Acanthaster</i> spp por sitio. ....	19
11. Coeficientes de correlación lineales de Pearson (R), al cuadrado ( $R^2$ ), y estadístico p de la desviación estándar (D.S.) de la temperatura y el cambio absoluto de la temperatura por hora	

- ( $|\Delta T h^{-1}|$ ) promedio, de un mes antes de cada muestreo, con la cobertura de *Acanthaster spp* por sitio. .... 20
12. Coeficientes de correlación lineales de Pearson (R), al cuadrado ( $R^2$ ), y estadístico p de la suma acumulativa del enfriamiento por hora ( $\Delta T h^{-1} < 0$ , Enf) y la suma acumulativa del calentamiento por hora ( $\Delta T h^{-1} > 0$ , Cal), por un mes antes del periodo de muestreo, con *Acanthaster spp* por sitio. .... 20
13. Valor R,  $R^2$  y estadístico p de las regresiones múltiples de la Media, Máximo (Max) o Mínimo (Min) de temperatura y *Acanthaster spp*, con *Pocillopora spp*. .... 21
14. Valor R,  $R^2$  y estadístico p de las regresiones múltiples de la desviación estándar (D.S.) de la temperatura y el cambio absoluto de la temperatura por hora ( $|\Delta T h^{-1}|$ ) promedio, de un mes antes de cada muestreo y *Acanthaster spp*, con *Pocillopora spp*. .... 22
15. Valor R,  $R^2$  y estadístico p de las regresiones múltiples de la suma acumulativa del enfriamiento por hora ( $\Delta T h^{-1} < 0$ , Enf) y la suma acumulativa del calentamiento por hora ( $\Delta T h^{-1} > 0$ , Cal) por un mes antes del periodo de muestreo y *Acanthaster spp*, con *Pocillopora spp*. .... 22

## Capítulo 1. Introducción

---

Uno de los impactos más estudiados en los ecosistemas de los arrecifes de coral es el impacto por estrés térmico, en el cual, los corales expulsan sus endosimbiontes zooxantelas, pasando efectos de blanqueamiento que puede ser mortales para el coral (Williams Jr and Bunkley-Williams, 1990). Sin embargo, algunos coralívoros típicos de estos ecosistemas también son modulados por temperatura resultando en impactos complejos en su dinámica (De'ath and Moran, 1998). Por ejemplo, el voraz coralívoro, la estrella corona de espinas, *Acanthaster* spp (ASP), es conocida por formar brotes dañinos en ambientes tropicales causando mortalidades masivas de corales, incrementando su intensidad de depredación en épocas cálidas (De'ath and Moran, 1998; Lang et al., 2022). En las últimas décadas, se han documentado invasiones episódicas de esta estrella en algunos ambientes coralinas del Golfo de California, el límite norte de distribución de corales escleractineos en el hemisferio norte, pero no se han investigado relaciones entre estas invasiones, la cobertura de coral con la temperatura del agua como factor modulante, como en otras regiones del mundo (Glynn, 1974; Reyes-Bonilla and Calderon-Aguilera, 1999). En esta tesis, se aprovechó un monitoreo estacional de macroinvertebrados en varios sitios del área de La Paz, Baja California Sur, desde 2017 a 2019, para explorar la relación entre la densidad poblacional de la estrella coralívoro *Acanthaster* y la cobertura del coral más común en el Golfo de California, *Pocillopora*, así como la influencia de las temperaturas de la columna de agua tomadas *in situ* en esta relación.

### 1.1 Antecedentes

Los corales escleractineos son invertebrados del phylum Cnidaria que secretan un esqueleto de carbonato de calcio y crean estructuras complejas conocidas como arrecifes coralinos (Reyes et al., 2010; Rodríguez-Hinojal, 2015). Contienen en su tejido blando endosimbiontes llamados zooxantelas las cuales por medio de la fotosíntesis proveen energía a la colonia de pólipos (Hernández et al., 2010; Reyes et al., 2010; Rodríguez-Hinojal, 2015). Los corales escleractineos proporcionan servicios ecosistémicos importantes como protección costera, almacenamiento de carbono y zonas de crianza, y también son conocidos por su valor turístico lo cual genera un alto ingreso económico en sus comunidades aledañas (Reyes et al., 2010; Rodríguez-Hinojal, 2015; Hoeksema, 2017). Al construir zonas de refugio para una comunidad de macroinvertebrados y peces asociados, como los asteroideos y gasterópodos, los corales escleractineos se consideran bioingenieros importantes (Herrero-Pérezrul, 2008).

Los corales escleractineos son afectados por varios factores, incluyendo el impacto físico por huracanes (Harmeli-Vivien, 1994) e impactos tróficos por pesca (Burt et al., 2012; Morello et al., 2014; Dios y Sotto, 2015; Rodríguez-Hinojal, 2015; Kahng et al., 2017). Sin embargo, uno de los impactos más estudiados en los corales escleractineos es el impacto por estrés térmico que ocurre cuando los corales expulsan sus endosimbiontes zooxantelas, pierden su pigmentación y ocurre el blanqueamiento. El estrés térmico puede resultar en un daño no reversible que es mortal en algunos casos (Williams Jr y Bunkley-Williams, 1990; Reyes-Bonilla, 2001; LaJeunesse et al., 2007; McClanahan et al., 2007; Carilli et al., 2012; Paz-García et al., 2012) y esto lleva a cambios en la comunidad macrobentónica asociada (Hernández et al., 2010). El estrés térmico también puede aumentar la actividad de algunos coralívoros que se alimentan del coral estresado provocando impactos complejos en la dinámica de estos ecosistemas (Keesing y Lucas, 1992; De'ath y Moran, 1998; Booth, 2011).

Un ejemplo es el género *Acanthaster* (Gervais, 1841), la estrella corona de espinas (clase Asteroidea, familia *Acanthasteridae*), conocida por su voracidad (capaz de alimentarse de 500 cm<sup>2</sup>día<sup>-1</sup> de coral según Keesing y Lucas en 1992), que puede llevar a mortalidades masivas en arrecifes de coral (Done, 1987; Keesing y Lucas, 1992). Esta estrella se alimenta de un amplio rango de especies de coral y presenta un comportamiento gregario cuando hay un aumento en las temperaturas y en periodos de lluvia (Birkely, 1982; Lawrence, 2013), además de aumentar al doble su tasa de alimentación en épocas de calor (Keesing y Lucas, 1992). También tiene preferencia por coral estresado, por ejemplo, por blanqueamiento, al punto que puede ignorar en su totalidad el coral sano, aunque sea más abundante y cercano (Booth, 2011). En combinación, todo esto sugiere la existencia de una modulación térmica compleja en la coralivoría, tanto en forma directa en la actividad depredadora y en forma indirecta por el daño térmico al coral haciéndolo más vulnerable a depredación.

Desde las 60's, se han registrado brotes masivos ( $>0.04$  ind m<sup>-2</sup>) de la estrella de mar corona de espinas, *Acanthaster*, provocando grandes mortalidades en corales escleractineos (Pearson y Endean, 1969). En el arrecife de la Gran Barrera de Australia, densidades mayores a 1500 ind km<sup>-2</sup> (0.0015 ind m<sup>-2</sup>) resultan en brotes nocivos (Moran y De'ath, 1992), y se presentó una mortandad de 55% del coral en Papua Nueva Guinea con densidades de 162 ind ha<sup>-1</sup> (0.0162 ind m<sup>-2</sup>)(Pratchett et al., 2009). Desde los 70', se ha documentado la presencia de esta estrella en aguas mexicanas del Golfo de California, sin embargo, no habían causado cambios significantes en la cobertura coralina del área hasta el brote ocurrido en 2018 (Glynn, 1974; Reyes-Bonilla y Calderon-Aguilera, 1999; Rodríguez-Villalobos et al., 2021)

Los corales escleractineos del género *Pocillopora* se distribuyen desde el Indo-Pacífico hasta el Pacífico Tropical Oriental (Wicks et al., 2010; Campos Vázquez, 2014) y son los corales escleractineos predominantes del Golfo de California (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 2009; Campos Vázquez, 2014). En la Bahía de La Paz, la bahía más grande del Golfo de California, los corales del género *Pocillopora* proveen una cobertura coralina promedio de 15% con un índice de diversidad muy alto (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 2009), resaltando la comunidad de macroinvertebrados como macrofauna bentónica asociada (González-Medina et al., 2006). Entre 2008 y 2009, se reportaron avistamientos de estrellas de mar alimentándose del coral en el área de La Paz, con tallas promedio de  $18.23 \pm 0.21$  cm de diámetro de su disco central y tallas máximas de 36 cm con una preferencia alimentaria hacia corales del género *Pocillopora* (Hernández-Morales et al., 2021). En 2018, se reportó un brote de *Acanthaster* con una densidad promedio de  $607 \text{ ind ha}^{-1}$  ( $0.06 \text{ ind m}^{-2}$ ) con máximas arriba de  $800 \text{ ind ha}^{-1}$  ( $0.08 \text{ ind m}^{-2}$ ), causando mortalidades de hasta 88% de fragmentos plantados como parte de un programa de restauración del coral y pérdidas de  $25 \text{ m}^2$  de cobertura de coral en 81 días (Martínez-Sarabia y Reyes-Bonilla, 2021; Rodríguez-Villalobos y Ayala-Bocos, 2021). Las densidades reportadas en Bahía de La Paz para 2018 son muy superiores a lo reportado por un umbral de brote dañino, sin embargo, no se ha investigado la escala espacial del impacto en la cobertura coralina del brote de 2018 en otras áreas de la Bahía de La Paz, ni su relación con condiciones ambientales, como en otras regiones del mundo.

## 1.2 Justificación

*Acanthaster* es un asteroideo invasor conocido por su capacidad de formar brotes masivos y dañar severamente la cobertura coralina. Globalmente, durante el verano, las aguas cálidas coinciden con un comportamiento gregario en esta estrella, además de que la elevación de la temperatura puede producir estrés en el coral y hacerlo más vulnerable hacia la depredación. En las últimas décadas, esta estrella ha aumentado su distribución y abundancia dentro del Pacífico Tropical Mexicano, extendiéndose hasta La Paz en el Golfo de California. Sin embargo, la literatura carece de información acerca de su distribución espacial, su impacto en los corales, y su dinámica con respecto a la temperatura del ambiente, durante brotes eventuales.

El proyecto CRIW (Coral Reef Internal Waves), una colaboración entre UC MEXUS y CONACYT, permitió el monitoreo de varios sitios en el área de Bahía de La Paz donde se obtuvieron datos de temperatura de alta frecuencia en la columna de agua en comunidades coralinas, porcentaje de cobertura coralina y conteos de macroinvertebrados desde 2017 a 2019, periodo abarcando el brote eventual por *Acanthaster* en el Golfo de California del 2018. Para este estudio, se utilizaron tres sitios donde se registró la presencia de *Acanthaster* spp (Martínez-Sarabia y Reyes-Bonilla, 2021; Rodríguez-Villalobos y Ayala-Bocos, 2021). Los datos del monitoreo del proyecto CRIW proveen una oportunidad de investigar la relación entre *Acanthaster* spp y *Pocillopora* spp en forma espacio temporal y además permite explorar la modulación de su relación por los cambios de alta frecuencia de la temperatura de la columna de agua de cada comunidad coralina, ya que datos de temperatura de alta frecuencia *in situ* son raramente disponibles pero son críticos para entender la dinámica de ecosistemas, especialmente en arrecifes coralinos (Wyatt et al., 2020).



**Figura 1.** Sitios de estudio en la Bahía de La Paz y en la Isla Espíritu Santo: Corralito, Bajo Swanny y Punta Diablo.

### 1.3 Hipótesis

Existe una relación inversa entre la cobertura de *Pocillopora* spp y la densidad de la estrella del mar corona de espinas, *Acanthaster* spp, la cual será más estrecha en sitios con temperaturas *in situ* más altos.

### 1.4 Objetivos

#### 1.4.1 Objetivo general

Analizar la relación espacio temporal entre la densidad de *Acanthaster* spp y la cobertura de coral de *Pocillopora* spp y explorar cómo se impacta la misma por la temperatura.

#### 1.4.2 Objetivos específicos

Con datos del monitoreo de proyecto CRIW de 2017 al 2019, en los tres sitios de muestro alrededor de la Bahía de La Paz:

- Caracterizar y comparar los rangos típicos datos de la temperatura *in situ* en las diferentes estaciones de muestreo.
- Analizar los patrones estacionales y espaciales de la densidad de *Acanthaster* spp y la cobertura coralina de *Pocillopora* spp.
- Explorar la correlación entre la densidad de *Acanthaster* spp y la cobertura de coral de *Pocillopora* spp en conjunto con los resultados de la caracterización de la temperatura del ambiente coralino de cada sitio.

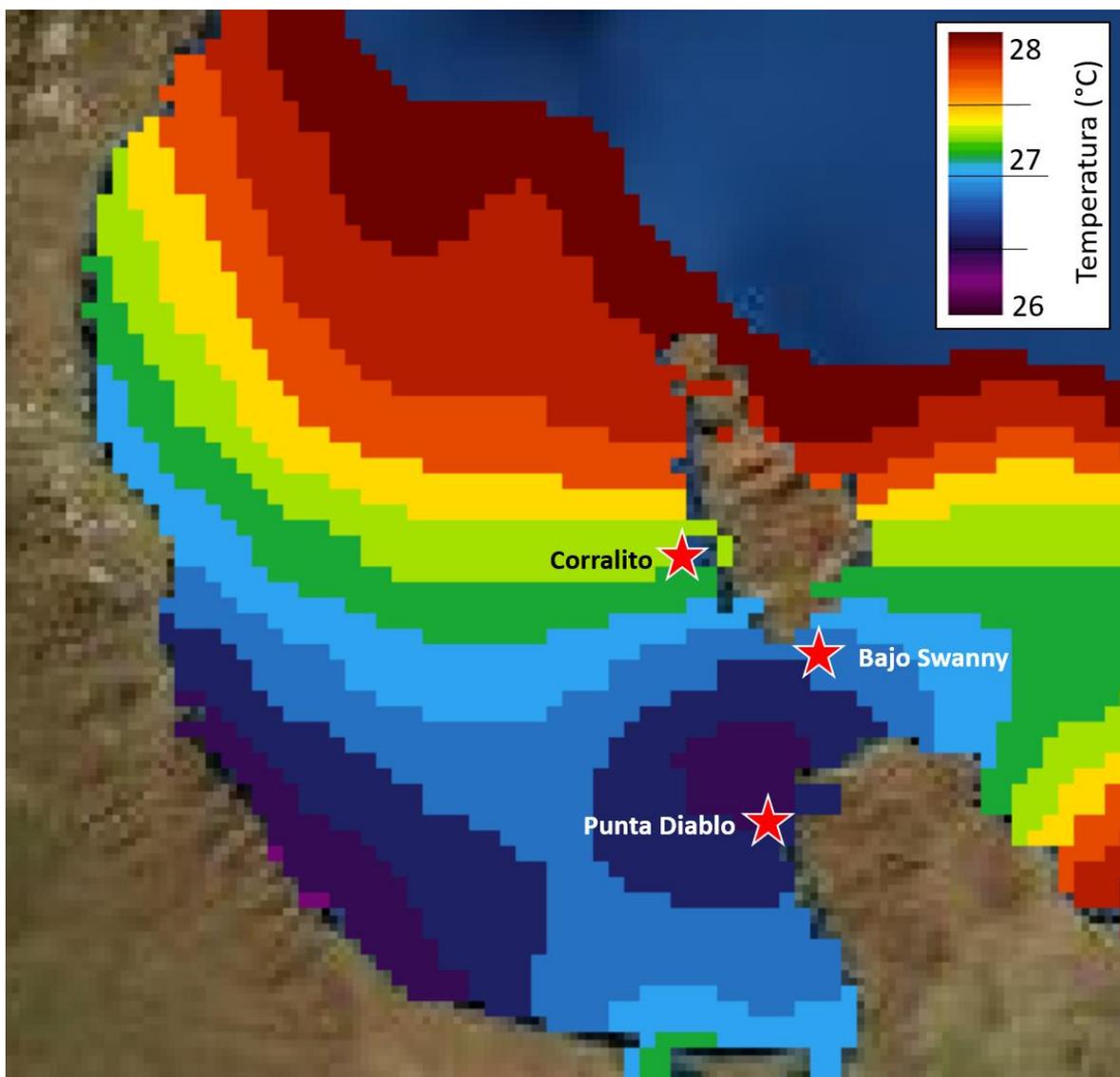
## Capítulo 2. Metodología

---

### 2.1 Área de estudio

La Bahía de La Paz ( $24^{\circ}46'$ -  $24^{\circ}07'N$  y  $110^{\circ} 38'$ - $110^{\circ} 18' W$ ) está localizada en la parte sureste de la Península de Baja California, con alta variabilidad espacio temporal en su oceanografía. Es el cuerpo costero más grande y profundo del Golfo de California con dimensiones de 80 km de largo, 35 km de ancho y una profundidad máxima superior a los 350 m en el centro (Obeso-Nieblas et al., 2008). El sur de la bahía es un área de aguas someras (<50m), con un régimen de marea semidiurno, la cual es influenciada por procesos de mesoescala que ocurren en el sur del Golfo de California además de otros procesos forzados por vientos, flujo de entrada de agua en la boca, mareas, así como por fenómenos de escala global como el ENSO (Obeso-Nieblas et al., 2008; Campos Vázquez, 2014; Gally et al., 2019). El Bajo de Espíritu Santo (localizado al norte de la isla con el mismo nombre) es conocido por su topografía que intensifica las mareas durante ráfagas de viento en el área, creando corrientes que modifican la estructura vertical en diferentes zonas de la Bahía de La Paz (Trasviña-Castro et al., 2003).

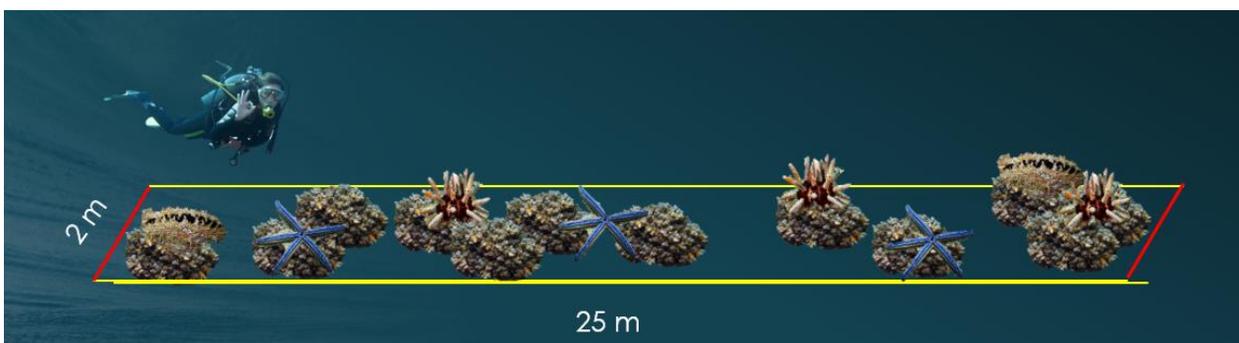
Este estudio se enfocó en tres sitios (Fig. 1) con condiciones contrastantes entre ellos (Fig. 2). El sitio de Corralito, ubicado al lado suroeste de la Isla Espíritu Santo, es una bahía protegida con temperaturas más cálidas y menos intercambio de agua, presenta parches coralinos con fondo rocoso (Martínez-Sarabia y Reyes-Bonilla, 2021; Rodríguez-Villalobos y Ayala-Bocos, 2021), muestreados para este estudio entre 2.5 y 6.5 m de profundidad. El sitio Bajo Swanny, ubicado al lado norte del Canal de San Lorenzo, es un sitio con mucho intercambio de agua con profundidades superiores a los 9 metros (Monteforte y Carino, 1992; Martínez-Sarabia y Reyes-Bonilla, 2021), aunque con la comunidad coralina considerada en este estudio se localizó entre 2.3 a 7.5 m de profundidad. Y el sitio Punta Diablo, ubicado más cercano a la ciudad de La Paz, cerca de Pichilingue, tiene surgencias en verano y profundidades de hasta 5 metros (Campos Vázquez, 2014; Martínez-Sarabia y Reyes-Bonilla, 2021), muestreando la comunidad coralina en este estudio contenida entre 2 y 5 m de profundidad.



**Figura 2.** Mapa de temperatura superficial del 11 de julio de 2018 y la localización de los sitios de estudio (JPL MUR MEaSURES Project, 2017).

## 2.2 Censos biológicos

Mediante buceo autónomo se realizaron un mínimo de cinco transectos de banda sobre un área de 25 m de longitud por 2m de ancho (Figura 6) a distintas profundidades en cada sitio en áreas donde la cobertura de coral excedió por lo menos 10% estacionalmente (noviembre 2017, marzo 2018, julio 2018, octubre 2018 y enero 2019). Se realizaron conteos de *Acanthaster* spp por transecto y se normalizó a una densidad por metro cuadrado (Ecuación 1). Por medio del protocolo Uniform Point Count (UPC) se obtuvo el porcentaje de cobertura coralina (Ecuación 2) de *Pocillopora* spp, tomando 50 puntos dentro del transecto (Shuman, 2007) (Fig. 3).



**Figura 3.** Ejemplo de un transecto para censos biológicos.

$$\text{Densidad en ind. m}^{-2} = \frac{\text{numero de conteos por transecto}}{\text{área del transecto (50 m)}} \quad (1)$$

$$\% \text{ de cobertura coralina} = \left( \frac{\text{numero de puntos donde aparece el coral}}{\text{total de puntos}} \right) * 100 \quad (2)$$

### 2.3 Monitoreo de temperatura.

Se colocaron anclajes en cada sitio con medidores de temperatura Hobo Onset v2 (Onset Computer Corp, Bourne Mass, USA), programados para medir cada 5 minutos a distintas profundidades (Tabla 1) de la columna de agua (Tabla 1) para caracterizar la temperatura de la columna de agua de cada comunidad coralina.

**Tabla 1.** Profundidad de los termistores colocados en cada sitio.

Sitio	0 mab	1 mab	2 mab	3 mab	4 mab	6 mab
Corralito	x	x	x	x	x	
Swany	x	x	x	x	x	x
Punta Diablo	x	x	x	x		

\*Se colocaron líneas desde al fondo (mab, metros sobre el fondo por sus siglas en inglés) donde la profundidad lo permitía en cada sitio

## 2.4 Análisis de datos

Los análisis estadísticos se realizaron a través del programa estadístico R versión 4.1.0 mediante el complemento RStudio (R Core Team, 2019) y Statistica v. 12.5 (SysSoft Inc.).

### 2.4.1 Caracterización de la temperatura *in situ*

Usando los datos de temperatura de la serie tomada a 3 m arriba del fondo de cada sitio (siendo la serie más continua y con mayor longitud disponible para todos los sitios), se aplicó un filtro de media móvil de dos horas para reducir la variabilidad de muy alta frecuencia (Lim, 2022). Luego se calcularon los siguientes estadísticos como parte de la caracterización estacional de la temperatura *in situ* para un periodo de un mes antes de cada monitoreo biológico para cada sitio: la máxima, la mínima, el promedio, y la desviación estándar (D.S.). Además, se calculó el cambio de la temperatura cada hora (Ecuación 3) y se realizó una nueva serie de estos cambios positivos (calentamiento en una hora) y negativos (enfriamiento en una hora) por el periodo de un mes antes de cada periodo. Con esta nueva serie, se realizó por el mes antes de cada monitoreo y para cada sitio: 1) la sumatoria de los cambios negativos de temperatura por hora (Enfriamiento o  $\Delta T \text{ h}^{-1} < 0$ ,  $^{\circ}\text{C h}^{-1}$ ) y de los cambios positivos de temperatura por hora (Calentamiento o  $\Delta T \text{ h}^{-1} > 0$ ,  $^{\circ}\text{C h}^{-1}$ ), y 2) el promedio de los cambios absolutos de temperatura absoluto por hora (Ecuación 4) ( $|\Delta T \text{ h}^{-1}|$ ;  $^{\circ}\text{C h}^{-1}$ ) (Ladah et al., 2012).

$$\Delta T \text{ h}^{-1} = T(X_{i+11}) - T(X_i) \quad (3)$$

\*Siendo que los datos se midieron cada 5 min, en una hora hay 12 mediciones.

### 2.4.2 Cobertura coralina y densidad poblacional de *Acanthaster* spp.

Para analizar los cambios significativos en tiempo y espacio de los promedios de la cobertura de coral y la densidad de la estrella, se usó una prueba Análisis de Varianza o ANOVA de dos vías (con los factores de sitio y estación del año) con un  $\alpha=0.05$  (Zar, 1995), posterior al análisis de cumplimiento de supuestos (homogeneidad de varianzas con una prueba Cochran y normalidad con Shapiro-Wilks) (McConnico et al. 2017). Se realizó la transformación de raíz cuadrada de la densidad poblacional de *Acanthaster* spp para cumplir con el supuesto de homocedasticidad (Hector, 2015).

En el Análisis de Varianza o ANOVA por sus siglas en inglés, obtendremos los siguientes estadísticos para la interpretación de resultados: SS (suma de cuadrados por sus siglas en inglés), DF (grados de libertad por sus siglas en inglés), MS (media cuadrática por sus siglas en inglés), F (Valor de Fisher), p (probabilidad) (Navidi, 2006; Celis de la Rosa y Labrada Martagón, 2014).

De acuerdo a Navidi (2006) y Celis de la Rosa y Labrada Martagón (2014) podemos describir de la siguiente forma los estadísticos obtenidos para una ANOVA:

La suma de cuadrados es una medida de variación donde cada término dentro de esta implica la distancia de las medias de cada una de nuestras clases a la gran media de todos nuestros datos. En el caso del Error muestra la diferencia de la suma de cuadrados de todas nuestras observaciones menos la suma de cuadrados de los factores evaluados. Los grados de libertad (n-1) donde n es el número de clases en cada factor. En el caso del Error queda N-k, siendo N el total de observaciones en el estudio y k la suma de los grados de libertad de cada factor evaluado. La media cuadrática es la división de la suma de cuadrados de cada factor entre sus grados de libertad. Esto aplica de igual manera para el error.

El valor de Fisher es producto de la prueba exacta de Fisher que evalúa si se cumple la hipótesis nula de que todos los grupos o clases dentro de nuestro factor son similares. Esto se obtiene de la división entre la media cuadrática del factor y la media cuadrática del error. En caso de que supere el valor crítico de la distribución de Fisher (cuando  $p < 0.05$ ) usando los grados de libertad del factor (n-1) y los grados de libertad del error (N-k) como numerador y denominador respectivamente; se define si se acepta o rechaza la hipótesis nula. En caso que se rechace la hipótesis nula el valor p obtenido de la prueba exacta de Fisher será menor a 0.05. La manera en que evaluaremos con nuestras ANOVAs de dos vías es observando si el factor periodo de muestreo, sitio o la Interacción entre ambos (periodo de muestreo\*sitio) presenta diferencias significativas en alguna de nuestras variables biológicas.

### **2.4.3 Relación entre *Acanthaster* spp y *Pocillopora* spp**

Se realizaron regresiones lineales entre las densidades estacionales de *Acanthaster* spp como variable independiente y las coberturas estacionales de *Pocillopora* spp como variable dependiente por cada sitio, donde se calculó el coeficiente de correlación de Pearson (R) utilizando el programa Statistica v. 12.5 (SysSoft Inc.).

#### **2.4.4 Relación entre el régimen de temperatura y las variables biológicas.**

Se realizaron regresiones lineales entre los estadísticos estacionales de la caracterización de la temperatura como variables independientes y las variables biológicas estacionales (densidad poblacional de *Acanthaster* spp y el porcentaje de cobertura de *Pocillopora* spp) como variables dependientes por cada sitio, donde se calculó el coeficiente de correlación de Pearson (R) utilizando el programa Statistica v. 12.5 (SysSoft Inc.).

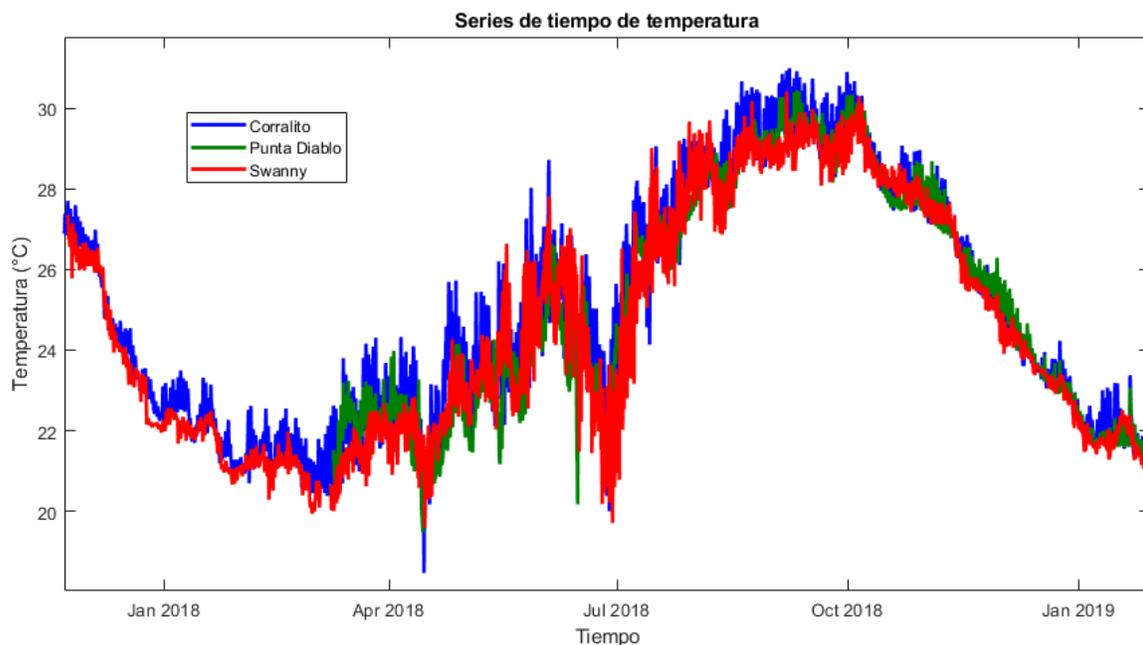
#### **2.4.5 Modulación por características termales.**

Para evaluar si los estadísticos de la temperatura caracterizada por cada sitio modulaban las relaciones previamente vistas entre *Acanthaster* spp y *Pocillopora* spp en cada sitio, se realizaron regresiones múltiples usando como variables múltiples independientes los estadísticos de temperatura y la densidad poblacional de *Acanthaster* spp, y el porcentaje de cobertura de *Pocillopora* spp como variable dependiente para cada sitio, utilizando el programa Statistica v. 12.5 (SysSoft Inc.).

## Capítulo 3. Resultados

### 3.1 Caracterización de la de temperatura en cada sitio

La temperatura de la columna de agua de los tres sitios mostró el mismo patrón en general, con un descenso de temperatura y con poca variabilidad en invierno, temperaturas frías y más variables en primavera, y calentamiento en verano y gran parte de otoño. También se nota un impacto por el paso del huracán Bud del 12 al 15 de junio del 2018, con un enfriamiento abrupto que alcanzó más de 4°C y duró alrededor de dos semanas en los tres sitios de estudio (Fig. 4).



**Figura 4.** Series de tiempo de la temperatura (pasado por un filtro de media móvil de 2-hr) tomada a 3 metros sobre el fondo del ambiente coralino para de los tres sitios de estudio: Corralito (línea azul), Punta Diablo (línea verde) y Bajo Swanny (línea roja).

El sitio de Corralito mostro temperaturas más calientes mientras que el sitio de Bajo Swanny fue el más frío (Fig. 4, Tabla 2). Se registró un incremento en la variabilidad de la temperatura en la temporada de julio 2018 en general en todos los sitios, temporada en que la Bajo Swanny mostró la mayor variabilidad con una desviación estándar de  $\pm 1.71^{\circ}\text{C}$  (Tabla 2). El promedio de los cambios absolutos de temperatura de alta frecuencia ( $|\Delta T \text{ h}^{-1}|$  promedio) fueron hasta dos a tres veces mayores en julio 2018 que otros periodos y en el sitio de Corralito, se registraron mayores eventos de calentamiento que enfriamiento en los periodos de marzo y julio 2018 (Tabla 3).

**Tabla 2.** Caracterización del régimen de temperatura por sitios y periodo de muestreo un mes antes de cada muestreo.

Sitio	Tiempo (Año_mes)	Promedio	Máximo	Mínimo	D.S.	$ \Delta T \text{ h}^{-1} $ Promedio
Corralito	2018_03	21.38	22.62	20.27	0.45	0.08
Corralito	2018_07	24.59	28.21	20	1.67	0.18
Corralito	2018_10	28.96	30.91	27.47	0.82	0.07
Corralito	2019_01	21.99	23.38	21.22	0.4	0.07
Bajo Swanny	2018_03	21	21.98	19.95	0.44	0.05
Bajo Swanny	2018_07	23.77	27.44	19.71	1.71	0.22
Bajo Swanny	2018_10	28.75	30.29	27.79	0.61	0.07
Bajo Swanny	2019_01	21.66	22.52	20.56	0.4	0.05
Punta Diablo	2018_07	24.17	27.12	20.17	1.58	0.1
Punta Diablo	2018_10	28.79	30.35	27.46	0.87	0.04
Punta Diablo	2019_01	21.75	23.07	21.2	0.26	0.03

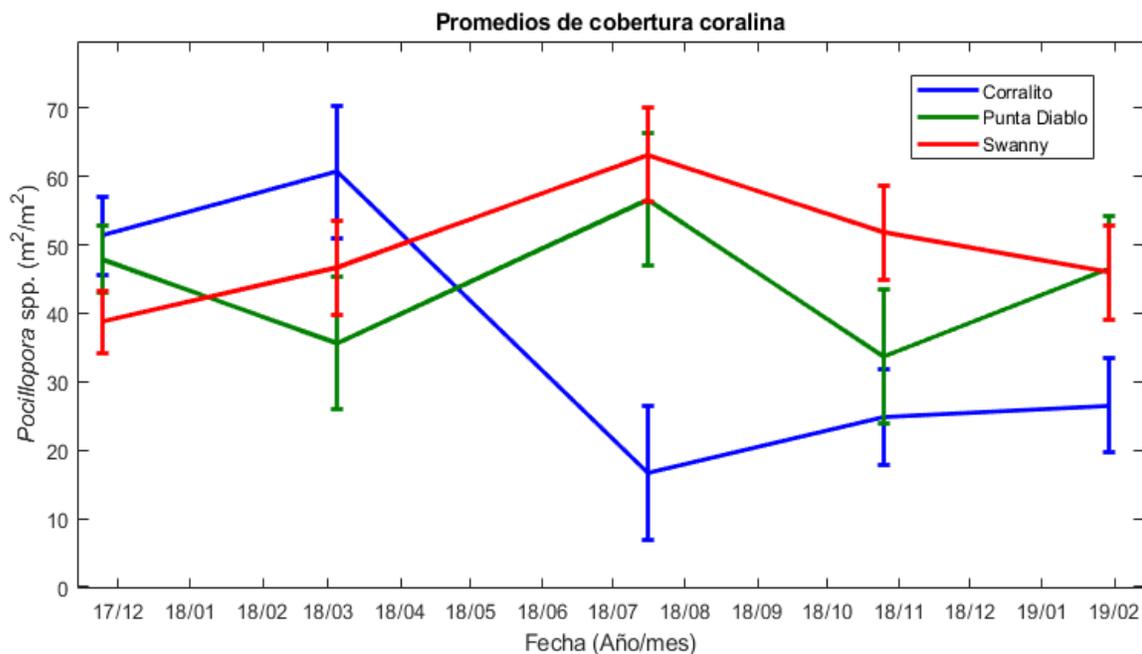
**Tabla 3.** Suma acumulativa de eventos de calentamiento ( $\Delta T \text{ h}^{-1} > 0$ ) y enfriamiento ( $\Delta T \text{ h}^{-1} < 0$ ) por para cada sitios y periodo de muestreo por durante el mes antes de observaciones anterior a cada muestreo.

Sitio	Tiempo (Año_mes)	Enfriamiento	Calentamiento
Corralito	2018_03	-328.53	330.02
Corralito	2018_07	-795.64	815.02
Corralito	2018_10	-316.99	306.93
Corralito	2019_01	-317.27	309.05
Swanny	2018_03	-177.63	171.30
Swanny	2018_07	-975.76	964.802
Swanny	2018_10	-316.43	309.45
Bajo Swanny	2019_01	-145.03	134.48
Punta Diablo	2018_07	-428.19	448.75
Punta Diablo	2018_10	-170.30	155.04
Punta Diablo	2019_01	-139.45	128.14

\*Se muestran en rojo periodos cuando se observó mayor calentamiento que enfriamiento

### 3.2 Porcentaje de cobertura de *Pocillopora* spp

Durante el periodo de estudio, la cobertura de *Pocillopora* spp tenía un rango desde 17 a 63 %. En el sitio de Corralito, la cobertura fue más variable y cambiante durante el estudio mientras que en los otros dos sitios, Bajo Swanny y Punta Diablo, fue más estable (Fig. 5). La Tabla 4 muestra un efecto significativo en la interacción entre los factores de sitio y periodo de muestreo en el análisis de la ANOVA. Se mostró un descenso significativo en julio 2018 hasta tener solo 16.6 % de cobertura del coral en el sitio Corralito, con la menor cobertura de todo el muestreo en todos los sitios, donde se mantuvo significativamente reducido por el resto del muestreo. Contrario al sitio de Corralito, en el sitio de Bajo Swanny se mostró significativamente mayor cobertura alcanzando arriba de 63.16% en este periodo.



**Figura 5.** Promedio y error estándar de la cobertura de *Pocillopora* spp por sitios y periodo de muestreo: Corralito (línea azul), Punta Diablo (línea verde), y Swanny (línea roja).

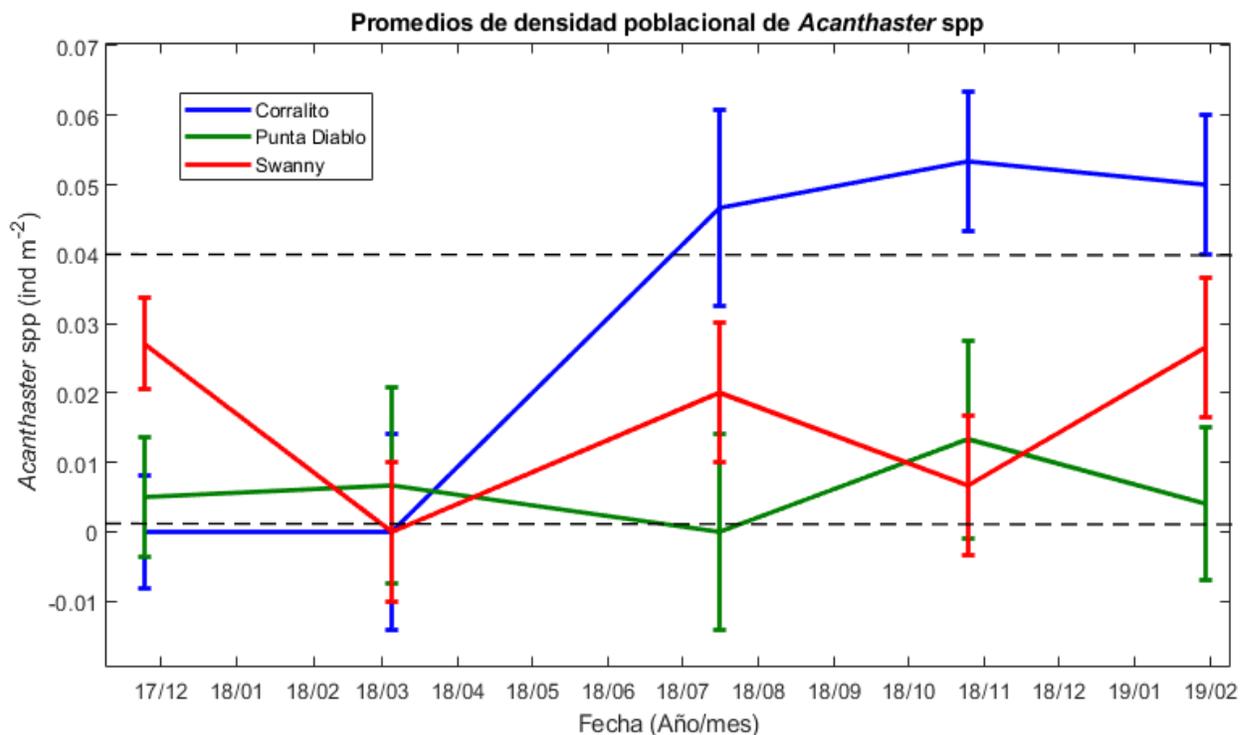
**Tabla 4.** ANOVA de dos vías con efecto de los factores de periodo de muestreo y sitio en la cobertura de *Pocillopora* spp. Siendo SS (suma de cuadrados), DF (grados de libertad), MS (media cuadrática), F (Valor de Fisher), p (estadística p, probabilidad).

Factor	SS	DF	MS	F	p
Periodo de muestreo (Pm)	1293	4	323	1.13	0.35
Sitio (S)	2388	2	1194	4.18	0.019*
Interacción (Pm*S)	8873	8	1109	3.88	< 0.001***
Error	21715	76	286		

\*Se marca en rojo y \* (\*<0.05, \*\*<0.01 y \*\*\*<0.001) los factores con valores p significativos (p < 0.05).

### 3.3 Densidad poblacional de *Acanthaster* spp

Durante el periodo de estudio, la densidad de *Acanthaster* spp tenía un rango desde 0 a 0.053 ind m<sup>-2</sup>. En el sitio de Corralito, la densidad fue muy variable, con un aumento significativo en julio 2018 que duro hasta el final del estudio, mientras que en el sitio de Bajo Swanny la densidad de *Acanthaster* mostró incrementos eventuales y en Punta Diablo se mantuvo baja y estable (Fig. 6). Se encontró un efecto significativo en la interacción entre los factores de sitio y periodo de muestro (Tabla 5), donde en el sitio de Punta Diablo se observaron las densidades más bajas de los tres sitios, las cuales rebasaban la mayoría del tiempo el umbral menor conocido para un brote de *Acanthaster* spp (Moran y De'ath, 1992) (0.0015 ind m<sup>-2</sup>) llegando hasta 0.013 ind m<sup>-2</sup> en noviembre 2018. Bajo Swanny también presentó densidades superiores a este umbral menor salvo en marzo 2018 y picos de densidad llegando hasta 0.027 ind m<sup>-2</sup> en noviembre 2017 y enero 2019. Sin embargo, en el sitio de Corralito en el muestreo de julio 2018, se midieron densidades altas y sostenidas por el resto del estudio que sobrepasaban lo que esta conocido como el umbral de un brote masivo (Pearson y Edean, 1969) (0.04 ind m<sup>-2</sup>), llegando hasta 0.053 ind m<sup>-2</sup> a finales de octubre 2018.



**Figura 6.** Promedios y error estándar de la densidad poblacional *Acanthaster* spp: Corralito (línea azul), Punta Diablo (línea verde), y Swanny (línea roja). Se marca con líneas punteadas las densidades límite a partir de las cuales se considera el inicio de consideradas para un brote propuestos por Pearson y Edean, 1969 (0.04 ind m<sup>-2</sup>) y Moran y De'ath, 1992 (0.0015 ind m<sup>-2</sup>).

**Tabla 5.** ANOVA de dos vías con efecto de los factores de periodo de muestreo y sitio en la densidad de *Acanthaster* spp. Siendo SS (suma de cuadrados), DF (grados de libertad), MS (media suma cuadrática), F (Valor de Fisher), p (estadística p, probabilidad).

Factor	SS	DF	MS	F	p
Periodo de muestreo	0.118	4	0.029	3.92	0.005**
Sitio	0.066	2	0.033	4.44	0.015*
Interacción	0.237	8	0.029	3.94	< 0.001***
Error	0.572	76	0.007		

\*Se marca en rojo y \* (\*<0.05, \*\*<0.01 y \*\*\*<0.001) los factores con valores p significativos ( $p < 0.05$ ).

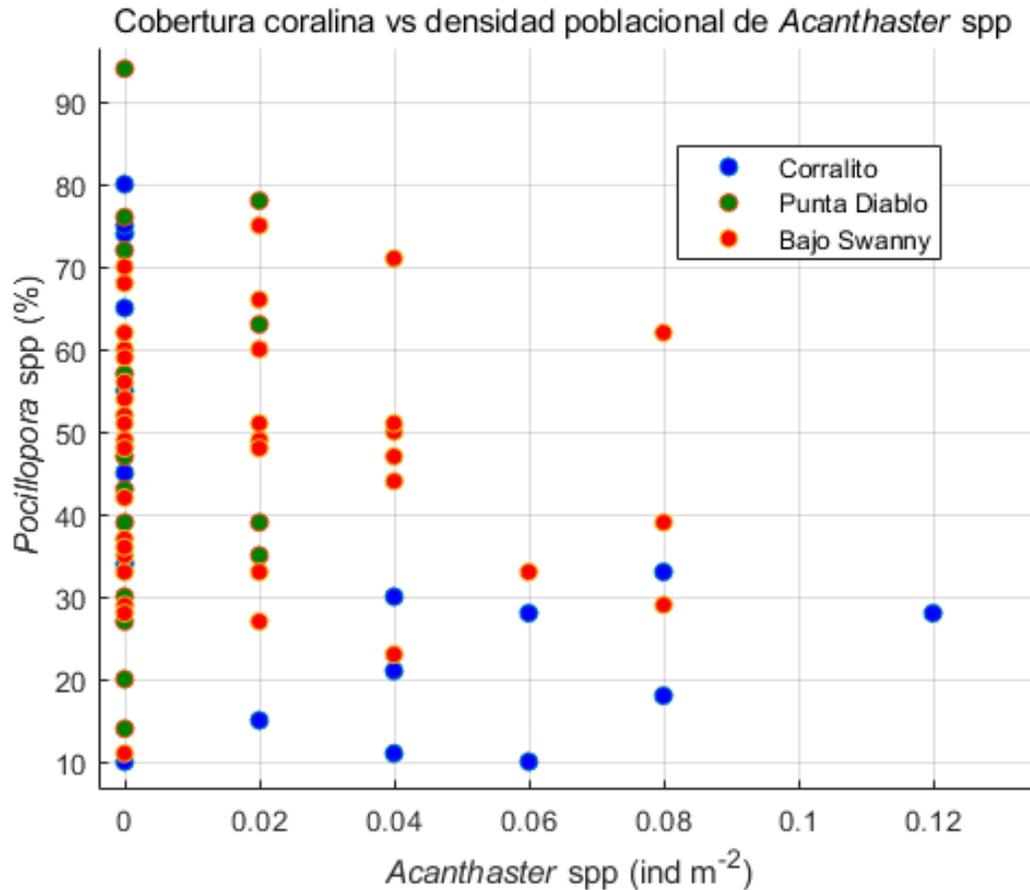
### 3.4 Relación entre *Acanthaster* spp y *Pocillopora* spp

Se observó una relación lineal significativa y negativa entre las densidades de *Acanthaster* spp y la cobertura de *Pocillopora* spp considerando todos los sitios juntos ( $R = -0.26$ ,  $R^2 = 0.07$ ,  $p = 0.01$ ,  $N = 91$  transectos). Con la exploración para cada sitio, se determinó que el sitio de Corralito tenía el mayor peso en la relación, donde para solo este sitio se encontró una relación significativa negativa, explicando casi el 40% de la variabilidad estacional en la cobertura de coral con la densidad de la estrella, sin una relación significativa para los otros dos sitios (Fig. 7, Tabla 6).

**Tabla 6.** Coeficientes de correlación lineales de Pearson (R), al cuadrado ( $R^2$ ), y estadístico p entre la densidad de *Acanthaster* spp y la cobertura de *Pocillopora* spp.

Sitio	R	$R^2$	p
Corralito	-0.63	0.40	0.005**
Punta Diablo	0.23	0.05	0.26
Bajo Swanny	-0.02	0.0004	0.88

\*Se marca en rojo y \* (\*<0.05, \*\*<0.01 y \*\*\*<0.001) los factores con valores p significativos ( $p < 0.05$ ).



**Figura 7.** Densidades de *Acanthaster* spp y cobertura por *Pocillopora* spp para los tres sitios (ver Tabla 6 para los grados de correlación entre las variables).

### 3.5 Relación entre estadísticos de la caracterización de la temperatura y *Pocillopora* spp

Para la comparación entre los datos de los periodos de muestreo de la cobertura de coral de *Pocillopora* spp y los estadísticos de la caracterización de la temperatura del mes anterior al muestreo, se encontraron relaciones significativas solo en el sitio de Bajo Swanny y solo con la variabilidad de la temperatura (la desviación estándar, la tasa de cambio por hora absoluto promediado y las sumatorias del enfriamiento y el calentamiento de alta frecuencia); con todos estos variables teniendo efectos positivos en la cobertura del coral (por ejemplo, a mayor desviación estándar mayor cobertura de coral) (Tabla 7, 8 y 9). En ningún sitio se encontró correlación significativa entre los promedios de temperatura un mes anterior al muestreo y el patrón de la cobertura de coral (Tabla 7).

**Tabla 7.** Coeficientes de correlación lineales de Pearson (R), al cuadrado (R<sup>2</sup>), y estadístico p de la Media, el Máximo (Max) y el Mínimo (Min) de la temperatura, un mes antes de cada muestreo, con la cobertura de *Pocillopora* spp por sitio.

Sitio	R	R <sup>2</sup>	p
Corralito (Media)	-0.32	0.12	0.16
Punta Diablo (Media)	-0.29	0.08	0.38
Bajo Swanny (Media)	0.15	0.02	0.46
Corralito (Max)	-0.40	0.17	0.09
Punta Diablo (Max)	-0.20	0.04	0.53
Bajo Swanny (Max)	0.29	0.08	0.15
Corralito (Min)	-0.21	0.04	0.40
Punta Diablo (Min)	-0.41	0.17	0.20
Bajo Swanny (Min)	-0.03	0.001	0.86

**Tabla 8.** Coeficientes de correlación lineales de Pearson (R), al cuadrado (R<sup>2</sup>), y estadístico p de la desviación estándar (D.S.) de la temperatura y el cambio absoluto de la temperatura por hora ( $|\Delta T h^{-1}|$ ) promedio, de un mes antes de cada muestreo, con la cobertura de *Pocillopora* spp por sitio.

Sitio	R	R <sup>2</sup>	p
Corralito (D.S.)	-0.39	0.15	0.11
Punta Diablo (D.S.)	0.17	0.03	0.59
Bajo Swanny (D.S.)	0.48	0.23	0.01*
Corralito ( $ \Delta T h^{-1} $ )	-0.29	0.09	0.23
Punta Diablo ( $ \Delta T h^{-1} $ )	0.33	0.10	0.31
Bajo Swanny ( $ \Delta T h^{-1} $ )	0.48	0.23	0.02*

\*Se marca en rojo y \* (\*<0.05, \*\*<0.01 y \*\*\*<0.001) los factores con valores p significativos (p < 0.05).

**Tabla 9.** Coeficientes de correlación lineales de Pearson (R), al cuadrado ( $R^2$ ), y estadístico p de la suma cumulativa del enfriamiento por hora ( $\Delta T h^{-1} < 0$ , Enf) y la suma cumulativa del calentamiento por hora ( $\Delta T h^{-1} > 0$ , Cal) por un mes antes del periodo de muestreo, con *Pocillopora* spp por sitio.

Sitio	R	$R^2$	p
Corralito (Enf)	0.29	0.08	0.22
Punta Diablo(Enf)	-0.31	0.10	0.34
Bajo Swanny (Enf)	-0.48	0.23	0.01*
Corralito (Cal)	-0.28	0.08	0.24
Punta Diablo (Cal)	0.32	0.10	0.32
Bajo Swanny (Cal)	0.48	0.24	0.02*

\*Se marca en rojo y \* (\* $<0.05$ , \*\* $<0.01$  y \*\*\* $<0.001$ ) los factores con valores p significativos ( $p < 0.05$ ).

### 3.6 Relación entre estadísticos de la caracterización de la temperatura y *Acanthaster* spp

Para la comparación entre los datos de los periodos de muestreo de la densidad poblacional de *Acanthaster* spp y los estadísticos de la caracterización de la temperatura del mes anterior al muestreo, no se encontraron diferencias significativas en ninguno de los sitios (Tabla 10, 11 y 12).

**Tabla 10.** Coeficientes de correlación lineales de Pearson (R), al cuadrado ( $R^2$ ), y estadístico p de la regresión lineal de la Media, el Máximo (Max) y el Mínimo (Min) de la temperatura un mes antes de cada muestreo con la cobertura de *Acanthaster* spp por sitio.

Sitio	R	$R^2$	p
Corralito (Media)	0.31	0.09	0.20
Punta Diablo (Media)	0.44	0.19	0.17
Bajo Swanny (Media)	0.03	0.001	0.86
Corralito (Max)	0.35	0.12	0.15
Punta Diablo (Max)	0.35	0.12	0.29
Bajo Swanny (Max)	0.03	0.001	0.85
Corralito (Min)	0.22	0.05	0.36
Punta Diablo (Min)	0.56	0.31	0.07
Bajo Swanny (Min)	0.14	0.02	0.50

**Tabla 11.** Coeficientes de correlación lineales de Pearson (R), al cuadrado ( $R^2$ ), y estadístico p de la desviación estándar (D.S.) de la temperatura y el cambio absoluto de la temperatura por hora ( $|\Delta T h^{-1}|$ ) promedio, de un mes antes de cada muestreo, con la cobertura de *Acanthaster* spp por sitio.

Sitio	R	$R^2$	p
Corralito (D.S.)	0.27	0.07	0.27
Punta Diablo (D.S.)	-0.13	0.02	0.69
Bajo Swanny (D.S.)	0.24	0.06	0.25
Corralito ( $ \Delta T h^{-1} $ )	0.17	0.03	0.49
Punta Diablo ( $ \Delta T h^{-1} $ )	-0.35	0.12	0.29
Bajo Swanny ( $ \Delta T h^{-1} $ )	0.25	0.06	0.23

**Tabla 12.** Coeficientes de correlación lineales de Pearson (R), al cuadrado ( $R^2$ ), y estadístico p de la suma cumulativa del enfriamiento por hora ( $\Delta T h^{-1} < 0$ , Enf) y la suma cumulativa del calentamiento por hora ( $\Delta T h^{-1} > 0$ , Cal), por un mes antes del periodo de muestreo, con *Acanthaster* spp por sitio.

Sitio	R	$R^2$	p
Corralito (Enf)	-0.17	0.03	0.48
Punta Diablo (Enf)	0.33	0.10	0.32
Bajo Swanny (Enf)	-0.23	0.05	0.27
Corralito (Cal)	0.16	0.03	0.51
Punta Diablo (Cal)	-0.33	0.11	0.30
Bajo Swanny (Cal)	0.22	0.05	0.28

### 3.7 Modulación de la relación entre *Acanthaster* spp y *Pocillopora* spp por los estadísticos de la caracterización de la temperatura

En general, en regresiones múltiples, agregando los variables los estadísticos de temperatura, no se mejoró la relación entre la cobertura de *Pocillopora* y la densidad de *Acanthaster* (Tablas 13, 14, y 15). En el sitio de Corralito, único sitio donde la relación ya fue significativamente negativo entre la cobertura de *Pocillopora* y la densidad de *Acanthaster*, cuando se tomó en cuenta el régimen de temperatura en las regresiones múltiples, especialmente las variables los estadísticos de temperatura relacionados con la variabilidad de temperatura como desviación estándar, la relación negativa se acercó a explicó casi 50% de la variabilidad en la cobertura de coral (Tabla 11).

**Tabla 13.** Valor R, R<sup>2</sup> y estadístico p de las regresiones múltiples de la Media, Máximo (Max) o Mínimo (Min) de temperatura y *Acanthaster* spp, con *Pocillopora* spp.

Sitio	Variable dependiente	Variables Independientes	R	R <sup>2</sup>	P
Corralito	<i>Pocillopora</i> spp	Media + <i>Acanthaster</i> spp	-0.66	0.43	0.01*
Punta Diablo	<i>Pocillopora</i> spp	Media + <i>Acanthaster</i> spp	-0.32	0.10	0.64
Bajo Swanny	<i>Pocillopora</i> spp	Media + <i>Acanthaster</i> spp	0.18	0.03	0.69
Corralito	<i>Pocillopora</i> spp	Max + <i>Acanthaster</i> spp	-0.67	0.44	0.01*
Punta Diablo	<i>Pocillopora</i> spp	Max + <i>Acanthaster</i> spp	-0.22	0.04	0.84
Bajo Swanny	<i>Pocillopora</i> spp	Max + <i>Acanthaster</i> spp	0.30	0.09	0.30
Corralito	<i>Pocillopora</i> spp	Min + <i>Acanthaster</i> spp	-0.64	0.41	0.01*
Punta Diablo	<i>Pocillopora</i> spp	Min + <i>Acanthaster</i> spp	-0.50	0.25	0.31
Bajo Swanny	<i>Pocillopora</i> spp	Min + <i>Acanthaster</i> spp	-0.09	0.009	0.19

\*Se marca en rojo y \* (\*<0.05, \*\*<0.01 y \*\*\*<0.001) los factores con valores p significativos (p < 0.05).

**Tabla 14.** Valor R, R<sup>2</sup> y estadístico p de las regresiones múltiples de la desviación estándar (D.S.) de la temperatura y el cambio absoluto de la temperatura por hora ( $|\Delta T h^{-1}|$ ) promedio, de un mes antes de cada muestreo y *Acanthaster* spp, con *Pocillopora* spp.

Sitio	Variable dependiente	Variables Independientes	R	R <sup>2</sup>	P
Corralito	<i>Pocillopora</i> spp	D.S. + <i>Acanthaster</i> spp	-0.68	0.46	0.009**
Punta Diablo	<i>Pocillopora</i> spp	D.S. + <i>Acanthaster</i> spp	0.18	0.03	0.87
Bajo Swanny	<i>Pocillopora</i> spp	D.S. + <i>Acanthaster</i> spp	0.48	0.23	0.06
Corralito	<i>Pocillopora</i> spp	$ \Delta T h^{-1} $ + <i>Acanthaster</i> spp	-0.66	0.44	0.01*
Punta Diablo	<i>Pocillopora</i> spp	$ \Delta T h^{-1} $ + <i>Acanthaster</i> spp	0.35	0.12	0.58
Bajo Swanny	<i>Pocillopora</i> spp	$ \Delta T h^{-1} $ + <i>Acanthaster</i> spp	0.33	0.19	0.06

\*Se marca en rojo y \* (\*<0.05, \*\*<0.01 y \*\*\*<0.001) los factores con valores p significativos ( $p < 0.05$ ).

**Tabla 15.** Valor R, R<sup>2</sup> y estadístico p de las regresiones múltiples de la suma cumulativa del enfriamiento por hora ( $\Delta T h^{-1} < 0$ , Enf) y la suma cumulativa del calentamiento por hora ( $\Delta T h^{-1} > 0$ , Cal) por un mes antes del periodo de muestreo y *Acanthaster* spp, con *Pocillopora* spp.

Sitio	Variable dependiente	Variables Independientes	R	R <sup>2</sup>	P
Corralito	<i>Pocillopora</i> spp	Enf + <i>Acanthaster</i> spp	-0.67	0.44	0.01*
Punta Diablo	<i>Pocillopora</i> spp	Enf + <i>Acanthaster</i> spp	-0.33	0.11	0.62
Bajo Swanny	<i>Pocillopora</i> spp	Enf + <i>Acanthaster</i> spp	0.24	0.05	0.059
Corralito	<i>Pocillopora</i> spp	Cal + <i>Acanthaster</i> spp	-0.67	0.44	0.01*
Punta Diablo	<i>Pocillopora</i> spp	Cal + <i>Acanthaster</i> spp	0.34	0.11	0.60
Bajo Swanny	<i>Pocillopora</i> spp	Cal + <i>Acanthaster</i> spp	0.33	0.19	0.059

\*Se marca en rojo y \* (\*<0.05, \*\*<0.01 y \*\*\*<0.001) los factores con valores p significativos ( $p < 0.05$ ).

## Capítulo 4.      Discusión

---

El voraz coralívoro, la estrella del mar corona de espinas, *Acanthaster* spp, causa brotes dañinos en ambientes tropicales resultando en mortalidades masivas de corales (Done, 1987; Moran y De'ath, 1992; Pratchett et al., 2009), con mayor intensidad en épocas cálidas (Keesing y Lucas, 1992; Booth, 2011). Por ende, se propuso que se encontraría una relación negativa entre sus abundancias estacionales y la cobertura del coral más abundante de la zona del Golfo de California, *Pocillopora* spp, especialmente en sitios más cálidos, abarcando la documentación reciente de poblaciones crecientes de esta estrella en el 2018 en La Paz, Baja California Sur. Con los datos de un monitoreo submarino en esta área desde 2017 a 2019, se logró apoyar esta hipótesis, como en otros partes del mundo con otras especies de coral. Sin embargo, solo se encontró esta relación por el sitio de estudio de Corralito, que fue el sitio más cálido, con mayores eventos de calentamiento que enfriamiento, y no se encontraron relaciones inversas significativas en los otros dos sitios aun habiendo densidades que sobrepasaban el nivel conocido para un brote dañino de la estrella (Moran y De'ath, 1992).

El sitio de estudio (Corralito) donde se encontró la relación estacional inversa entre la densidad de la estrella coralívora, *Acanthaster* spp, y la cobertura del coral más común del Golfo de California, *Pocillopora* spp, fue el sitio donde el asteroideo fue más abundante y donde hubo un abrupto incremento en su presencia entre marzo y junio del 2018. Las densidades de *Acanthaster* spp en el sitio de Corralito excedieron por varias estaciones del muestreo el umbral mayor propuesto por Pearson y Endean en 1969 ( $> 0.04 \text{ ind m}^{-2}$ ) de causar daño significativo para la cobertura coralina, y en algunos transectos del muestreo se documentó, sorprendentemente, una densidad tres veces mayor a este. Sin embargo, en los otros dos sitios, también se excedió este umbral en varios transectos del muestreo, particularmente en el sitio de Bajo Swanny, aunque las densidades de la estrella no se relacionaron en forma significativa con la cobertura de coral *Pocillopora* en este sitio. En otros lugares del mundo, densidades mucho menores al umbral propuesto por Pearson y Endean en 1969 ( $>0.04 \text{ ind m}^{-2}$ ) han causada daño significativo al coral. Por ejemplo, en el arrecife de Gran Barrera de Australia, densidades de *Acanthaster* de  $0.0015 \text{ ind m}^{-2}$  (Moran y De'ath, 1992) y en Papua Nueva Guinea de  $0.0162 \text{ ind m}^{-2}$  (Pratchett et al., 2009) resultan en brotes nocivos. En todos los sitios de estudio de este trabajo, los promedios generales excedieron estos umbrales menores, sin embargo, solo se presentaron relaciones significativas en el sitio Corralito entre estos dos organismos, surgiendo otro tipo de modulación de esta relación en los otros dos sitios cercanos.

De manera general, los tres sitios en este estudio tuvieron patrones estacionales similares en las series de tiempo de temperatura durante el periodo de monitoreo. Por ejemplo, durante el verano de 2018 se observó que la variabilidad de la temperatura aumentaba hasta el triple en los tres sitios del estudio a comparación de las demás temporadas. Esto podría haber sido resultado de un fenómeno externo a la circulación estacional de la bahía como una tormenta tropical (Harmeli-Vivien, 1994; Ibarra-García et al., 2020). Entre el 9 y 15 de junio del 2018, el Huracán Bud recorrió las costas del Pacífico Tropical Mexicano en dirección al Golfo de California arribando el 15 de junio a Bahía de La Paz (Ramírez-Olvera, 2018). Los huracanes y las tormentas tropicales a través de mezcla turbulenta pueden bajar más de 4 °C la temperatura en su ruta, con un posterior calentamiento cuando se estratifica la columna de agua de nuevo, como bien se ha documentado en la Pacífico Mexicano (Ibarra-García et al., 2020; Filonov et al., 2021). Después del enfriamiento inicial medido durante el huracán en los tres sitios del estudio, se midió un aumento de casi 8°C en 15 días en julio 2018, como se esperará cuando se estratifica la columna de agua de nuevo. Se conoce que los efectos de circulación pueden afectar organismos bentónicos en forma particular (Ramírez-Ortiz et al., 2017), en este caso, sería difícil atribuir el incremento de las densidades en ciertos sitios al huracán, ya que este efecto ocurrió en forma general en todos los sitios.

Sin embargo, aun cuando los patrones estacionales de temperatura de la columna de agua en general, y los efectos de huracán en particular fueron similares entre los tres sitios, los promedios de temperatura y especialmente su variabilidad si difirió. Por ejemplo, el sitio Corralito, donde se encontró la relación estacional inversa significativa entre la estrella coralívoro *Acanthaster* y el coral común en el Golfo de California, *Pocillopora*, fue el sitio donde presentó las temperaturas más cálidas durante el estudio, con los promedios y temperaturas máximas más altas y con más eventos de alta frecuencia de calentamiento que enfriamiento. Al contrario, el sitio Bajo Swanny mostro promedios de temperatura mucho menores (en algunos periodos casi 1 °C más fría que el sitio Corralito de promedio mensual) con más eventos de enfriamiento. El sitio de Corralito se encuentra en una zona protegida y es un cuerpo de agua relativamente somero y calmado (Martínez-Sarabia y Reyes-Bonilla, 2021) que se puede calentar muy fácilmente por menos intercambio de agua con estratos más profundos, mientras que el sitio Bajo Swanny se encuentra dentro del canal de San Lorenzo con mayor flujo y presenta las profundidades mayores del estudio (Salinas-González et al., 2003; Martínez-Sarabia y Reyes-Bonilla, 2021), explicando su menor temperatura en general. Además se ha encontrado en otras bahías, variabilidad espacial a pequeña escala debido a las diferencias en los regímenes de ondas internas y patrones en estas (Filonov et al., 2014), lo cual podría explicar las diferencias en calentamiento y enfriamiento, tema que merece más estudio en la Bahía de La Paz.

Estudios en aguas tropicales muestran que la estrella coralívora *Acanthaster* spp presenta un comportamiento gregario cuando hay un aumento en las temperaturas (Birkely, 1982; Lawrence, 2013), con un doblado en la tasa de alimentación en épocas de calor (Keesing y Lucas, 1992), y muestra mayor movilidad (casi 30% mayor) y mayor metabolismo (más del doble) en aguas más cálidas (Lang et al., 2022). Además, está bien conocido que corales del género *Pocillopora* son sensibles a daño por estrés térmico y que *Acanthaster* tiene preferencia por coral estresado y/o dañado (Booth, 2011; Hoeksema, 2017). Aunado a la posible amplificación de la interacción del coralívoro con el coral bajo condiciones ambientales cálidas, por ejemplo, que posiblemente ocurrió en el sitio de Corralito, también se ha sugerido que sitios con mayor variabilidad térmica, especialmente cuando hay mayores eventos de enfriamiento que calentamiento, pueden beneficiar a los arrecifes de coral y proporcionar refugios locales contra daño o blanqueamiento (Buerger et al., 2015), pudiendo explicar lo que ocurrió en el caso de Bajo Swanny.

En resumen, los resultados de esta tesis apoyan la hipótesis de una relación inversa entre la cobertura del coral *Pocillopora* spp y la estrella coralívora *Acanthaster* spp, pero solo para el sitio de Corralito, el ambiente coralino más cálido con mayores eventos de alta frecuencia de calentamiento que enfriamiento. Se sugiere que la reducción de coral en Corralito fue debido a la coralivoría de *Acanthaster*, pero también a que la temperatura del sitio era más cálida en general y que se caracterizó por tener mayores eventos de alta frecuencia de calentamiento, lo cual posiblemente incrementó la actividad depredadora de la estrella y/o dañaba el coral (aunque no se registró un evento de blanqueamiento significativo). Se sabe que el estrés por temperatura cálida no solo incrementa la tasa de depredación de la estrella, sino que puede estresar el coral, el cual es preferido por *Acanthaster* sobre el coral sano (Booth, 2011; De'ath y Moran, 1998; Keesing y Lucas, 1992). Se sugiere un efecto sinérgico de altas temperaturas promedio, mayores eventos de calentamiento de alta frecuencia, y altas densidades de *Acanthaster* en la reducción de cobertura coralina en Corralito. Esta conclusión está apoyada por las buenas correlaciones multivariadas entre la cobertura de *Pocillopora* spp con la densidad de *Acanthaster* spp y la variabilidad de la temperatura, donde se obtuvo el mejor modelo para explicar el patrón estacional de la cobertura de *Pocillopora* spp (y no con los promedios de temperatura), sugiriendo que en alguna forma la variabilidad de la temperatura modulaba la relación predador-presa de estos dos organismos. En cambio, en el sitio Bajo Swanny, a pesar de tener densidades arriba de lo que se considera para un brote dañino de *Acanthaster*, no se mostró ni una disminución considerable en la cobertura coralina ni una relación negativa entre las densidades de la estrella y cobertura del coral. En Bajo Swanny hubo mayores eventos de enfriamiento de alta frecuencia y menores temperaturas en general, los que pudieran haber tenido un impacto benéfico en la cobertura de coral y/o un tipo de protección contra el daño depredador de la

estrella del mar, demostrado por la relación positiva encontrada entre la variabilidad de la temperatura y la cobertura de coral en este sitio.

Se concluye que en programas de monitoreo, sería importante considerar medir temperatura de alta frecuencia *in situ* por su habilidad de modular el impacto de la depredación y dinámicas de ecosistemas. Pequeños cambios de temperatura, especialmente de alta frecuencia, pueden mitigar efectos complejos de fenómenos más grandes y dañinos (Paz-García et al., 2012; Schmidt et al., 2016; Reid et al., 2019; Wyatt et al., 2020). En la de Bahía de La Paz, por ejemplo, debido a la mezcla que se da de distintas masas de agua de manera contante y su dependencia a la estacionalidad de los vientos y mareas, es una zona muy dinámica, por lo cual la columna de agua puede tener grandes cambios los cuales no se registran en series de temperatura de baja frecuencia o por series satelitales (Salinas-González et al., 2003; Hernández et al., 2008; Obeso-Nieblas et al., 2008; Turrent y Zaitsev, 2014; Herrera-Cervantes, 2019).

## Capítulo 5. Conclusiones

---

Las temperaturas de la columna de agua del sitio Corralito mostraron promedios más cálidos, con mayores eventos de alta frecuencia de calentamiento, mientras que Bajo Swanny tuvo promedios de temperatura más frío con mayores eventos de enfriamiento. Además de esto sitio Corralito fue el único lugar cuyos cambios estacionales de cobertura coralina fueron significativamente relacionados de manera inversa a la densidad de *Acanthaster* spp, como se hipotetizó. Mientras tanto el sitio Bajo Swanny, a pesar de tener densidades arriba de lo que se considera para un brote dañino de *Acanthaster*, no mostró disminución considerable en la cobertura coralina.

Se sugiere que la reducción de coral en Corralito fue debido a la coralivoría de *Acanthaster* y a que las temperaturas eran más cálidas con mayores eventos de alta frecuencia de calentamiento, lo cual posiblemente incrementó la actividad depredadora; mientras que en Bajo Swanny, los eventos de alta frecuencia de enfriamiento y los promedios de temperatura más fría en general podrían tener un efecto protector y amortiguador contra el impacto del depredador. Debido a esto es importante considerar temperaturas de alta frecuencia *in situ* por su habilidad de modular la dinámica de ecosistemas.

### 5.1 Recomendaciones

- Realizar transectos permanentes para poder evaluar el cambio sobre los mismos parches de coral.
- Incluir tallas de los coralívoros.
- Aumentar el número de transectos y periodos de monitoreo.

## Literatura citada

---

- Birkeland, C. 1982. Terrestrial runoff as a cause of outbreaks of *Acanthaster planci* (Echinodermata: Asteroidea). *Marine Biology*, 69(2), pp. 175–185. doi: 10.1007/BF00396897
- Booth, H. 2011. Effects of Coral Stressing on the Feeding Preferences of the Coral Predator, *Acanthaster Planci*. Independent Study Project (ISP) Collection, 1131, pp. 28. Consultado el 18 de abril de 2022 de [http://digitalcollections.sit.edu/isp\\_collection/1131/](http://digitalcollections.sit.edu/isp_collection/1131/)
- Buerger, P., Schmidt, G. M., Wall, M., Held, C., y Richter, C. 2015. Temperature tolerance of the coral *Porites lutea* exposed to simulated large amplitude internal waves (LAIW). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Elsevier B.V., 471, pp. 232–239. doi: 10.1016/j.jembe.2015.06.014
- Burt, J. A., Bartholomew, A., y Feary, D. A. 2012. Coral Reefs of the Gulf. 3(May 2014), pp. 187–224. doi: 10.1007/978-94-007-3008-3
- Campos Vázquez, R. A. 2014. Ciclo reproductivo de los corales *Pocillopora verrucosa* (Ellis y Solander, 1786) y *Pocillopora meandrina* (Dana, 1846) en Isla Gaviota, Bahía de La Paz, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas La Paz, B. C. S. 84 pp.
- Carilli, J., Donner, S. D., y Hartmann, A. C. 2012. Historical temperature variability affects coral response to heat stress. *PLoS ONE*, 7(3), pp. 1–9. doi: 10.1371/journal.pone.0034418
- Celis de la Rosa, A. de J. y Labrada Martagón, V. 2014. Bioestadística. R. O. Vela (ed.); 3ra ed. Editorial El Manual Moderno, Mexico, D.F. pp 153–180.
- De'ath, G. y Moran, P. J. 1998. Factors affecting the behaviour of crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci* L.) on the Great Barrier Reef: 2: Feeding preferences. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 220(1), pp. 107–126. doi: 10.1016/S0022-0981(97)00100-7
- Dios, H. H. Y. De y Sotto, F. B. 2015. Crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci*) population control technique and management strategies designed for developing country. *Journal Science, Engineering and Technology*, 8(1), pp. 1–20.
- Done, T. J. 1987. Simulation of the effects of *Acanthaster planci* on the population structure of massive corals in the genus *Porites*: evidence of population resilience? *Coral Reefs*, 6(2), pp. 75–90. doi: 10.1007/BF00301377
- Filonov, A., Lavín, M. F., Ladah, L. B., y Tereshchenko, I. 2014. Spatial variability of internal waves in an open bay with a narrow steep shelf in the Pacific off NW Mexico. *Continental Shelf Research*. Elsevier, 78, pp. 1–15. doi: 10.1016/j.csr.2014.01.015
- Filonov, A., Tereshchenko, I., Ladah, L. B., Monzon, C., Velazquez-Munoz, F., y Montes-Arechiga, J. 2021. Coastal response to the passage of Tropical Cyclone Juliette on the Central Pacific Coast of Mexico. *Geofísica Internacional*, 60(4), pp. 357–366. doi: 10.22201/igeof.00167169p.2021.60.4.2161
- Galland, G. R., Hastings, P. A., y Leichter, J. J. 2019. Fluctuating thermal environments of shallow-water rocky reefs in the Gulf of California, Mexico. *Scientific Reports*. Springer US, 9(1), pp. 1–10. doi: 10.1038/s41598-019-53730-0

- Glynn, P. W. 1974. The Impact of *Acanthaster* on Corals and Coral Reefs in the Eastern Pacific. *Environmental Conservation*, 1(4), pp. 295–304. doi: 10.1017/S037689290000494X
- González-Medina, F. J., Holguín-Quiñones, O. E., y de la Cruz-Agüero, G. 2006. Variación espaciotemporal de algunos macroinvertebrados (Gastropoda, Bivalvia y Echinodermata) de fondos someros del Archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas*. pp. 33–44. doi: 10.7773/cm.v32i1.67
- Harmeli-Vivien, M. L. 1994. The Effects of Storms Reefs: A Review. *Journal of Coastal Research*, 12, pp. 211–231.
- Hernández-Morales, A., Herrero-Pérezrul, M. D., y Vázquez-Arce, D. I. 2021. Variability of size and food type of *Acanthaster planci* (Echinodermata: Asteroidea) in the southern gulf of California, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 69(March), pp. 185–201. doi: 10.15517/rbt.v69iSuppl.1.46352
- Hernández, L., Balart, E. F., y Reyes-Bonilla, H. 2008. Effect of hurricane John (2006) on the invertebrates associated with corals in Bahía de La Paz, Gulf of California. *Marine Biology*, 10, pp. 301–304.
- Hernández, L., Reyes-Bonilla, H., y Balart, E. F. 2010. Efecto del blanqueamiento del coral por baja temperatura en los crustáceos decápodos asociados a arrecifes del suroeste del Golfo de California. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81(SUPPL.), pp. 113–119. doi: 10.22201/ib.20078706e.2010.0.214
- Herrera-Cervantes, H. 2019. Sea surface temperature, ocean color and wind forcing patterns in the Bay of La Paz, Gulf of California: Seasonal variability. *Atmosfera*, 32(1), pp. 25–38. doi: 10.20937/ATM.2019.32.01.03
- Herrero-Pérezrul, M. D. 2008. Diversity and abundance of reef macro invertebrates (Mollusca; Echinodermata) in the southern Gulf of California, México. *International Coral Reef Symposium*, 11(26), pp. 1343–1347.
- Hoeksema, B. W. 2017. Coral reef science – strategy for ecosystem symbiosis and coexistence with humans under multiple stresses. In *Biodiversity* (Vol. 18, Issue 1). doi: 10.1080/14888386.2017.1316686
- Ibarra-García, E. C., Abarca-Arenas, L. G., Ortiz, M., y Rodríguez-Zaragoza, F. A. 2020. Impact of hurricane Dean on Chinchorro Bank coral reef (Western Caribbean): Temporal variation in the food web structure. *Ecological Indicators*. Elsevier, 118(July), pp. 106712. doi: 10.1016/j.ecolind.2020.106712
- Kahng, S., Copus, J. M., y Wagner, D. 2017. Mesophotic Coral Ecosystems. In Y. Loya, K. A. Puglise, & T. C. L. Bridge (Eds.), *Marine Animal Forests*. Springer International Publishing, Cham. doi: 10.1007/978-3-319-21012-4\_4
- Keesing, J. K. y Lucas, J. S. 1992. Field measurement of feeding and movement rates of the crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 156(1). doi: 10.1016/0022-0981(92)90018-6
- Ladah, L. B., Filonov, A., Lavín, M. F., Leichter, J. J., Zertuche-González, J. A., y Pérez-Mayorga, D. M. 2012. Cross-shelf transport of sub-thermocline nitrate by the internal tide and rapid (3–6h) incorporation by an inshore macroalga. *Continental Shelf Research*, 42, pp. 10–19. doi: 10.1016/j.csr.2012.03.010

- Lajeunesse, T. C., Reyes-Bonilla, H., and Warner, M. E. 2007. Spring “bleaching” among *Pocillopora* in the Sea of Cortez, Eastern Pacific. *Coral Reefs*, 26(2), pp. 265–270. doi: 10.1007/s00338-006-0189-3
- Lang, B. J., Donelson, J. M., Caballes, C. F., Uthicke, S., Doll, P. C., y Pratchett, M. S. 2022. Effects of elevated temperature on the performance and survival of pacific crown-of-thorns starfish (*Acanthaster cf. solaris*). *Marine Biology*. Springer Berlin Heidelberg, 169(4), pp. 1–13. doi: 10.1007/s00227-022-04027-w
- Lawrence, J. M. 2013. *Starfish: Biology and Ecology of the Asteroidea*. J. M. Lawrence (ed.). Johns Hopkins University Press.
- Lim, H. 2022. PeakFit, GitHub. Consultado el 21 de junio de 2022, de <https://github.com/heriantolim/PeakFit>
- Martínez-Sarabia, P. y Reyes-Bonilla, H. 2021. Damage caused by crown-of-thorns starfish (*Acanthaster cf. solaris*) outbreak to restored corals in the southern Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 97(2), pp. 329–336. doi: 10.5343/bms.2020.0034
- McClanahan, T. R., Ateweberhan, M., Muhando, C. A., Maina, J., y Mohammed, M. S. 2007. Effects of climate and seawater temperature variation on coral bleaching and mortality. *Ecological Monographs*, 77(4), pp. 503–525. doi: 10.1890/06-1182.1
- McConnico, L. A., Carmona, G. H., Morales, J. S. M., y Rodríguez, R. R. 2017. Temporal variation in seaweed and invertebrate assemblages in shallow rhodolith beds of Baja California Sur, México. *Aquatic Botany*. Elsevier B.V., 139, pp. 37–47. doi: 10.1016/j.aquabot.2017.02.007
- Monteforte, M. y Carino, M. 1992. Exploration and evaluation of natural stocks of pearl oysters *Pinctada mazatlanica* and *Pteria sterna* (Bivalvia: Pteriidae): La Paz Bay, south Baja California, Mexico. *Ambio*, 21(4), pp. 314–320. doi: 10.2307/4313949
- Moran, P. J. y De’ath, G. 1992. Estimates of the abundance of the crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* in outbreaking and non-outbreaking populations on reefs within the Great Barrier Reef. *Marine Biology*, 113(3), pp. 509–515. doi: 10.1007/BF00349178
- Morello, E. B., Plagányi, É. E., Babcock, R. C., Sweatman, H., Hillary, R., y Punt, A. E. 2014. Model to manage and reduce crown-of-thorns starfish outbreaks. *Marine Ecology Progress Series*, 512, pp. 167–183. doi: 10.3354/meps10858
- Navidi, W., 2006. *Estadística para ingenieros*. McGraw Hill Interamericana. pp. 626–643.
- Obeso-Nieblas, M., Shirasago-Germán, B., Gaviño-Rodríguez, J., Perez-Lezama, E., Obeso-Huerta, H., y Jiménez-Illescas, Á. 2008. Variabilidad hidrográfica en Bahía de La Paz, Golfo de California, México (1995-2005). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43(3), pp. 559–567. doi: 10.4067/s0718-19572008000300015
- Paz-García, D. A., Balart, E. F., y García-de-Léon, F. J. 2012. Cold water bleaching of *Pocillopora* in the Gulf of California. *Proc 12th Int Coral Reef Symp*, July, pp. 9–13.
- Pearson, R.G., y Endean R. 1969. A preliminary study of the coral predator *Acanthaster planci* (L.) (Asteroidea) on the GBR. *Fish Notes* 3:27–55

- Pratchett, M. S., Schenk, T. J., Baine, M., Syms, C., y Baird, A. H. 2009. Selective coral mortality associated with outbreaks of *Acanthaster planci* L. in Bootless Bay, Papua New Guinea. *Marine Environmental Research*. Elsevier Ltd, 67(4–5), pp. 230–236. doi: 10.1016/j.marenvres.2009.03.001
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing
- Ramírez-Olvera, A. 2018, junio 14. Aviso de Ciclón Tropical en el Océano Pacífico. Consultado el 25 de julio de 2022, de [https://smn.conagua.gob.mx/es/?option=com\\_visforms&view=visformsdata&layout=data&id=107&cid=2021](https://smn.conagua.gob.mx/es/?option=com_visforms&view=visformsdata&layout=data&id=107&cid=2021)
- Ramírez-Ortiz, G., Calderon-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., Ayala-Bocos, A., Hernández, L., Fernández Rivera-Melo, F., López-Pérez, A., y Dominici-Arosamena, A. 2017. Functional diversity of fish and invertebrates in coral and rocky reefs of the Eastern Tropical Pacific. *Marine Ecology*, 38(4). doi: 10.1111/maec.12447
- Reid, E. C., DeCarlo, T. M., Cohen, A. L., Wong, G. T. F., Lentz, S. J., Safaie, A., Hall, A., y Davis, K. A. 2019. Internal waves influence the thermal and nutrient environment on a shallow coral reef. *Limnology and Oceanography*, 64(5), pp. 1949–1965. doi: 10.1002/lno.11162
- Reyes-Bonilla, H. y Calderon-Aguilera, L. E. 1999. Population Density, Distribution and Consumption Rates of Three Corallivores at Cabo Pulmo Reef, Gulf of California, Mexico. *Marine Ecology*, 20(3–4), pp. 347–357. doi: 10.1046/j.1439-0485.1999.2034080.x
- Reyes-Bonilla, H. y López-Pérez, R. A. 2009. Coral-reef Communities in the Gulf of California. In M. E. Johnson y J. Ledesma-Vázquez (Eds.), *Atlas of Coastal Ecosystems in the Western Gulf of California: Tracking Limestone Deposits on the Margin of a Young Sea*. (Vol. 27, Issue May). Tucson. doi: 10.2112/10A-00010.1
- Reyes Bonilla, H. 2001. Effects of the 1997-1998 El Niño-Southern Oscillation on coral communities of the Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 69(1), pp. 251–266.
- Reyes, J., Santodomingo, N., y Flórez, P. 2010. Corales Escleractinios de Colombia. Consultado el 24 de abril de 2022 de <http://invemar.gov.co/noticias.jsp?id=4416&idcat=153>
- Rodríguez-Hinojal, R. 2015. El papel de la depredación sobre *Pocillopora* en comunidades arrecifales de Baja California Sur y su relación con el estado de protección. Tesis de Maestría En Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Baja California. Consultado el 15 de junio de 2021, de <http://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/708>
- Rodríguez-Villalobos, J. C. y Ayala-Bocos, A. 2021. Massive predation by *Acanthaster planci* in El Corralito, Gulf of California: A short-term threat. *Revista de Biología Tropical*, 69(March), pp. 272–286. doi: 10.15517/rbt.v69iSuppl.1.46359
- Salinas-González, F., Zaytsev, O., y Makarov, V. 2003. Formation of the thermohaline structure of water in the Bahía de La Paz from summer to autumn. *Ciencias Marinas*, 29(1), pp. 51–65. doi: 10.7773/cm.v29i1.134

- Schmidt, G. M., Wall, M., Taylor, M., Jantzen, C., y Richter, C. 2016. Large-amplitude internal waves sustain coral health during thermal stress. *Coral Reefs*. Springer Berlin Heidelberg, 35(3), pp. 869–881. doi: 10.1007/s00338-016-1450-z
- Shuman, C. S. 2007. Reef Check California Monitoring Protocol 2007. Program, January, pp. 1–14.
- Trasviña-Castro, A., Gutierrez De Velasco, G., Valle-Levinson, A., González-Armas, R., Muhlia, A., y Cosío, M. A. 2003. Hydrographic observations of the flow in the vicinity of a shallow seamount top in the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57(1–2), pp. 149–162. doi: 10.1016/S0272-7714(02)00338-4
- Turrent, C. y Zaitsev, O. 2014. Seasonal Cycle of the Near-Surface Diurnal Wind Field Over the Bay of La Paz, Mexico. *Boundary-Layer Meteorology*, 151(2), pp. 353–371. doi: 10.1007/s10546-014-9908-4
- Wicks, L. C., Hill, R., y Davya, S. K. 2010. The influence of irradiance on tolerance to high and low temperature stress exhibited by *Symbiodinium* in the coral, *Pocillopora damicornis*, from the high-latitude reef of Lord Howe Island. *Limnology and Oceanography*, 55(6), pp. 2476–2486. doi: 10.4319/lo.2010.55.6.2476
- Williams Jr, E. H. y Bunkley-Williams, L. 1990. The Worldwide Coral Reef Bleaching Cycle and Related Sources of Coral Mortality Abstract. Introduction. *Atoll Research Bulletin*, 335, pp. 73.
- Wyatt, A. S. J., Leichter, J. J., Toth, L. T., Miyajima, T., Aronson, R. B., y Nagata, T. 2020. Heat accumulation on coral reefs mitigated by internal waves. *Nature Geoscience*. Springer US, 13(1), pp. 28–34. doi: 10.1038/s41561-019-0486-4
- Zar, J. 1995. Parametric and nonparametric statistical analysis. *Biostatistical Analysis*. San Francisco: PrenticeHall.