

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 los 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**



---

**Doctorado en Ciencias  
en Ecología Marina**

---

**Producción de carbonato de calcio por organismos  
incrustantes en arrecifes del Pacífico mexicano**

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

Presenta:

**José Fernando Alvarado Rodríguez**

Ensenada, Baja California, México  
2022

Tesis defendida por  
**José Fernando Alvarado Rodríguez**

y aprobada por el siguiente Comité

---

**Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera**  
Director de tesis

**Dr. Rafael Andrés Cabral Tena**

**Dr. Héctor Hugo Nava Bravo**

**Dr. Carlos Orión Norzagaray López**

**Dr. Loïc Marie Jean Claude Jose  
Ghislain Peiffer**



---

**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 **José Fernando Alvarado Rodríguez** como requisito parcial para la obtención del grado de Doctor en Ciencias en Ecología Marina

### **Producción de carbonato de calcio por organismos incrustantes en arrecifes del Pacífico mexicano**

Resumen aprobado por:

---

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera  
**Director de tesis**

Los organismos incrustantes unen y estabilizan los componentes de la estructura arrecifal y contribuyen a la producción de carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ), pero sobre esto sabemos muy poco. Este trabajo estima la tasa de calcificación ( $G$ ,  $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$ ) de organismos incrustantes en tres sitios: a) Las Gatas, b) Islote Zacatoso, y c) La Llave. Las Gatas alberga una comunidad coralina con señales de impacto antropogénico (e.g., baja cobertura de coral vivo, pero alta de algas filamentosas y escombro coralino), mientras que en Islote Zacatoso existe un arrecife costero bien conservado. Ambos sitios se ubican en el Pacífico tropical mexicano (PTM). Por otro lado, La Llave se ubica en Bahía de Los Ángeles, en el Golfo de California, y alberga una comunidad coralina sujeta a alta variación de temperatura y alta concentración de carbono inorgánico disuelto (CID) y nutrientes. Se utilizaron unidades experimentales para reclutamiento y se evaluó la eficacia de los materiales más usados (PVC y terracota). Para caracterizar los sitios de estudio se midieron la temperatura, salinidad, y transparencia del agua; y se estimó la tasa de sedimentación. La temperatura superficial del mar (TSM) y la concentración de clorofila a (Chl-a) se estimaron con datos derivados de imágenes satelitales. Se tomaron muestras de agua para determinar la concentración de CID y la alcalinidad total. El pH y el estado de saturación del agua de mar con respecto a aragonita ( $\Omega_{Ar}$ ) y calcita ( $\Omega_{Ca}$ ) se calcularon con el programa CO2SYS. La tasa de calcificación fue más baja en Las Gatas (1–1.4 G) que en Islote Zacatoso (1–3.3 G) o La Llave (1–2.6 G), lo que sugiere alta sensibilidad de los organismos incrustantes al impacto antropogénico. La competencia interespecífica por el espacio fue evidente y las condiciones ambientales de cada sitio favorecieron a distintos grupos. En Las Gatas, los moluscos fueron los mayores calcificadores potencialmente debido a la eutrofización. En Islote Zacatoso la temperatura fue alta (26–31 °C), hubo altas tasas de sedimentación (0.73–1.31  $\text{kg m}^{-2} \text{día}^{-1}$ ), y las condiciones fueron mesotróficas (e.g., 0.95  $\text{mg de Chl-a m}^{-3}$ ). No obstante, la tasa de calcificación de las algas coralinas -un grupo sensible a estos factores- fue mayor en este sitio que en los otros (0.14–0.59 G), aunque los balanos fueron los mayores calcificadores (0.4–2.2 G). En La Llave, la TSM y la concentración de CID se correlacionaron negativamente: valores altos de TSM y bajos de CID en verano (29.8 °C y 2069  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ) y lo opuesto en invierno (15.5 °C y 2186  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ). No hubo estrés por sedimentos, el pH fue < 8 la mayor parte del tiempo, y el intervalo del  $\Omega_{Ar}$  fue 2.01–3.74 y el del  $\Omega_{Ca}$  3.13–5.62. Las condiciones eutróficas (Chl-a > 1  $\text{mg m}^{-3}$ ) fomentaron altas tasas de calcificación de balanos (0.7–2.3 G). Cuando se les excluyó, la tasa de calcificación del ensamblaje fue menor (0.19–0.60), pero temporalmente estable. Estos resultados destacan la importante contribución de los organismos incrustantes a la producción secundaria de  $\text{CaCO}_3$  en los arrecifes del Pacífico mexicano.

**Palabras clave:** Organismos incrustantes, Calcificación, Substratos artificiales, Pacífico mexicano, Golfo de California

Abstract of the thesis presented by **José Fernando Alvarado Rodríguez** as a partial requirement to obtain the Doctor of Science degree in Marine Ecology

### **Calcium carbonate production by encrusting organisms in reefs of the Mexican Pacific**

Abstract approved by:

---

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera  
**Thesis Director**

Encrusting organisms bind and stabilize the components of the reef framework and contribute to the production of calcium carbonate ( $\text{CaCO}_3$ ), but knowledge gaps remain about this. This work estimates the calcification rate ( $\text{G}$ ,  $\text{kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) of reef-building encrusting organisms in three sites: A) Las Gatas, a coral community with high anthropogenic impact (e.g., low live coral cover but high turf algae and coral rubble), B) Islote Zacatoso, a coral reef that extends to 10 m depth covering an area of  $\sim 2$  ha and is dominated by *Pocillopora* corals, and C) La Llave, a high-latitude coral community subject to high-temperature variation and high concentration of dissolved inorganic carbon (DIC) and nutrients. A and B sites are in the Mexican Tropical Pacific (MTP), while C is in Bahía de Los Ángeles, in the Gulf of California (GC). Recruitment experimental substrates were employed, and the effectiveness of the most commonly used materials (PVC and terracotta) was evaluated. Environmental variables such as temperature, salinity, and water transparency were measured, and the sedimentation rate was calculated. The sea surface temperature (SST) and the concentration of chlorophyll a (Chl-*a*) were estimated with satellite-derived data. Water samples were taken to quantify the DIC and the total alkalinity. The pH and the carbonate saturation of seawater with respect to aragonite ( $\Omega_{\text{Ar}}$ ) and calcite ( $\Omega_{\text{Ca}}$ ) were calculated with the CO2SYS program. The calcification rate was lower in Las Gatas (1–1.4 G) than in Islote Zacatoso (1–3.3 G) or La Llave (1–2.6 G), suggesting that encrusters are susceptible to anthropogenic impact. The interspecific competition for space was evident, and site-specific environmental conditions favored different taxa. The mollusks were the major calcifiers in Las Gatas, potentially due to eutrophic conditions. In Islote Zacatoso, the coral reef persists under warm temperatures (26–31 °C), high sedimentation rates (0.73–1.31  $\text{kg m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ), and mesotrophic conditions (e.g., 0.95 mg of Chl-*a*  $\text{m}^{-3}$ ). However, the calcification rate of coralline algae (a highly sensitive taxon) was higher in this site than in others (0.14–0.59 G). In La Llave, the SST and the DIC correlate negatively: high SST (29.8 °C) and low DIC (2069  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ) in summer, but low SST (15.5 °C) and high DIC (2186  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ) in winter. There was no sediment stress (e.g.,  $< 0.1 \text{ kg m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ ), the pH was  $< 8$  most of time, and the  $\Omega_{\text{Ar}}$  was  $< 4$  (range 2.01–3.74) and  $\Omega_{\text{Ca}} < 6$  (range 3.13–5.62). Due to eutrophic conditions in La Llave reef (e.g., Chl-*a*  $> 1 \text{ mg m}^{-3}$ ), barnacles showed high calcification rate values (0.7–2.3 G). When excluding this taxon, the assemblage of encrusters showed lower -but temporarily stable- calcification rate values (0.19–0.60 G). These results highlight the important contribution of encrusting organisms to the secondary production of  $\text{CaCO}_3$  in Mexican Pacific reefs.

**Keywords:** Encrusting organisms, Calcification, Artificial substrates, Mexican Pacific, Gulf of California

## Dedicatoria

A mi esposa Irene y nuestra hija Valentina,  
.....su amor y confianza se han vuelto mi motor de vida.

A mi madre,  
.....lo único que me has dado es todo lo que necesito.

A la memoria de mi padre,  
.....tus palabras y consejos son mi filosofía de vida.

A mis hermanas y hermanos,  
.....mis mejores amigos y compañeros de vida.

A la familia Alcaraz Placencia,  
.....su cariño y confianza fueron esenciales durante este proceso.

## Agradecimientos

Al pueblo de México, que a través del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) me otorgaron la beca para estudios de doctorado (CVU 561548) y sin la cual no hubiese sido posible realizar este trabajo.

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) y al Posgrado en Ecología Marina, por ser mi hogar académico durante esta etapa y brindarme todo lo necesario para realizar y concluir esta tesis doctoral.

A mi director de tesis, Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera, por el acompañamiento que me diste en mi formación académica y que me sigues dando en mi formación profesional. Por mostrarme que la ciencia es un estilo de vida y que la honestidad es un pilar fundamental. Por enseñarme que trabajando duro siempre se cosechan los mejores frutos. Por todo tu apoyo, confianza y amistad te estaré siempre agradecido leca.

A los miembros de mi comité de tesis, Dr. Rafael Andrés Cabral Tena, Dr. Héctor Nava, Dr. C. Orión Norzagaray López, y Dr. Loïc Peiffer, por el acompañamiento durante todo este proyecto. Su atinada intervención intelectual fue vital para enriquecer este trabajo y para que yo lograra expandir las fronteras de mis conocimientos.

A todos mis compañeros de generación y del laboratorio, por todas las experiencias y los momentos de alegría que vivimos y por hacer de los momentos difíciles los menos. Gracias Claudia, Pati, Nadia, Miriam, Ángeles, Alexis, Erick, Dani, Abdiel, Fani, Salo, Sandra, Abi, Juan, Luis y Rodri por esos ratos tan amenos que pasamos.

A los técnicos del laboratorio Ofir Molina y Esmeralda Morales, por su amistad sincera y por siempre estar en la mejor disponibilidad de ayudarme en todo lo que les pedí.

A las compañeras y compañeros del posgrado, muy en especial a Arturo (Masao), David, Juanma, Zuri, Ernesto, Miguel, Brenda Hermosillo y al Gera. Su amistad es de gran valor para mí.

Al Dr. Omar Valencia, por tu apoyo académico, pero sobre todo por tu amistad sincera.

A las secretarías del posgrado Elizabeth Farías y Griselda Sánchez, por el apoyo administrativo y consejos para tener una estancia más agradable en el centro.

Al Dr. Martín Hernández Ayón y al M. en C. Jonatan Santander Cruz del Instituto de Investigaciones Oceanológicas (IIO) de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC), por su amistad y todo el apoyo que me brindaron para realizar el análisis del sistema de carbonatos.

A las compañeras del INIRENA, Fran, Gina, Ángeles, Cathia y Majo, por su amistad y esos momentos tan agradables.

Por último, quiero dar un especial agradecimiento a todas aquellas personas que de una u otra manera me han ayudado y son parte de este logro.

## Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria .....	iv
Agradecimientos .....	v
Lista de figuras .....	ix
Lista de tablas.....	xii
Capítulo 1. Introducción .....	1
1.1 El rol de los organismos incrustantes.....	2
1.2 Dinámica del CO <sub>2</sub> en el océano .....	2
1.3 La acidificación del océano.....	5
1.4 Justificación .....	6
1.5 Preguntas de estudio .....	7
1.6 Objetivos .....	7
1.6.1 Objetivo general.....	7
1.6.2 Objetivos específicos.....	8
Capítulo 2. El rol de los organismos incrustantes en una comunidad coralina del Pacífico tropical mexicano... ..	9
2.1 Introducción .....	9
2.2 Material y métodos .....	10
2.2.1 Área de estudio .....	10
2.2.2 Colecta de organismos incrustantes .....	11
2.2.3 Determinación de la tasa de calcificación neta.....	13
2.2.4 Análisis de datos.....	14

2.3	Resultados .....	15
2.4	Discusión .....	18
Capítulo 3. Producción de CaCO <sub>3</sub> por organismos incrustantes en el Pacífico mexicano y el Golfo de California .....		22
3.1	Introducción .....	22
3.2	Material y Métodos .....	24
3.2.1	Área de estudio .....	24
3.2.2	Variables ambientales derivadas de sensores remotos .....	24
3.2.3	Variables ambientales registradas <i>in situ</i> .....	25
3.2.4	Sistema del CO <sub>2</sub> .....	26
3.2.5	Recolecta de organismos incrustantes .....	27
3.2.6	Tasa de calcificación, mineralogía y cobertura .....	27
3.2.7	Análisis de datos .....	28
3.3	Resultados .....	29
3.3.1	Temperatura del agua superficial del mar y concentración de clorofila .....	29
3.3.2	Sistema del CO <sub>2</sub> .....	30
3.3.3	Tasa de sedimentación y transparencia del agua .....	31
3.3.4	Tasa de calcificación .....	32
3.3.5	Calcimasa y polimorfos de CaCO <sub>3</sub> .....	35
3.3.6	Cobertura .....	36
3.3.7	Análisis de la comunidad .....	36
3.4	Discusión .....	38
Capítulo 4. Calcificación al límite: las implicaciones de vivir en un ambiente altamente dinámico .....		44
4.1	Introducción .....	44
4.2	Material y Métodos .....	45

4.2.1	Área de estudio .....	45
4.2.2	Caracterización ambiental.....	47
4.2.3	Muestras de agua discretas y análisis del sistema del CO <sub>2</sub> .....	47
4.2.4	Colecta de organismos incrustantes .....	48
4.2.5	Análisis de datos.....	48
4.3	Resultados .....	49
4.3.1	Variabilidad del sistema de CO <sub>2</sub> y temperatura del agua .....	49
4.3.2	Tasa de calcificación .....	50
4.3.3	Tasa de cambio en la producción de CaCO <sub>3</sub> a nivel de grupos .....	51
4.3.4	Tasa de calcificación de los organismos incrustantes en el contexto ambiental.....	52
4.4	Discusión .....	53
Capítulo 5. Conclusiones.....		56
Literatura citada.....		60

## Lista de figuras

Figura	Página
1. Esquema del sistema del CO <sub>2</sub> en el océano [modificado desde Zeebe y Wolf-Gladrow (2001)].....	3
2. Diagrama de Bjerrum simple donde se muestran las proporciones relativas de [HCO <sup>3-</sup> ], [CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> ] y [CO <sub>2(aq)</sub> ]. Note que en el agua de mar las concentraciones relativas de estas especies del CID controlan el pH y no viceversa como el gráfico puede sugerir. Recuperado y modificado desde (Wikipedia, 2022). .....	4
3. Valores predichos de $\Omega_{Ar}$ en relación al incremento en la concentración de CO <sub>2</sub> atmosférico. Recuperado de (Manzello et al., 2017). .....	6
4. Sitio de estudio (a) y diagrama de una unidad experimental (b). .....	11
5. Diagrama de caja y bigotes que muestra la tasa de calcificación neta por periodo de inmersión (a), superficie (b), y periodo de inmersión-superficie (c). Los rombos de color verde representan la media y el punto rojo en b es un valor extremo. Diferencias estadísticas entre superficies se indican con un asterisco. ....	15
6. Tasa de calcificación a nivel de microhábitat durante ambos periodos de inmersión. SSE= Superficie superior expuesta, SSC= superficie superior críptica, SIC= Superficie inferior críptica, SIE= Superficie inferior expuesta .....	16
7. Gráfica de pastel basada en datos de contribución porcentual de los diferentes grupos de organismos incrustantes a la calcimasa total estimada durante los dos periodos de inmersión...	17
8. Proporción de polimorfos de CaCO <sub>3</sub> encontrados en las CAUs. ....	17
9. Organismos incrustantes presentes durante la sucesión temprana en las superficies experimentales. En una primera fase se observan organismos pioneros como las CCA (a) y los poliquetos serpúlidos (b). En una segunda fase los organismos coloniales sobrecrecen a los solitarios (c) y el proceso se repite en fases subsiguientes generando capas alternas de organismos incrustantes (d). ....	19
10. Fotografías de organismos solitarios sobrecrecidos por briozoos sin ser sepultados (a) y sepultados completamente (b). Tres especies de briozoos Cheilostomados con diferente estructura calcárea pero igual forma de crecimiento (c, d, y e). .....	20
11. Fotografía de patelas que colonizaron las superficies expuestas donde controlaron el crecimiento de algas coralinas (A) y en crípticas donde fueron abundantes y dominaron el espacio al inicio (B) pero que fueron sobrecrecidas por especies coloniales conforme la sucesión avanzó (C). .....	21
12. Localización de los sitios de estudio (A y B). Se muestran detalles del fondo y comunidades coralinas en Islote Zacatoso (C) y en La Llave (D), así como algunas CAUs instaladas (E). .....	25
13. Promedio mensual de la temperatura superficial del mar (A; líneas continuas) y concentración de chl-a (B; líneas punteadas) en Islote Zacatoso (IZ, símbolos de color azul) y en La Llave (LL, símbolos	

- de color verde) durante el periodo de este estudio (2019-2020). En A, los triángulos sin línea representan valores de temperatura registrados in situ y en B las líneas sólidas horizontales representan la media de Chl-a en cada sitio.....29
14. Diagramas de cajas y bigotes de las variables del sistema del CO<sub>2</sub> en Islote Zacatoso (IZ) y La Llave (LL) en fondo (F, ~5m) y en superficie (S, ~0.5m). La concentración del CID (A) y la AT (B) fueron estimadas con datos de temperatura y salinidad registradas in situ. El pH<sub>sw</sub> (C), el  $\Omega_{Ar}$  (D), y el  $\Omega_{Ca}$  (E) fueron calculados con el programa CO2SYS (ver métodos). La razón entre polimorfos de CaCO<sub>3</sub> fue ~1.5 en ambos sitios (F, la línea roja punteada señala la unidad como referencia).....30
  15. Tasa de sedimentación (barras) y transparencia del agua (círculos) en Islote Zacatoso (color azul) y en La Llave (color verde) durante 2019. Note que la tasa de sedimentación tiene escala logarítmica con el fin de resaltar las diferencias entre sitios. Las barras en las columnas y círculos representan la desviación estándar. ....31
  16. Clorofila a (Chl-a) y temperatura promedio mensual satelital en Islote Zacatoso (azul) y en La Llave (verde). Los círculos representan valores de 2019 y los triángulos de 2020. Los símbolos sin relleno son valores combinados de temperatura registrada in situ y Chl-a satelital. Las líneas sólidas son la regresión lineal (el área sombreada es el intervalo de confianza al 95%). El eje Y secundario muestra la tasa de calcificación neta representada en los boxplot (mediana y cuartiles 1-3) para La Llave (verde) e Islote Zacatoso (azul). Note la escala log<sub>10</sub> en el eje Y principal. La clasificación de oligo, meso y eutrófico se basa en Hallock (2001). ....33
  17. Tasa de calcificación a nivel de microhábitat en Islote Zacatoso (A) y en La Llave (B). ....33
  18. Tasas de calcificación a nivel de grupos (media  $\pm$  DE) en ambos sitios, a los 6 (6m) y 15 meses (15m) de inmersión, en ambos tipos de material: PVC y terracota (TCT). ....34
  19. Calcimasa relativa a nivel de grupos (A) y composición relativa de polimorfos de CaCO<sub>3</sub> (B) en ambos sitios de estudio a los 6 (6m) y 15 meses (15m) de inmersión en ambos tipos de material, PVC y terracota (TCT). ....35
  20. Cobertura de organismos incrustantes en los dos sitios de estudio a los 6 (6m) y 15 meses (15m) de inmersión en ambos materiales: PVC y terracota (TCT). ....36
  21. Gráficos nMDS con datos de cobertura (%) de los organismos incrustantes en Islote Zacatoso (A) y en La Llave (B). ....37
  22. Tasas de calcificación de organismos incrustantes (kg m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>) a nivel global. En el mapa se muestran los promedios y el intervalo (Min–Máx) reportados en la literatura para cada sitio o área de estudio. El tamaño de los puntos es proporcional a el promedio reportado (color verde para el presente trabajo) por: 1) Price et al. (2012), Vargas-Ángel et al. (2015), 2) Pari et al. (1998), (2002), Peyrot-Clausade et al. (1995), 3) Éste trabajo, 4) Orrante (2017), 5) Alvarado-Rodríguez et al. (2019) y este trabajo, 6) Hepburn et al. (2014), 7) Kuffner et al. (2013), 8) Mallela (2007), 9) Mallela (2013), 10) Randi et al. (2021), 11) dos Reis et al. (2016), 12) Roik et al. (2016), 13) Morgan y Kench (2014), (2017), 14) Goh et al. (2021), 15) Dee et al. (2021) y 16) Kennedy et al. (2017), Mallela (2018). ....39
  23. Localización del sitio de estudio (A) en la región de las Grandes Islas en el Golfo de California. En el panel B se muestra la batimetría en 3D de Bahía de Los Ángeles y la ubicación del arrecife La Llave (estrella) dentro de la bahía (tomado de Martínez-Fuentes et al., 2022). Una colonia de

Porites panamensis con sobrecrecimiento por algas filamentosas se muestra en la fotografía insertada en A. ....	46
24. CID y AT en La Llave, junto con el $\text{pH}_{\text{sw}}$ (A) y estados de saturación de la aragonita (B) y la calcita (C). Las escalas se calcularon con temperatura (25 °C) y salinidad (35) constantes. La línea continua negra es la regresión lineal tipo II. Las líneas negras punteadas son las isolíneas de referencia y los incrementos /decrementos son de 0.1 unidades en pH y 1 unidad en $\Omega_{\text{Ar}}$ y $\Omega_{\text{Ca}}$ . ....	49
25. Ecuaciones empíricas de la temperatura del agua con el CID (A), el $\text{pH}_{\text{sw}}$ (B), el $\Omega_{\text{Ar}}$ (C) y el $\Omega_{\text{Ca}}$ (D). ....	50
26. Tasa de calcificación neta del ensamblaje (A) y a nivel de microhábitat en las CAUs de PVC (B) y de terracota (C) durante los tres periodos de inmersión. En B y C, la tasa de calcificación para cada grupo de organismos incrustantes se muestra con diferente color de relleno, mientras que el color del contorno de las barras identifica la superficie (ver métodos). Las barras sobre las columnas son la desviación estándar.....	51
27. Tasa de cambio en la tasa de calcificación a nivel de grupos durante los tres periodos de inmersión. Los puntos representan la media y las barras son la desviación estándar calculada como se indica en el texto. La línea punteada marca el $\Delta G = 0$ como referencia. ....	52
28. Temperatura superficial del mar satelital (círculos) y medida in situ (triángulos) para el período 2019-2020 en La Llave. El color de relleno de los círculos y triángulos representa los valores de CID modelados y medidos, respectivamente. El color de la línea que une los círculos y el color del contorno de los triángulos representan valores de $\Omega_{\text{Ar}}$ modelados y calculados, respectivamente. El eje Y secundario muestra la tasa de calcificación neta (sin considerar a los balanos) representada en los boxplot (mediana y cuartiles 1-3). ....	53

## Lista de tablas

Tabla	Página
1. Resultados del ANOVA de dos factores (efectos mixtos) basado en datos de tasa de calcificación a nivel de microhábitat (superficies) durante los dos periodos de inmersión (6 y 15 meses). ....	16
2. Valores promedio ( $\pm$ DE) de las variables del sistema de CO <sub>2</sub> medidas (CID y AT, $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ) y calculadas ( $\text{pH}_{\text{sw}}$ , $\Omega_{\text{Ar}}$ , y $\Omega_{\text{Ca}}$ ) con temperatura (T, °C) y salinidad (S) registradas <i>in situ</i> en Islote Zacatoso (IZ) y en La Llave (LL), en las dos profundidades: superficie (S= ~0.5 m) y fondo (F= ~5 m). .....	31
3. Tasa de calcificación neta ( $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$ ) en ambos sitios, periodos de inmersión, y materiales. ..	32
4. Resultados de las comparaciones pareadas del ANOSIM.....	38

## Capítulo 1. Introducción

---

El objetivo de este trabajo fue generar información cuantitativa sobre la producción de carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ) por organismos incrustantes en diferentes escenarios ambientales. En este primer capítulo se explican los factores ambientales que ejercen un control o se relacionan con la tasa de calcificación, y se presentan la justificación y las preguntas de estudio. En el segundo capítulo se describe la contribución que realizan los organismos incrustantes al balance de  $\text{CaCO}_3$  en Las Gatas, una comunidad coralina que ha estado sujeta a impactos antropogénicos como la eutrofización y el cambio de uso de suelo durante las últimas décadas en la bahía de Zihuatanejo, Guerrero.

En el tercer capítulo se aborda la hipótesis de que las condiciones ricas en nutrientes favorecen a los organismos filtradores mientras que simultáneamente afectan negativamente a las algas coralinas. Para lograrlo se eligieron dos sitios de estudio ubicados en dos regiones biogeográficas: a) El Pacífico tropical mexicano (PTM) y b) La región de las grandes Islas en el Golfo de California (GC). En la región del PTM se eligió el arrecife coralino de Islote Zacatoso, un arrecife que se ubica frente a Ixtapa-Zihuatanejo y que muestra una alta cobertura coralina y una estructura arrecifal bien desarrollada de varios metros de espesor. En la región del GC se eligió un sitio que sirve como laboratorio natural dadas sus condiciones particulares que permitieron estudiar el desempeño de los organismos incrustantes en un ambiente altamente variable en temperatura, rico en nutrientes y carbono inorgánico disuelto.

Para documentar la cobertura y cuantificar las tasas de calcificación de los organismos incrustantes se utilizaron unidades experimentales denominadas CAUs por sus siglas en inglés (Calcification/Accretion Units). Se evaluó la hipótesis que establece que el tipo de material de los sustratos artificiales (e.g., PVC vs. terracota) tiene un efecto en el reclutamiento y en la tasa de calcificación de los organismos incrustantes. Se midieron las variables ambientales como temperatura, salinidad, pH (en la escala del agua de mar [ $\text{pH}_{\text{sw}}$ ], tasa de sedimentación y transparencia del agua, y se descargaron datos satelitales de temperatura de la superficie del mar y concentración de clorofila a para caracterizar los sitios de estudio.

En el cuarto capítulo se profundiza el análisis de la variación temporal en la tasa de calcificación de los organismos incrustantes y su relación con las variables del sistema del  $\text{CO}_2$ . Los resultados mostraron que la producción de  $\text{CaCO}_3$  por organismos incrustantes es alta aún en condiciones ambientales inestables. Cuando se compara con otras regiones del mundo, en el PTM y en el GC los organismos incrustantes exhiben tasas de calcificación altas, especialmente la de grupos filtradores. Esto permitió comprobar la

hipótesis de que las fuentes de alimento estimulan la producción de  $\text{CaCO}_3$  en ambientes cuyas condiciones ambientales son inestables o donde existen condiciones de eutrofización antropogénica. Estos hallazgos aportan evidencia sobre la contribución importante que realizan los organismos incrustantes al balance de  $\text{CaCO}_3$  en el PTM y en la región de Las Grandes Islas en el GC.

## 1.1 El rol de los organismos incrustantes

La estructura tridimensional de  $\text{CaCO}_3$  típica de un arrecife de coral es el resultado de la interacción entre procesos constructivos (e.g., calcificación) y destructivos (e.g., erosión) (Stearn et al., 1977). Actualmente, los corales escleractínios y las algas coralinas incrustantes (de aquí en adelante abreviadas como CCA por sus siglas en inglés) son los constructores más importantes (Goreau, 1963). Los exoesqueletos de los corales constituyen lo que se conoce como la estructura primaria y le confieren volumen a un arrecife de coral (Scoffin, 1992). La estructura primaria sirve de sustrato a otros organismos epilíticos que precipitan y retienen sedimentos calcáreos al reducir la turbulencia del agua (función de amortiguamiento o *baffler*; Fagerstrom, 1991; Macintyre y Marshall, 1988).

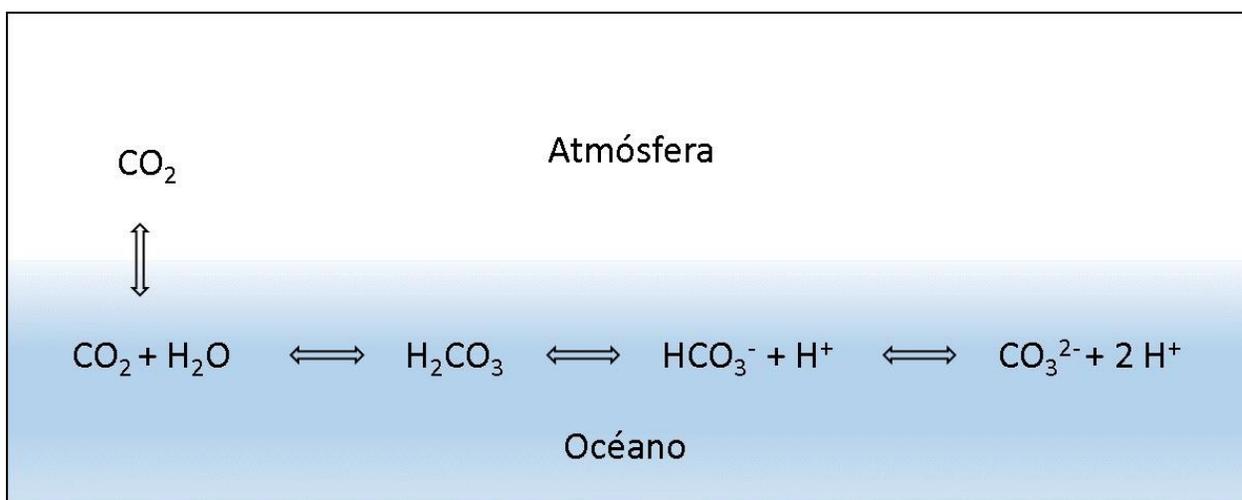
Los sedimentos y las estructuras calcáreas de los organismos incrustantes ocluyen la porosidad y le confieren mayor resistencia a la estructura arrecifal frente a procesos destructivos (Scoffin, 1992). Entre los grupos más importantes se encuentran las CCA, los foraminíferos, los briozoos, los moluscos incrustantes (gasterópodos y bivalvos), los poliquetos serpúlidos y los balanos (Martindale, 1976; Matsuda, 1989; Richter y Wunsch, 1999). Estos calcificadores secundarios son clave en la geomorfología arrecifal ya que pueden formar costras que ayudan a estabilizar el escombros coralino y aportan nuevo  $\text{CaCO}_3$  al sistema (Mallela y Perry, 2007; Perry y Hepburn, 2008; Rasser y Riegl, 2002). La incrustación es particularmente relevante en regiones donde la abundancia de cementos calcáreos es baja, ya que contribuye a preservar las estructuras arrecifales (Manzello et al., 2008).

## 1.2 Dinámica del $\text{CO}_2$ en el océano

Desde la revolución industrial, la quema de combustibles fósiles y la deforestación han incrementado en un  $\sim 50\%$  la concentración de dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) en la atmósfera (e.g., pasando 280 ppm antes de la revolución industrial a 418 ppm en 2022; NOAA, 2022). Esto ha ocasionado un incremento en la presión parcial del  $\text{CO}_2$  ( $p\text{CO}_2$ ) en el océano debido al intercambio directo con la atmósfera (Feely et al., 2009). Por

ello, en las últimas décadas la comunidad científica ha manifestado su preocupación por los efectos que este acelerado incremento en la  $p\text{CO}_2$  del océano puede tener en la química del agua superficial y sus consecuencias en los organismos calcificadores (Doney et al., 2009; Kleypas et al., 1999; Sabine et al., 2004).

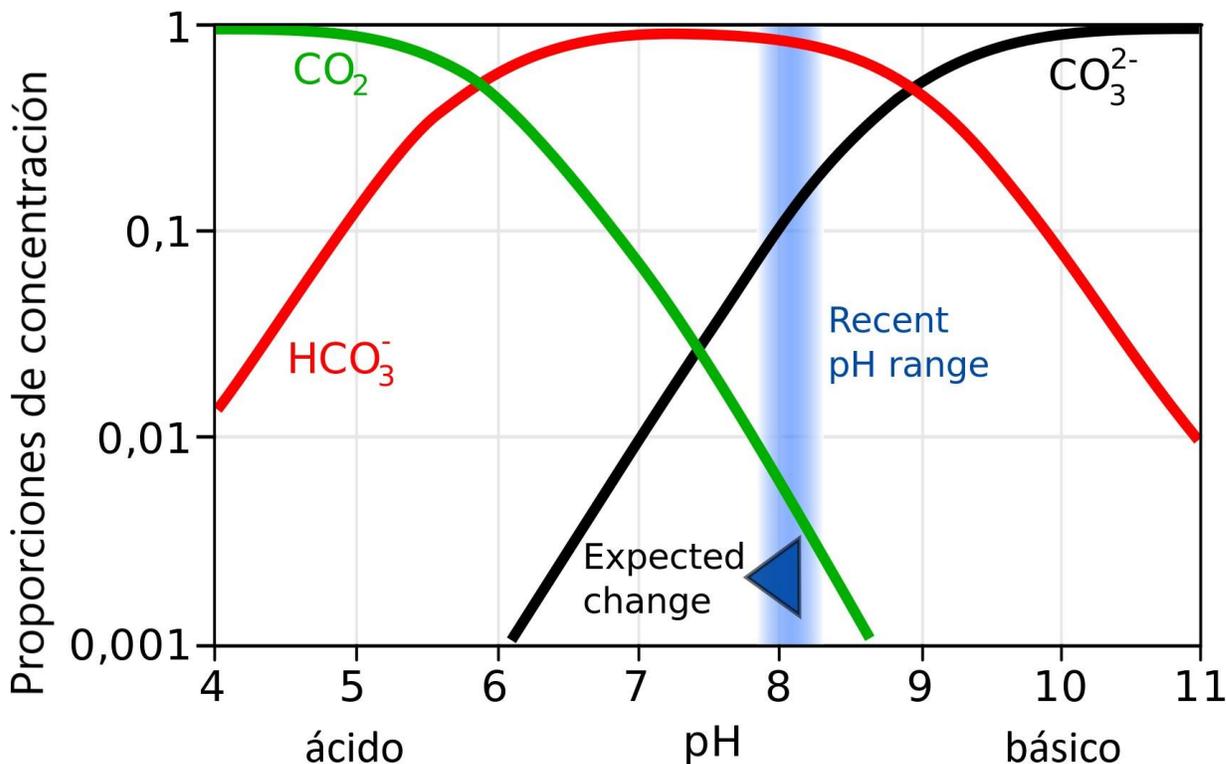
Se estima que más del 98% del carbono del sistema atmósfera-océano se almacena en los océanos como carbono inorgánico disuelto (Zeebe y Wolf-Gladrow, 2001). La ruta química del  $\text{CO}_2$  en el agua de mar se muestra en la Figura 1 **Error! No se encuentra el origen de la referencia.**. Al ingresar al océano, el  $\text{CO}_2$  reacciona con el agua y forma ácido carbónico ( $\text{H}_2\text{CO}_3$ ) que casi instantáneamente se disocia y libera un ion de bicarbonato ( $\text{HCO}_3^-$ ) y un protón ( $\text{H}^+$ ). El bicarbonato, a su vez, se disocia y libera otro protón formando un ion de carbonato ( $\text{CO}_3^{2-}$ ). Gran parte de los protones reaccionan con los iones de carbonato para formar iones de bicarbonato adicionales (Millero, 2007). El resultado es un incremento en la concentración del ion bicarbonato ( $\text{HCO}_3^-$ ) y una disminución tanto en el pH (como  $\text{pH} = -\log_{10} [\text{H}^+]$ ) como en la concentración del ion carbonato [ $\text{CO}_3^{2-}$ ] (Morse y Mackenzie, 1990).



**Figura 1.** Esquema del sistema del  $\text{CO}_2$  en el océano [modificado desde Zeebe y Wolf-Gladrow (2001)].

El  $\text{CO}_2$  acuoso ( $\text{CO}_{2(\text{aq})}$ ), así como el  $\text{HCO}_3^-$  y  $\text{CO}_3^{2-}$ , constituyen el sistema del carbono inorgánico disuelto en el agua de mar (abreviado como CID de aquí en adelante). El  $\text{H}_2\text{CO}_3$  constituye una cuarta especie, sin embargo, casi siempre se incluye junto al  $\text{CO}_{2(\text{aq})}$  debido a su concentración tan baja (Zeebe y Wolf-Gladrow, 2001). Como se puede observar en la Figura 2, en el agua de mar con condiciones normales de pH ( $\sim 8.0$ - $8.2$ ), aproximadamente el 90% del CID (CID en el gráfico) se encuentra en forma de ion bicarbonato, 9% como ion carbonato, y 1% como  $\text{CO}_2$  acuoso (Doney et al., 2009). Sin embargo, las proyecciones futuras

advierten un incremento sostenido en la  $p\text{CO}_2$  del océano hasta superar las 700 ppm (partes por millón), lo que resultará en un incremento en la concentración del  $\text{HCO}_3^-$  y al mismo tiempo una disminución en la concentración del  $\text{CO}_3^{2-}$  y en el pH (IPCC, 2001).



**Figura 2.** Diagrama de Bjerrum simple donde se muestran las proporciones relativas de  $[\text{HCO}_3^-]$ ,  $[\text{CO}_3^{2-}]$  y  $[\text{CO}_{2(aq)}]$ . Note que en el agua de mar las concentraciones relativas de estas especies del CID controlan el pH y no viceversa como el gráfico puede sugerir. Recuperado y modificado desde (Wikipedia, 2022).

El grado en el que una masa de agua se desvía del equilibrio con respecto a una fase mineral de  $\text{CaCO}_3$  representa su grado de saturación ( $\Omega$ ) y se representa con la ecuación 1:

$$\Omega = \frac{[\text{Ca}^{2+}] \cdot [\text{CO}_3^{2-}]}{K'_{sp}} \quad (1)$$

Donde  $[\text{Ca}^{2+}]$  y  $[\text{CO}_3^{2-}]$  son mediciones *in situ* de la concentración de iones de calcio y de carbonato, respectivamente, y  $K'_{sp}$  es el producto de solubilidad aparente para una determinada fase mineral de  $\text{CaCO}_3$  (calcita, aragonita, o calcita rica en magnesio).

El valor de  $K'_{sp}$  depende de la temperatura, la salinidad, la presión, y de la fase mineral o polimorfo de  $\text{CaCO}_3$  (Millero, 2007). La  $[\text{Ca}^{2+}]$  en el océano abierto se rige por procesos físicos [e.g., precipitación, evaporación, transporte por corrientes y mezcla por turbulencia; Libes (2009)], mientras que la  $[\text{CO}_3^{2-}]$  depende de reacciones químicas cuya escala temporal de ocurrencia es menor que la de los procesos físicos. Por esta razón, la variación de  $\Omega$  en el océano abierto depende mayormente de la  $[\text{CO}_3^{2-}]$ . Este punto es crucial para los organismos calcificadores debido a que la tasa de precipitación de  $\text{CaCO}_3$  es proporcional al  $\Omega$  (Broecker y Takahashi, 1966).

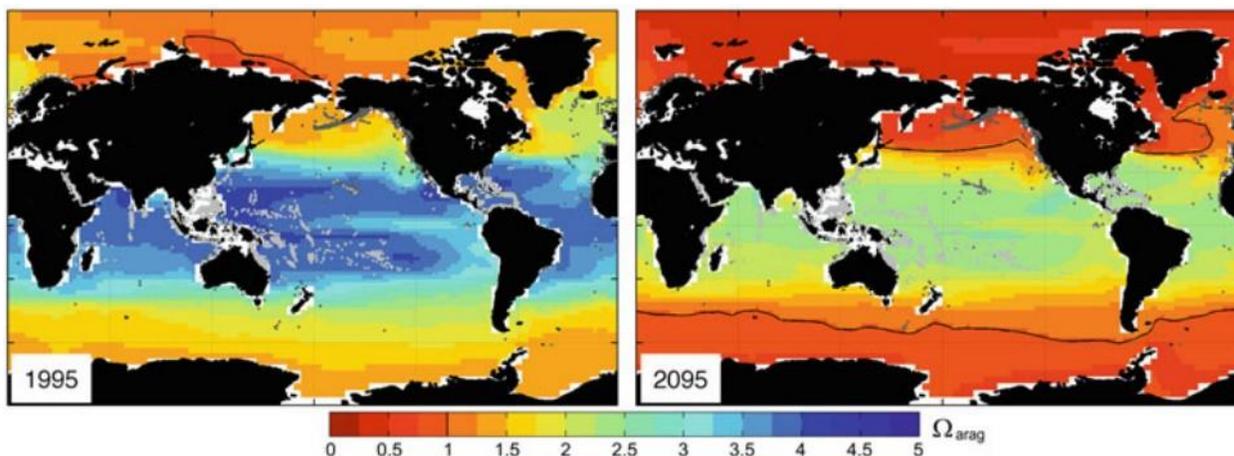
Si  $\Omega = 1$  se dice hay equilibrio y no ocurre precipitación o disolución de  $\text{CaCO}_3$ , si  $\Omega < 1$  la solución está subsaturada y se favorece la disolución y si  $\Omega > 1$  la solución está supersaturada y se favorece la precipitación (Andersson et al., 2007). Por lo tanto, una disminución en la concentración del ion carbonato se traduce en un menor  $\Omega$  y una mayor dificultad para precipitar  $\text{CaCO}_3$ . Sin embargo, la capacidad de las especies para regular el sistema ácido-base en el ambiente extracelular es clave para mantener valores altos de pH y en los sitios de calcificación (Bach et al., 2013; Gaylord et al., 2015). Muchas especies tienen capacidad limitada para realizar esta regulación debido a la fuerte demanda de energía metabólica (Pörtner, 2008) y se ha propuesto que la alimentación heterótrofa puede suplir parte de esta energía adicional (Holcomb et al., 2010; Langdon and Atkinson, 2005).

### 1.3 La acidificación del océano

La disminución del pH en el océano es un proceso conocido como “acidificación del océano” (Caldeira y Wickett, 2003; Feely et al., 2004). Algunas especies marinas son insensibles a este fenómeno (Ries et al., 2009), pero diversos estudios sugieren que aquellas que construyen arrecifes son particularmente vulnerables (Andersson et al., 2011; Doney et al., 2009; Kroeker et al., 2010). Las que depositan calcita rica en magnesio son las más amenazadas, ya que este polimorfo de  $\text{CaCO}_3$  es el más susceptible a la disolución química (Andersson y Gledhill, 2013; Morse et al., 2007).

En el Pacífico Oriental Tropical, los arrecifes de coral no se consolidan como grandes estructuras debido, entre otras cosas, a las altas tasas de bioerosión, los cambios extremos de temperatura y la alta concentración de nutrientes (Cortés, 2003; Glynn et al., 2017b). Los valores del estado de saturación del agua de mar con respecto a  $\text{CaCO}_3$  (e.g.,  $\Omega_{Ar}$ ) y el pH están entre los más bajos a nivel mundial (Libes, 2009; Millero, 2007) y las proyecciones a futuro advierten una disminución continua (Feely et al., 2009) (Figura 3). Estas condiciones se asocian a eventos de surgencias costeras que transportan agua profunda rica en

nutrientes y  $\text{CO}_2$  a la superficie (Manzello et al., 2008). En la región sur del Pacífico mexicano las surgencias costeras se intensifican como respuesta a la fuerza del viento y el agua que aflora tiene valores bajos tanto de pH ( $\sim 7.7$ ) como de saturación con respecto a  $\text{CaCO}_3$  ( $\sim 1.4$ ) (Chapa-Balcorta et al., 2015).



**Figura 3.** Valores predichos de  $\Omega_{\text{Ar}}$  en relación al incremento en la concentración de  $\text{CO}_2$  atmosférico. Recuperado de (Manzello et al., 2017).

Estas condiciones son aún más extremas en la región de Las Grandes Islas, en el Golfo de California, donde la mezcla vertical asociada a la batimetría y a las fuertes corrientes de marea (Gaxiola-Castro et al., 1978; Martínez-Díaz-de-León et al., 2006) promueven surgencias intermitentes que bajan la temperatura, el pH y el  $\Omega$  en la superficie. Además, el intercambio de masas de agua que ocurre de forma estacional genera una gran variación anual en la concentración del carbono inorgánico disuelto (Hernández-Ayón et al., 2013).

En contraste a los arrecifes tropicales donde los mayores productores de  $\text{CaCO}_3$  son los corales y las algas calcáreas, en esta región tropical-templada del Golfo de California son heterozoos tales como moluscos, briozoos, balanos y equinodermos (Halfar et al., 2004). Por ello, esta región representa un entorno ideal para estudiar la producción de carbonato de calcio por organismos incrustantes en condiciones de alta variabilidad ambiental y en el contexto de acidificación del océano.

## 1.4 Justificación

Actualmente existe una creciente preocupación por la degradación acelerada que sufren los arrecifes y las comunidades de coral en todo el mundo. Entre las principales amenazas están el calentamiento y

acidificación de los océanos, la contaminación del agua, la sobreexplotación de sus recursos pesqueros, el desarrollo costero sin regulación, y la eutrofización. Localmente, los arrecifes del Pacífico Tropical mexicano han sufrido eventos intensos de blanqueamiento y mortalidad coralina a consecuencia de los fenómenos de El Niño Oscilación del Sur (ENSO, por sus siglas en inglés), lo que podría haber ocasionado un declive en la producción de  $\text{CaCO}_3$ . Sin embargo, los calcificadores secundarios han recibido menor atención a pesar de que desempeñan importantes funciones geo-ecológicas, tales como la estabilización, el reforzamiento y la cementación (en el caso de las CCA) de las estructuras arrecifales. Este trabajo representa una contribución al conocimiento de los calcificadores secundarios en arrecifes marginales del Pacífico mexicano, con un énfasis especial en su contribución al balance de carbonatos.

## 1.5 Preguntas de estudio

Se plantean tres preguntas generales como directrices de esta investigación:

1. ¿Cuál es la variación espacio-temporal en la tasa de calcificación de los organismos incrustantes en el Pacífico mexicano?
2. Entre las superficies de PVC y de terracota ¿Qué material experimental es el más apropiado para estudiar la acreción de  $\text{CaCO}_3$  por organismos incrustantes?
3. ¿Cómo se espera que respondan los organismos incrustantes a los efectos de la acidificación del océano y a la alta disponibilidad de alimento?

## 1.6 Objetivos

### 1.6.1 Objetivo general

Evaluar el aporte de  $\text{CaCO}_3$  por organismos incrustantes en una comunidad coralina (Las Gatas, Zihuatanejo, Guerrero) y en un arrecife coralino (Islote Zacatoso, Ixtapa-Zihuatanejo, Guerrero) del Pacífico tropical mexicano (PTM), y en una comunidad coralina de la región de Las Grandes Islas (La Llave, Bahía de Los Ángeles, Baja California), en el Golfo de California (GC).

### 1.6.2 Objetivos específicos

1. Cuantificar la tasa de calcificación de organismos incrustantes durante 2 periodos de inmersión (6 y 15 meses) en Las Gatas, una comunidad coralina del PTM expuesta a un alto impacto antropogénico.
2. Cuantificar la tasa de calcificación de organismos incrustantes durante 2 periodos de inmersión (6 y 15 meses) en la comunidad coralina de La Llave y en el arrecife coralino de Islote Zacatoso.
3. Evaluar el efecto del sustrato (PVC vs. terracota) sobre la cobertura y la producción de  $\text{CaCO}_3$  de organismos incrustantes.
4. Evaluar el efecto de las variables del  $\text{CO}_2$  en la tasa de calcificación de los organismos incrustantes.

## Capítulo 2. El rol de los organismos incrustantes en una comunidad coralina del Pacífico tropical mexicano

---

### 2.1 Introducción

La cementación es el proceso que ocluye la porosidad de las estructuras arrecifales (Perry y Hepburn, 2008) y las vuelve más fuertes y resistentes a la erosión física y biológica (Perry, 1999). Este proceso ocurre por la precipitación inorgánica de cementos calcáreos constituidos principalmente de calcita rica en magnesio y aragonita (Harris et al., 1985). Los arrecifes coralinos del Pacífico oriental, donde dominan las especies de coral ramificadas del género *Pocillopora* y masivas de los géneros *Porites* y *Pavona* (Cortés, 2003), están pobremente cementados debido a la baja abundancia de cementos calcáreos, por lo que no se consolidan como arrecifes grandes y biodiversos (Manzello et al., 2008; Toth et al., 2017). Ante este escenario, las costras de  $\text{CaCO}_3$  que generan los organismos incrustantes les confieren rigidez y contribuyen sustancialmente a su preservación (Manzello et al., 2008).

Los organismos incrustantes contribuyen sustancialmente al balance de  $\text{CaCO}_3$ . Dee et al. (2021) determinaron que los organismos incrustantes produjeron entre 0.33 y 0.44  $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en arrecifes costeros del noroeste de Australia, lo que equivale al  $\sim 11.4\%$  de la producción de corales escleractínios en la región. Al analizar la composición de sedimentos calcáreos en el Caribe, Land (1979) concluyó que aproximadamente el 39.6% de un balance de 5.3  $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  fue aportado por organismos incrustantes, principalmente por CCA. Sin embargo, alrededor de tres décadas después esta contribución se redujo significativamente; de un balance de 1.24  $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , el 16.1% fue aportado por organismos incrustantes y nuevamente las CCA fueron el grupo más importante (Mallela y Perry, 2007).

De acuerdo con los autores de este último trabajo, las diferencias en el aporte de organismos incrustantes entre ambos estudios (i.e., 2.1 vs 0.2  $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) se atribuyen a las diferentes metodologías empleadas para estimar el aporte de organismos incrustantes. Sin embargo, ya que los arrecifes del Caribe han experimentado un cambio en la composición de especies de corales dominantes, pasando de especies coralinas de rápido crecimiento y altas tasas de calcificación (e.g., *Acropora* y *Orbicella*) a especies con una menor capacidad constructora (e.g., *Agaricia* y *Porites*) a partir de los años 70's (Perry et al., 2015), resulta relevante cuestionar si los factores que subyacen en el cambio en la dominancia de corales se relacionan con la disminución en la producción de  $\text{CaCO}_3$  por organismos incrustantes.

Además de la eutrofización (Jackson et al., 2014), otro factor que impacta negativamente a los arrecifes y comunidades coralinas es el aporte de sedimentos terrígenos (Rogers, 1990). El incremento en la tasa de sedimentación incrementa la turbidez del agua y atenúa la luz, lo que genera condiciones desfavorables para las especies bénticas que necesitan energía solar para crecer (Jackson et al., 2014). En el caso de las CCA, su cobertura y calcificación están relacionadas negativamente con esta variable (e.g., Basso et al., 2022). En cambio, de acuerdo con los resultados de Mallela (2013), otros grupos que no dependen directamente de la luz como los briozoos, los poliquetos serpúlidos y los balanos muestran mayor resistencia al estrés por sedimentos. Sin embargo, debido a las funciones geo-ecológicas como la cementación (Barnes y Chalker, 1990) y el reclutamiento coralino (Heyward y Negri, 1999; Morse et al., 1988) que desempeñan las CCA, el impacto a este grupo puede repercutir a todo el ecosistema.

En la región del Pacífico Oriental Tropical las presiones antropogénicas han incrementado durante las últimas dos décadas y han contribuido a una disminución progresiva de la cobertura de coral vivo (Reyes-Bonilla et al., 2021). Como resultado de la contaminación por descargas de aguas residuales y el cambio de uso de suelo, la comunidad coralina ubicada en la bahía de Zihuatanejo (Playa Las Gatas) ha experimentado una disminución en la cobertura de coral vivo (Nava y Figueroa-Camacho, 2017). Aunado a ello, el incremento en la temperatura del agua asociado a los fenómenos El Niño ha empeorado el estado de conservación de esta comunidad coralina (Nava et al., 2021), lo cual implica pérdidas potenciales en el balance de carbonatos.

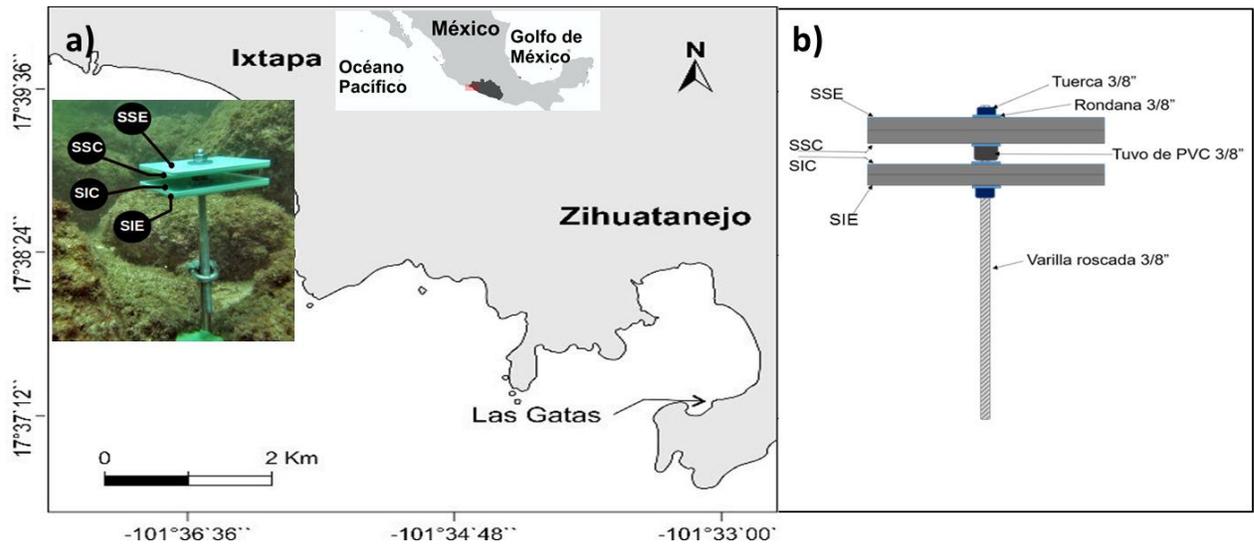
Bajo la premisa de que los organismos incrustantes pueden mitigar la disminución en el balance de carbonatos al incrementar su contribución (Morgan and Kench, 2017), el objetivo de este trabajo fue evaluar su producción de  $\text{CaCO}_3$  en esta comunidad coralina.

## **2.2 Material y métodos**

### **2.2.1 Área de estudio**

El sitio de estudio se encuentra en playa Las Gatas, que se localiza dentro y al sur de la bahía de Zihuatanejo, Guerrero (Figura 4a). Alberga una comunidad coralina dominada por especies del género *Pocillopora* que crecen en forma de pequeñas colonias dispersas sobre rocas ígneas de tamaño variado (0.2-1.5 m) (Victoria-Salazar, 2007). Las señales que indican alta degradación ambiental en esta comunidad

son las elevadas tasas de sedimentación ( $> 1 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ), la baja transparencia del agua ( $< 8 \text{ m}$ ), y la alta concentración de clorofila ( $0.8 \text{ mg m}^{-3}$ ). Otros indicadores son la baja cobertura de corales vivos ( $< 8\%$ ) y las altas coberturas de coral muerto (mayor que  $15\%$ ), algas filamentosas ( $> 50\%$ ), y escombros coralinos ( $> 9\%$ ) (Nava et al., 2014). La temperatura del agua fluctúa poco a lo largo del año, entre  $27^\circ\text{C}$  en invierno y  $31^\circ\text{C}$  en verano (Nava et al., 2021, 2022).



**Figura 4.** Sitio de estudio (a) y diagrama de una unidad experimental (b).

### 2.2.2 Colecta de organismos incrustantes

Para estudiar la comunidad de organismos incrustantes y estimar su tasa de calcificación se usaron unidades de acreción arrecifal, mejor conocidas como CAUs por sus siglas en inglés [Calcification/Accretion Units; Price et al. (2012) y Vargas-Ángel et al. (2015)]. Estas estructuras artificiales son utilizadas comúnmente por la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) en su programa de monitoreo en arrecifes del Océano Pacífico “Pacific RAMP” (Pacific Reef Assessment & Monitoring Program) y se han usado en estudios previos realizados en el Pacífico mexicano (Alvarado-Rodríguez et al., 2019; Nava et al., 2022) y en el Atlántico sur (dos Reis et al., 2016; Randi et al., 2021).

Las CAUs empleadas en este trabajo son idénticas a las empleadas en el estudio de Price et al. (2012) [ver la descripción completa del diseño, armado y procesamiento de una CAU en Johnson et al. (2022)], con la única diferencia de que aquí se usaron 4 superficies en lugar de solo 2, para facilitar el trabajo de identificación y separación de organismos en cada superficie. Especificado lo anterior, cada CAU consistió

de 4 superficies cuadradas de PVC (10 x 10 cm) armadas en pares en un tramo de 20 cm de varilla roscada inoxidable de 3/8" y con una separación entre pares de placas de 1 cm (Figura 4b).

Para mantener las CAUs aproximadamente 30 cm encima del fondo marino se fijaron de forma individual a un tramo de 40 cm de varilla inoxidable de 3/8" con una abrazadera para cable metálico de 3/8" que previamente fue clavado aproximadamente 20 cm en el sustrato rocoso y asegurado con plastilina epóxica MPT P 100 (ver fotografía insertada en la Figura 4). Cada CAU representó 4 diferentes microhábitats:

1. Superficie Superior Expuesta (SSE), orientada hacia arriba, representó aquellos microhábitats que se encuentran completamente expuestos a la luz, a la sedimentación, a la turbulencia del agua.
2. Superficie Superior Críptica (SSC), por debajo de la SSE y orientada hacia abajo, representó aquellos microhábitats que se encuentran protegidos de estas variables.
3. Superficie Inferior Críptica (SIC), frente a la SSC y orientada hacia arriba, representó aquellos microhábitats que se encuentran protegidos de la luz y la turbulencia del agua, pero potencialmente expuestos a la sedimentación por flujo horizontal.
4. Superficie Inferior Expuesta (SIE), por debajo de la SIC y orientada hacia abajo, representó aquellos microhábitats protegidos de la luz directa y de la sedimentación, pero expuestas a la turbulencia del agua.

En este sitio se colocaron 20 CAUs en abril de 2019 con la finalidad de extraer 5 unidades después de 6, 12, 18, y 24 meses. Sin embargo, debido a las restricciones derivadas de la pandemia mundial por COVID-19 y al extravío de más de la mitad de las CAUs por causas desconocidas, se tuvo que realizar una serie de cambios en las campañas de muestreo.

Explicado lo anterior, en este sitio de estudio solo fue posible extraer 2 grupos de CAUs: uno a los 6 meses (n= 4, octubre de 2019) y otro a los 15 meses (n= 4, julio de 2020). Una vez colectadas las CAUs, se desarmaron y cada superficie se secó al aire libre durante 4 horas. Enseguida, cada superficie se almacenó en una bolsa de plástico que fue etiquetada para su traslado al laboratorio con la siguiente información: sitio, periodo de inmersión, material y superficie de fijación.

### 2.2.3 Determinación de la tasa de calcificación neta

En el laboratorio, las superficies se colocaron en recipientes de plástico individuales que fueron llenados con una mezcla de agua de garrafón y cloro comercial al 4% (relación 1:1) durante 48 horas para degradar la materia orgánica. Posteriormente, se enjuagaron con agua de garrafón para eliminar los sedimentos y restos orgánicos (cuidando no perder material calcáreo) y se secaron en un horno a 60 °C por 48 horas. La calcimasa (i.e., g CaCO<sub>3</sub> seco) a nivel de grupos se obtuvo por raspar y clasificar cada estructura calcárea desde cada superficie con ayuda de pinzas y un microscopio estereoscópico (12x y 25x). Las estructuras calcáreas de los mayores grupos fueron clasificadas en una de las siguientes categorías: 1) algas coralinas incrustantes (CCA), 2) poliquetos serpúlidos, 3) moluscos sésiles (e.g. familia Vermetidae), 4) briozoos (Cheilostomados y Ciclostomados), 5) balanos, 6) moluscos móviles (e.g., patelas) y 7) misceláneo (fragmentos calcáreos no identificados).

Dada su naturaleza incrustante, la epibiosis se observó con regularidad, principalmente entre CCA y briozoos que incrustaron a otros grupos. Los balanos fueron los más incrustados, por lo que también se clasificó a los individuos de este grupo con epibiosis y se estimó la proporción de epibiontes. Para ello, se pesaron 30 balanos sobrecrecidos con CCA y 30 con briozoos (w1). Enseguida, se rasparon completamente hasta dejarlos sin costra de alga o briozoo y se volvieron a pesar (w2). La proporción de calcimasa del balano expresada en porcentaje se calculó con la ecuación 2:

$$Cb(\%) = \frac{w1}{w2} * 100 \quad (2)$$

Dónde: Cb = calcimasa del balano; w1 = peso del balano con alga o briozoo; w2 = peso del balano solo (raspado).

La proporción de calcimasa perteneciente a CCA o briozoo se calculó como: 100-Cb. En promedio, cuando un balano fue sobrecrecido por CCA, el 64% de la calcimasa fue del balano y el 36% del alga, mientras que cuando un balano fue sobrecrecido por briozoos el 83% de la calcimasa fue del balano y el 17 % del briozoo (CV < 25%, en ambos casos). Finalmente, tanto las costras de CCA y briozoos como los tubos de poliquetos espirórbidos adheridos a las superficies, se rasparon y pesaron por separado. La calcimasa de todos los grupos se pesó con una balanza analítica (± 0.001 g).

La tasa de calcificación neta del ensamblaje de organismos incrustantes se calculó como el cociente entre la calcimasa depositada sobre las cuatro superficies de una CAU (g) y la suma de sus áreas (cm<sup>2</sup>) y el tiempo de inmersión (días). Como se obtuvo la calcimasa en cada superficie y para cada grupo, también se estimó la tasa de calcificación para cada superficie (microhábitat) y cada grupo taxonómico. Por último, las tasas de calcificación se escalaron a kg m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> para contrastar nuestros resultados con los de otros estudios. Cabe señalar que en este trabajo el diseño experimental utilizado no permite cuantificar la tasa de calcificación bruta, para lo cual es necesario excluir aquellos agentes que causan erosión de estructuras calcáreas, como el uso de jaulas de exclusión para evitar la bioerosión (Johnson et al., 2022).

Para conocer la composición mineralógica de las estructuras calcáreas de cada grupo de organismos incrustantes, se realizó una extensa revisión de literatura. De acuerdo a esta revisión, las familias de moluscos incrustantes y móviles encontrados en las CAUs (e.g., Vermetidae y Patellidae, respectivamente) depositan estructuras calcáreas de aragonita (Chave, 1984; Vargas-Ángel et al., 2015), mientras que los tubos de poliquetos serpúlidos, los caparzones de balanos y los exoesqueletos de briozoos son mayormente de calcita (Lombardi et al., 2011; Morse y Mackenzie, 1990; Vinn et al., 2008). Las CCA son el único grupo encontrado que deposita calcita rica en magnesio (Basso y Granier, 2012; Chave, 1954; Morse y Mackenzie, 1990). Con esta información se estimó la composición relativa (%) de los tres polimorfos de CaCO<sub>3</sub> presentes en las CAUs con los datos de calcimasa a nivel de grupos.

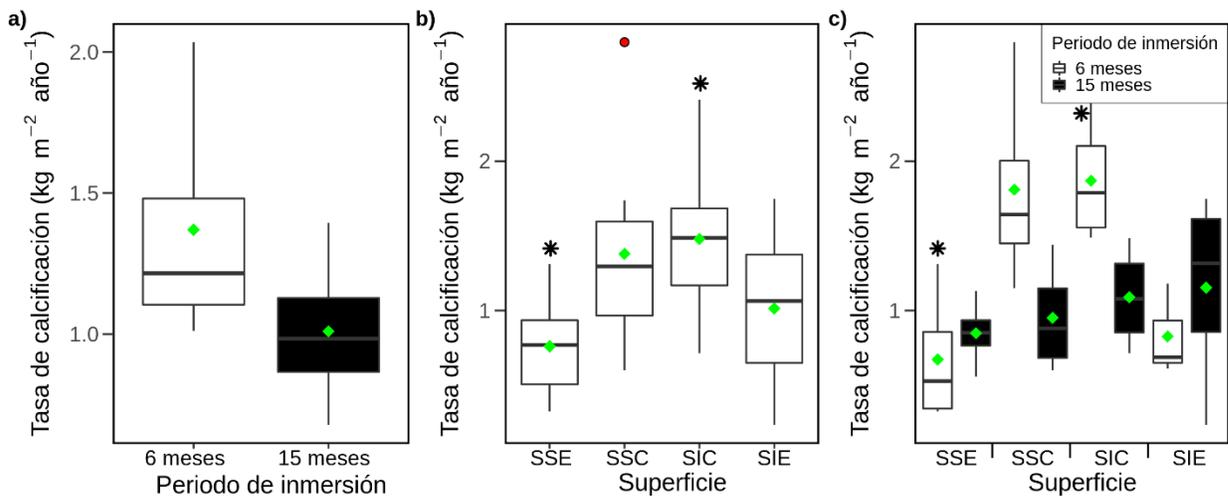
#### 2.2.4 Análisis de datos

Para evaluar el efecto del periodo de inmersión (6 y 15 meses) y el microhábitat (SSE, SSC, SIE, y SIE) sobre la tasa de calcificación neta, se aplicó un análisis de varianza de dos factores (ANOVA de efectos mixtos). Este mismo procedimiento estadístico se replicó para cada grupo de organismos incrustantes seguido de un test de comparaciones pareadas (Pairwise *t* test) cuando el factor microhábitat o la interacción fueron significativos con el objetivo de conocer entre que pares de tratamientos específicos ocurrieron las diferencias.

No se detectó violación de los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los residuales en ninguno de los casos (pruebas de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente). Todos los gráficos y análisis estadísticos se realizaron en R v. 4.2.0 (R Core Team, 2022) con las paqueterías *ggplot2* (Wickham, 2016) y *car* (Fox y Weisberg, 2019).

## 2.3 Resultados

La tasa de calcificación neta (media  $\pm$  DE) disminuyó de  $1.37 \pm 0.46 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  a los 6 meses a  $1.01 \pm 0.29 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  a los 15 meses, pero esta disminución no fue estadísticamente significativa ( $F_{1, 23} = 3.4$ ,  $p = 0.08$ ; Figura 5a; Tabla 1). A nivel de microhábitat, fue mayor en las superficies inferiores crípticas que en las superiores expuestas ( $F_{3, 23} = 3.8$ ,  $p = 0.02$ ; Figura 5b). La interacción entre el período de inmersión y el microhábitat fue significativa ( $F_{3, 23} = 3.3$ ,  $p = 0.04$ ); la tasa de calcificación fue mayor en las superficies inferiores crípticas que en las superiores expuestas únicamente a los 6 meses (Figura 5c).



**Figura 5.** Diagrama de caja y bigotes que muestra la tasa de calcificación neta por periodo de inmersión (a), superficie (b), y periodo de inmersión-superficie (c). Los rombos de color verde representan la media y el punto rojo en b es un valor extremo. Diferencias estadísticas entre superficies se indican con un asterisco.

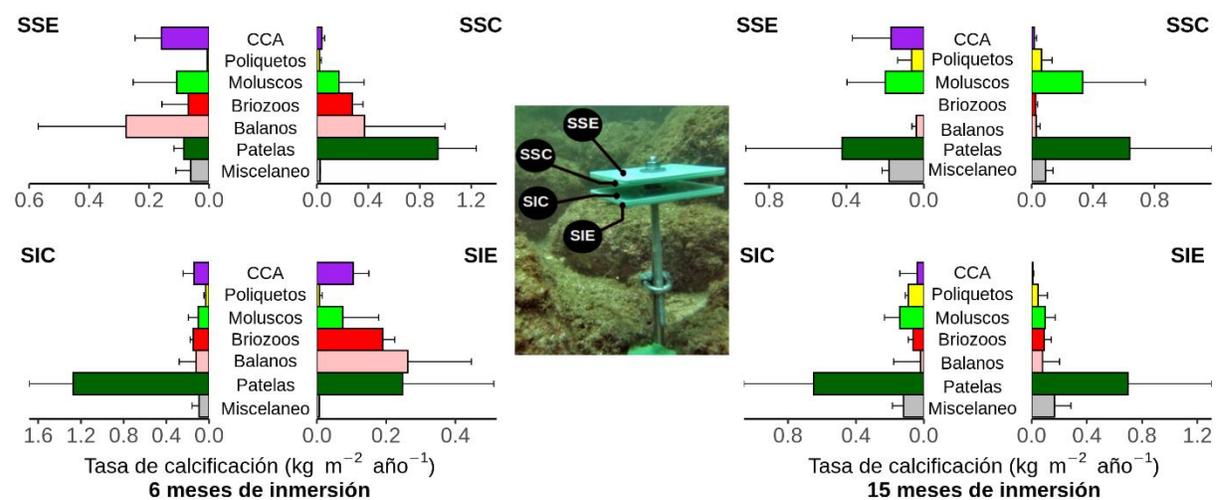
A nivel de grupos (Figura 6), las CCA no mostraron diferencias significativas en su tasa de calcificación entre periodos de inmersión ( $F_{1, 15} = 1.398$ ,  $p = 0.255$ ) o superficies ( $F_{3, 15} = 1.7347$ ,  $p = 0.203$ ), aunque, en general fue mayor a los 6 meses ( $0.12 \pm 0.08 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y mayor en las superficies superiores expuestas bien iluminadas ( $0.16 \pm 0.14 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ). Similarmente, los poliquetos serpúlidos no mostraron diferencias significativas en su tasa de calcificación entre periodos de inmersión ( $F_{1, 17} = 2.310$ ,  $p = 0.147$ ) o superficies ( $F_{3, 17} = 0.428$ ,  $p = 0.735$ ), aunque en promedio fue 3.7 veces más alta a los 15 meses ( $0.066 \pm 0.059 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) que a los 6 meses ( $0.018 \pm 0.015 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ). Los briozoos mostraron una disminución significativa ( $F_{1, 19} = 5.443$ ,  $p = 0.031$ ) en su tasa de calcificación a los 15 meses ( $0.057 \pm 0.042 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) con respecto a la registrada a los 6 meses ( $0.177 \pm 0.095 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y no hubo diferencias entre superficies ( $p > 0.05$ ).

**Tabla 1.** Resultados del ANOVA de dos factores (efectos mixtos) basado en datos de tasa de calcificación a nivel de microhábitat (superficies) durante los dos periodos de inmersión (6 y 15 meses).

Factor	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	Valor de F	Valor de <i>p</i>
Periodo de inmersión (P)	1	0.77	0.77	3.41	0.08
Superficie (S)	3	2.58	0.86	3.82	0.02
P X S	3	2.21	0.74	3.27	0.04
Residuales	23	5.18	0.23		

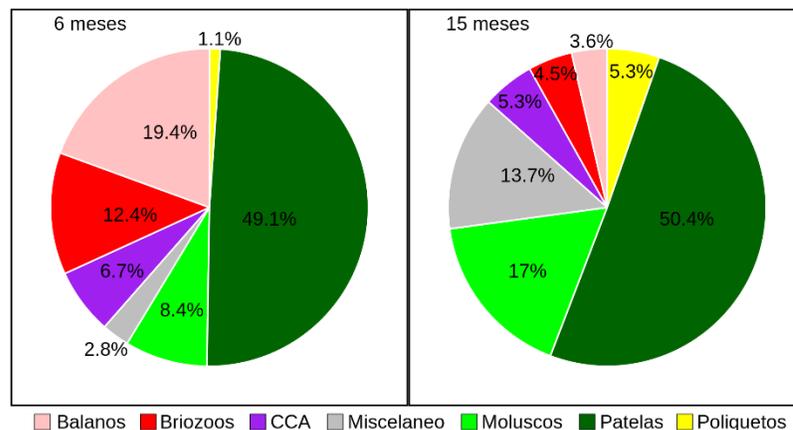
La interacción entre factores fue significativa debido a que no se encontraron briozoos en la SSE a los 15 meses. Los moluscos y los balanos no mostraron cambios significativos entre periodos de inmersión o superficies ( $p > 0.05$  en todos los casos), sin embargo, la tasa de calcificación de los balanos disminuyó, en promedio, hasta 6.5 veces a los 15 meses ( $0.039 \pm 0.054 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) comparada con la obtenida a los 6 meses ( $0.258 \pm 0.349 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ).

Las patelas tampoco mostraron cambios en su tasa de calcificación entre periodos de inmersión o superficies ( $p > 0.05$  en ambos casos), sin embargo, en general fue un orden de magnitud más alta en las superficies protegidas de la luz (SSC, SIC y SIE) que en las expuestas a la luz directa (SSE) a los 6 meses (e.g.,  $0.872 \text{ vs. } 0.084 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), mientras que a los 15 meses estas diferencias disminuyeron ( $0.66 \text{ vs. } 0.42 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ).



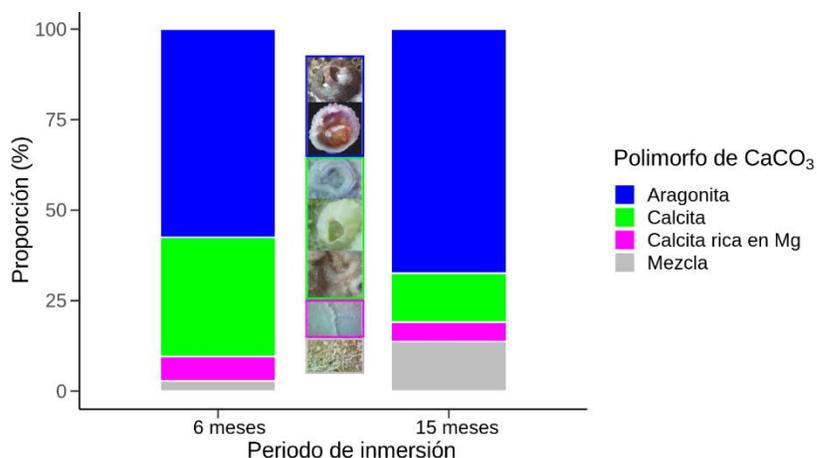
**Figura 6.** Tasa de calcificación a nivel de microhábitat durante ambos periodos de inmersión. SSE= Superficie superior expuesta, SSC= superficie superior críptica, SIC= Superficie inferior críptica, SIE= Superficie inferior expuesta

Del total de calcimasa depositada a los 6 meses (100.8 g), las patelas fueron el grupo que más contribuyó (49.1%) seguido de los balanos (19.4%), los briozoos (12.4%), y los moluscos sésiles (8.4%). A los 15 meses (205.9 g), nuevamente las patelas fueron el mayor contribuyente (50.4%) seguido de los moluscos sésiles (17%), los poliquetos serpúlidos y las CCA (5.3% cada uno). Entre periodos de inmersión, las CCA no mostraron cambios sustanciales en su contribución porcentual (5.3–6.7%), mientras que la de balanos y briozoos disminuyó a los 15 meses, y la de poliquetos serpúlidos y moluscos sésiles incrementó (Figura 7).



**Figura 7.** Gráfica de pastel basada en datos de contribución porcentual de los diferentes grupos de organismos incrustantes a la calcimasa total estimada durante los dos periodos de inmersión.

Durante ambos periodos de inmersión, la aragonita fue el polimorfo de  $\text{CaCO}_3$  con mayor presencia en las CAUs (57–67%) seguido de la calcita (13–33%) y la calcita rica en magnesio (5–7%). Una mezcla de los tres polimorfos representó entre el 3% y el 14% de la calcimasa total (Figura 8).



**Figura 8.** Proporción de polimorfos de  $\text{CaCO}_3$  encontrados en las CAUs.

## 2.4 Discusión

Para conocer la producción biológica de  $\text{CaCO}_3$  de un arrecife es necesario conocer el aporte de los calcificadores primarios y secundarios (Perry et al., 2012). En el Pacífico mexicano, los estudios sobre producción de  $\text{CaCO}_3$  en ambientes arrecifales se han realizado casi exclusivamente en corales escleractínios, dejando de lado a los organismos incrustantes [cómo un ejemplo véase revisión sobre almacenes de  $\text{CaCO}_3$  hecha por Norzagaray-López et al. (2018)]. Los resultados de este trabajo mostraron que el aporte de organismos incrustantes es sustancial, ya que depositan entre 1.0 y 1.4  $\text{kg de CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en la comunidad coralina Las Gatas.

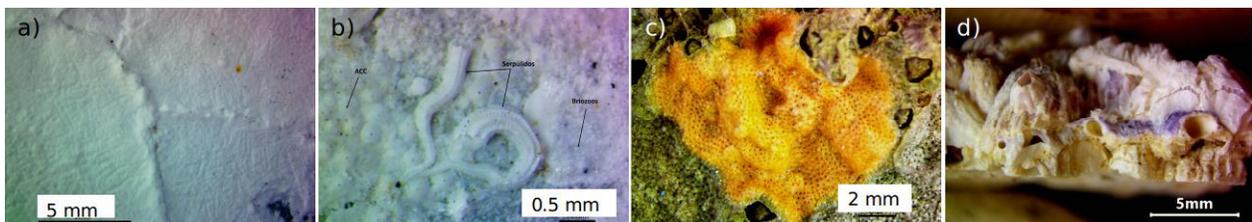
Estos valores son altos en comparación con los del Océano Índico (Dee et al., 2021) y el Caribe (Hepburn et al., 2014; Kuffner et al., 2013; Mallela, 2013), donde los organismos incrustantes exhiben tasas de calcificación de 0.24–0.62  $\text{kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  y 0.0002–1.09  $\text{kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , respectivamente. Cabe destacar que el grupo más importante en estas regiones fueron las algas calcáreas mientras que en Las Gatas fueron heterótrofos, ya que de los 0.309  $\text{kg de CaCO}_3$  que fueron depositados, las CCA contribuyeron solo con el 6% (Figura 7). Los resultados mostraron que la duración de los sustratos experimentales *in situ* es un factor clave en la acreción de  $\text{CaCO}_3$  por calcificadores secundarios.

Aunque el análisis estadístico sugiere que la tasa de calcificación no varía significativamente entre periodos de inmersión (Tabla 1), se pudo apreciar, al menos visualmente, que fue mayor a los 6 meses que a los 15 (Figura 4a). Esta tendencia de disminución temporal en la tasa de calcificación de organismos incrustantes ya se ha observado previamente (Alvarado-Rodríguez et al., 2019, 2022; Orrante, 2017) y se relaciona con la disminución del espacio libre para colonizar y las interacciones interespecíficas que ocurren a través de la sucesión ecológica.

De acuerdo con el modelo de *facilitación* propuesto por Connell y Slatyer (1977), los primeros organismos que arriban a las superficies experimentales (i.e., espacio disponible) son las especies pioneras, capaces de modificar las características del sustrato y mejorar el establecimiento de otras especies. En Las Gatas, las especies pioneras fueron las CCA, los poliquetos serpúlidos, los moluscos y los balanos (Figura 9). Las tasas de calcificación de estos grupos, excepto la de los poliquetos, fueron más altas a los 6 meses que a los 15 meses (Figura 6), y esta disminución temporal resultó en la reducción observada de ~40% en la tasa de calcificación general del ensamblaje (Figura 5a).

El espacio libre para colonizar es un recurso esencial en las comunidades bénticas (Taylor, 2016). Durante la primera fase de la sucesión temprana, las especies pioneras (en la mayoría solitarias) rápidamente colonizan y dominan los sustratos libres (Figura 9a y b) (Choi, 1984; Martindale, 1992; Steneck, 1986), pero conforme el tiempo transcurre la competencia se agudiza y el espacio se vuelve un recurso limitante (Connell y Slatyer, 1977). Esta condición fue observada en este trabajo, ya que las especies solitarias de rápido crecimiento fueron sobrecrecidas por especies coloniales en las superficies experimentales que permanecieron 15 meses *in situ* (Figura 9c).

La superioridad competitiva que tienen las especies coloniales sobre las solitarias se debe a sus diferentes estrategias reproductivas, ya que mientras las especies solitarias se reproducen exclusivamente por la vía sexual, las especies coloniales muestran varias formas de reproducción asexual como la gemación y la fisión (Jackson, 1977). Sin embargo, en una tercera fase de la sucesión temprana se observó que las especies coloniales fueron sobrecrecidas por una nueva generación de especies solitarias, lo que generó capas alternas de organismos incrustantes de más de 5 mm de espesor, especialmente en las superficies protegidas de la luz y los sedimentos (Figura 9d). Hedeny et al. (2020) estudiaron la sucesión ecológica de organismos incrustantes en el litoral rocoso del mar Mediterráneo y observaron un patrón similar, ya que los balanos y poliquetos serpúlidos fueron capaces de asentarse y crecer encima de los briozoos.

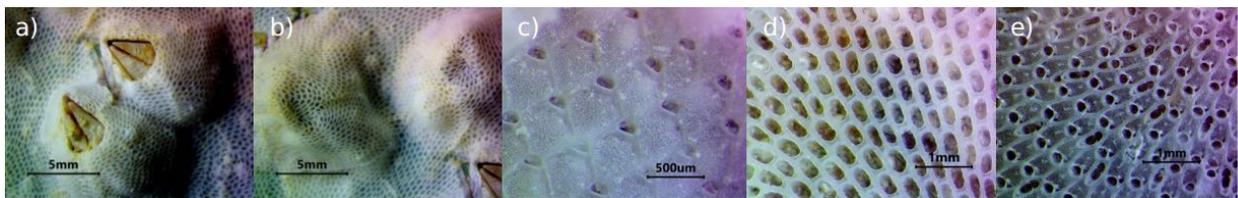


**Figura 9.** Organismos incrustantes presentes durante la sucesión temprana en las superficies experimentales. En una primera fase se observan organismos pioneros como las CCA (a) y los poliquetos serpúlidos (b). En una segunda fase los organismos coloniales sobrecrecen a los solitarios (c) y el proceso se repite en fases subsiguientes generando capas alternas de organismos incrustantes (d).

Las mayores tasas de calcificación de las patelas y de los balanos a los 6 meses se debe también a su tasa de crecimiento, que es rápida al inicio de su ciclo de vida y decae exponencialmente conforme llegan a la edad adulta (Jackson, 1977). Además, el sobrecrecimiento que estos grupos experimentaron por organismos coloniales fue de dos tipos: no letal (Figura 10a) cuando no fueron completamente sepultados y letal (Figura 10b) cuando esto ocurrió. El segundo escenario implica que la contribución de los grupos solitarios a la precipitación de  $\text{CaCO}_3$  se detuvo y la de especies coloniales ganó importancia. Sin embargo,

la contribución de estos últimos fue sustancialmente menor en comparación con la de los sepultados. Esto sugiere que la dominancia que un grupo ejerce en términos de cobertura (Figura 10c, d y e) no necesariamente refleja dominancia en términos de tasa de calcificación.

De lo anterior se puede inferir que las formulaciones que estiman la tasa de calcificación de organismos incrustantes a nivel de grupos a partir de su cobertura relativa no representan su tasa de calcificación real (e.g., Morgan and Kench, 2017; Price et al., 2012) y se debería optar por realizar mediciones directas en sustratos naturales o artificiales como en este trabajo y en otros realizados previamente (Alvarado-Rodríguez et al., 2019; Goh et al., 2021; Kuffner et al., 2013; Mallela, 2013; Roik et al., 2016).

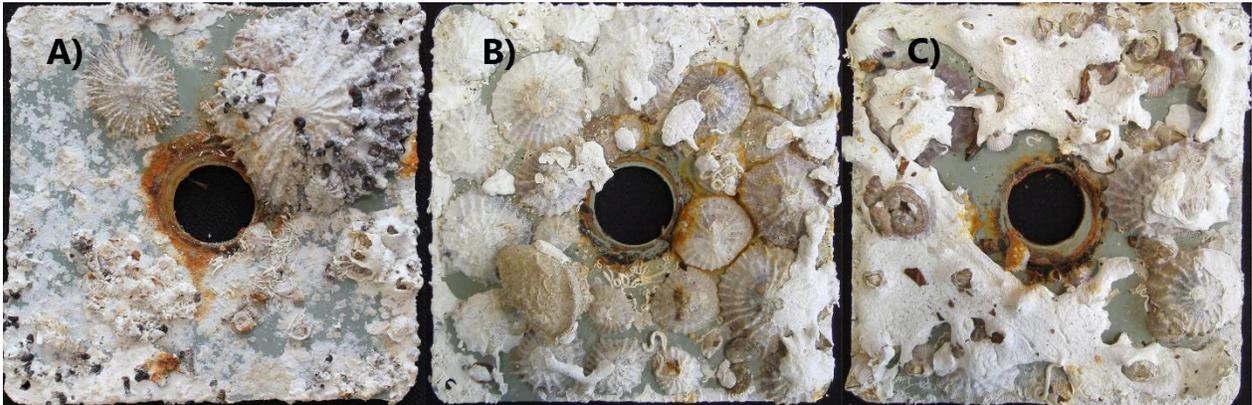


**Figura 10.** Fotografías de organismos solitarios sobrecrecidos por briozoos sin ser sepultados (a) y sepultados completamente (b). Tres especies de briozoos Cheilostomados con diferente estructura calcárea pero igual forma de crecimiento (c, d, y e).

Las superficies expuestas y crípticas de una CAU reproducen parcialmente la complejidad topográfica de los sustratos naturales (Johnson et al., 2022). En Las Gatas, la tasa de calcificación fue mayor en las superficies crípticas que en las expuestas a los 6 meses debido a que las patelas mostraron una mayor preferencia por las SIC donde calcificaron hasta  $1.3 \pm 0.4 \text{ kg de CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  (media  $\pm$  DE, Figura 6). A los 15 meses la tasa de calcificación de este grupo incrementó en las superficies expuestas, pero disminuyó en las crípticas, por lo que las diferencias entre superficies no fueron significativas (Figura 5c). Ya que la disponibilidad de alimento pelágico estimula el reclutamiento (Minchinton y McKenzie, 2008) y la tasa de crecimiento (Sanford y Menge, 2001) de moluscos y balanos, es posible que estos grupos se hayan beneficiado de la condición estrófica que prevalece en Las Gatas (Nava et al., 2014).

El pastoreo que realizan las patelas disminuye la cobertura de algas (Safriel y Erez, 1987), por lo que esto contribuye a explicar las bajas tasas de calcificación de las CCA, incluso en las superficies expuestas donde las patelas estuvieron presentes de manera regular (Figura 11A). En este mismo sentido, cuando las patelas compiten por el espacio pueden empujar y desprender de los sustratos a especies incrustantes (Safriel et al., 1994), lo cual explica su alta abundancia en las superficies crípticas (Figura 11B). Sin embargo, como se explicó líneas arriba, conforme la sucesión avanza las especies incrustantes con crecimiento colonial

comienzan a ganar importancia y esto fue corroborado aquí, ya que se observó capas de briozoos y tunicados que comenzaron a cubrir a las patelas y otros organismos solitarios (Figura 11C).



**Figura 11.** Fotografía de patelas que colonizaron las superficies expuestas donde controlaron el crecimiento de algas coralinas (A) y en crípticas donde fueron abundantes y dominaron el espacio al inicio (B) pero que fueron sobrecrecidas por especies coloniales conforme la sucesión avanzó (C).

Cuando los sustratos experimentales se instalan *in situ*, antes de ser colonizados por organismos bénticos adsorben moléculas orgánicas (tales como glucoproteínas y polisacáridos) que modifican sus condiciones físico-químicas; proceso conocido como *acondicionamiento* [“conditioning film” o “the molecular film” en inglés (Taylor et al., 1997)]. Este proceso es indispensable para la formación del biofilm o biopelícula (Jain y Bhosle, 2009) que se genera en el transcurso de horas o días (Mieszkin et al., 2013). La colonización de los sustratos experimentales ocurre unos días después por la interacción entre el biofilm y las larvas competentes (Carpizo-Ituarte y Hadfield, 1998; Encomendero y Dupré, 2003; Huang y Hadfield, 2003; Olabarria, 2002).

Ya que el material de los sustratos experimentales influye en el desarrollo de las comunidades bénticas (Harriott y Fisk, 1987; Kennedy et al., 2017; Mallela et al., 2017), es posible que las tasas de calcificación de los organismos incrustantes también sean afectadas, sin embargo, no se tiene información al respecto. En el capítulo siguiente se aborda este tema, con un énfasis especial en la comparación entre superficies de PVC y de terracota, dos de los sustratos experimentales más utilizados. Además, se analiza la dominancia de grupos no solo en la producción de  $\text{CaCO}_3$ , sino también en la ocupación del espacio (i.e., cobertura).

## Capítulo 3. Producción de $\text{CaCO}_3$ por organismos incrustantes en el Pacífico mexicano y el Golfo de California

---

### 3.1 Introducción

Como se mostró en el capítulo anterior, los organismos incrustantes contribuyen sustancialmente a la producción de  $\text{CaCO}_3$  y su aporte puede ser particularmente importante en sitios donde los corales enfrentan condiciones de estrés ambiental (Alvarado-Rodríguez et al., 2019; Mallela, 2013; Morgan y Kench, 2017). Aunado a lo anterior, existe una gran variación espacial en la producción secundaria de  $\text{CaCO}_3$  potencialmente relacionada a la variabilidad en las condiciones fisicoquímicas del agua.

El componente ambiental juega un rol clave ya que determina el desempeño de los organismos (Pörtner y Farrell, 2008). La acidificación del océano, por ejemplo, tiene efectos potencialmente negativos en las especies marinas, y en el caso de los organismos incrustantes sus efectos son variados y dependen del grado de susceptibilidad (Ries et al., 2009). La sensibilidad de este gremio se debe no solo al hecho de que son calcificadores, sino a que al mismo tiempo son sésiles y tienen una capacidad limitada para regular el pH extracelular (Pörtner, 2008).

Adicionalmente, la composición mineralógica de sus estructuras calcáreas determina la susceptibilidad a la disolución química: la calcita rica en magnesio se disuelve con mayor facilidad, seguido de la aragonita y finalmente la calcita (Morse y Mackenzie, 1990). Bajo el escenario en el cual las emisiones antropogénicas de  $\text{CO}_2$  a la atmósfera siguen incrementando, las condiciones fisicoquímicas de la superficie del océano seguirán cambiando en perjuicio de aquellos organismos calcificadores con alta susceptibilidad, así como los procesos ecológicos asociados a ellos (Andersson et al., 2011; Doney et al., 2009; Feely et al., 2004; Kroeker et al., 2010).

En el Pacífico Oriental Tropical, el bajo pH y las altas concentraciones de nutrientes limitan el desarrollo de las estructuras arrecifales (Cortés, 2003; Glynn et al., 2017a). Como se comentó en el capítulo 1, los valores de  $\Omega_{Ar}$  son más bajos que en otros océanos debido al afloramiento de agua rica en  $\text{CO}_2$  (Manzello et al., 2008). Esta condición se recrudece aún más en la región de Bahía de Los Ángeles en el Golfo de California debido a las bajas temperaturas y a la eleva la concentración de carbono inorgánico disuelto (CID) en la superficie debido a la intensa mezcla vertical asociada a la batimetría y a las corrientes de marea

(Gaxiola-Castro et al., 1978; Hernández-Ayón et al., 2013). Por lo tanto, estas regiones son ideales para estudiar la producción de  $\text{CaCO}_3$  de organismos incrustantes en condiciones de alta variabilidad ambiental.

Los estudios sobre producción de  $\text{CaCO}_3$  por organismos incrustantes han optado por utilizar sustratos experimentales debido a las dificultades técnicas asociadas al uso de sustratos naturales. Las superficies de cloruro de polivinilo (PVC) y las de terracota (TCT) están entre los más preferidos (Alvarado-Rodríguez et al., 2021; dos Reis et al., 2016; Fairfull y Harriott, 1999; Hepburn et al., 2014; Khalaman et al., 2016; Mallela, 2007, 2013; Price et al., 2012; Randi et al., 2021; Vargas-Ángel et al., 2015). No obstante, el tipo de material puede afectar el desarrollo de las comunidades que se establecen (Field et al., 2007; Siddik et al., 2018).

Los tubos de PVC orientados verticalmente, por ejemplo, son preferidos por las CCA debido a que potencian su crecimiento extensivo y al mismo tiempo no son un buen sustrato para las larvas de los invertebrados (Mallela et al., 2017). Si en lugar de tubos se utilizan placas o superficies planas, los resultados cambian radicalmente. Kennedy et al. (2017), por ejemplo, observaron que el dominio de las CCA se desvanece frente al de invertebrados cuando se les ofrecen superficies cuadradas de PVC.

Esto sugiere que, además del material, la orientación de los sustratos experimentales tiene un efecto en la estructura de las comunidades bénticas (Connell, 1999; Glasby, 2000; Saunders y Connell, 2001). Este efecto se explica por el grado de exposición a variables ambientales como la incidencia de luz (Choi y Ginsburg, 1983; Steneck y Adey, 1976), el régimen de sedimentación (Maughan, 2001) y la turbulencia del agua (Martindale, 1992) y a otros factores como la competencia, la depredación y la disponibilidad de alimento (Jackson y Winston, 1982).

Diversos estudios respaldan la hipótesis de que el tipo de material y su orientación tienen un efecto en la colonización y en el desarrollo de las comunidades bénticas (Andersson et al., 2009; Antoniadou et al., 2010; Azevedo et al., 2006). Sin embargo, el efecto que estos factores pueden tener sobre la producción de  $\text{CaCO}_3$  ha sido poco abordado y nuestro conocimiento al respecto es limitado.

En este capítulo se evalúa la hipótesis de que el material tiene un efecto en la tasa de calcificación de los organismos incrustantes. Para lograr este objetivo se comparó la tasa de calcificación de los organismos incrustantes a nivel de ensamblaje (e.g., total) y a nivel de grupos en superficies de PVC y de terracota. Además, se evaluó la hipótesis de que la alta disponibilidad de alimento pelágico afecta de forma distinta la calcificación de grupos autótrofos y heterótrofos.

## 3.2 Material y Métodos

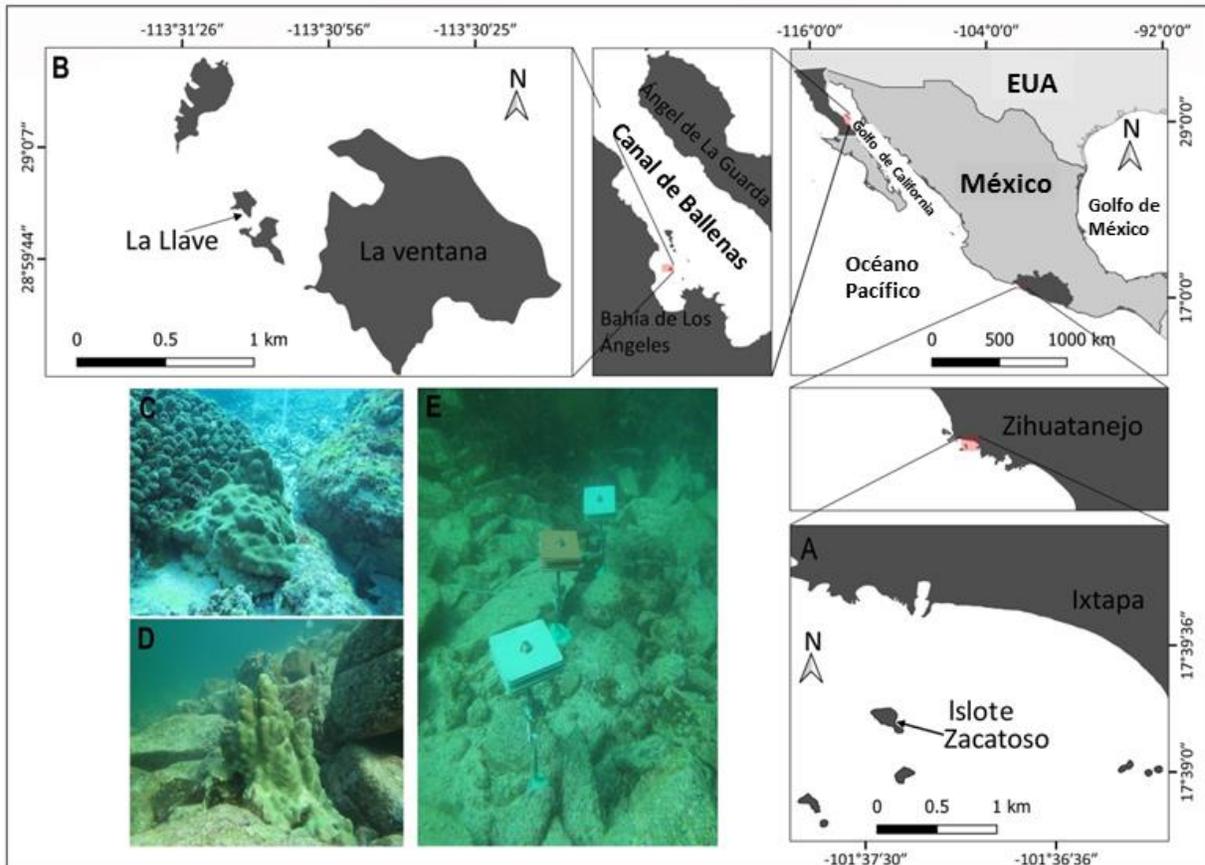
### 3.2.1 Área de estudio

El Islote Zacatoso (17°39'14.5"N, 101°37'18.7"O, Figura 12A) se localiza frente a Ixtapa-Zihuatanejo, Guerrero en el Pacífico tropical mexicano (PTM). Aunque se localiza dentro de un área marítima prioritaria este sitio no cuenta con ningún estatus de protección legal (Nava y Ramírez-Herrera, 2011). La temperatura del agua superficial del mar (TSM) varía poco a lo largo del año, entre 26°C en invierno y 31°C en verano (Nava et al., 2021) y la mayor fuente de variabilidad interanual es promovida por el fenómeno El Niño que incrementa la temperatura superficial del mar (TSM), al tiempo que hunde la termoclina y la nutriclina (Fiedler y Talley, 2006). En este sitio se encuentra un arrecife coralino tipo parche, donde *Pocillopora* es el género de coral más importante en términos de cobertura. El arrecife se extiende desde 1m hasta 10 m de profundidad y cubre un área aproximada de 1.9 hectáreas (López-Pérez et al., 2012; Nava et al., 2021).

Por otro lado, Isla La Llave (28°59'52.6"N 113°31'13.2"O, Figura 12B) se localiza frente a Bahía de Los Ángeles, en la región de Las Grandes Islas del Golfo de California, un área con una marcada estacionalidad y con una alta productividad primaria asociada a afloramiento de agua rica en nutrientes (Hernández-Nava y Álvarez-Borrego, 2013; Simpson et al., 1994; Torres-Delgado et al., 2013). En Isla La Llave e islas vecinas existen abundantes colonias pequeñas de *Porites panamensis* (diámetro < 50 cm) que crecen sobre sustrato rocoso de origen volcánico entre 2 y 6 m de profundidad. La TSM varía entre 16 °C en invierno y 30° C en verano (Soto-Mardones et al., 1999). La Llave, a diferencia de Islote Zacatoso, sí cuenta con estatus de protección legal por encontrarse dentro de la reserva de la biosfera Bahía de Los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes (Danemann y Ezcurra, 2008).

### 3.2.2 Variables ambientales derivadas de sensores remotos

En los dos sitios de estudio se evaluó la variabilidad temporal en la temperatura de la superficie del mar (TSM) y la concentración de clorofila *a* (Chl-*a*), como un *proxy* de la productividad primaria. Para esto se descargaron imágenes del sensor satelital MODIS-Aqua suministradas por uno de los centros de distribución de datos de la NASA (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>). Las imágenes eran promedios mensuales (enero de 2019 a diciembre de 2020) con una resolución espacial de 4 km.



**Figura 12.** Localización de los sitios de estudio (A y B). Se muestran detalles del fondo y comunidades coralinas en Islote Zacatoso (C) y en La Llave (D), así como algunas CAUs instaladas (E).

### 3.2.3 Variables ambientales registradas *in situ*

La temperatura y salinidad de la superficie del mar se midieron con una sonda multiparámetros (Yellow Springs Instruments, Yellow Springs, USA). Adicionalmente, se instalaron sensores de temperatura (HOBO Pendant® Temperatura/Luz Data Logger HOBO, USA) junto a las estructuras experimentales (~4-6 m de profundidad), programados para registrar esta variable cada 15 minutos durante cada campaña de muestreo que duró entre 1 y 3 días.

Para evaluar el régimen de sedimentación al que están expuestos los organismos incrustantes en los sitios de estudio, se cuantificó la tasa de sedimentación bruta con trampas de sedimentos. Estas consistieron en tubos de acrílico de 30 cm de altura y 8 cm de diámetro de la boca, una buena relación altura-diámetro para la estimación de esta variable (Gardner, 1980; Storlazzi et al., 2011). En cada sitio, se instalaron 6 trampas dispuestas en pares en tubos de PVC de 1 m de largo, anclados verticalmente a 5 m de profundidad por periodos de 3 días. Al final de cada muestreo los sedimentos recolectados se enjuagaron

con agua dulce para eliminar las sales antes de obtener su peso seco (Cortés y Risk, 1985). Para calcular la tasa de sedimentación (escalada a  $\text{kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) el peso del sedimento (g) de una trampa fue dividido por el área de la boca de la trampa ( $\text{cm}^2$ ) y a su vez por el tiempo de inmersión de la trampa (días).

La transparencia del agua (m), considerada como un indicador de la disponibilidad de luz, se obtuvo mediante la técnica del disco de Secchi (Edinger et al., 1998; English et al., 1997). Brevemente, un disco de 30 cm de diámetro dividido en 4 cuartos alternando en color blanco y negro se ató a una cinta métrica y se sumergió verticalmente hasta que este no fue visible, después se jaló lentamente hacia la superficie hasta que nuevamente fue visible y se registró la distancia entre el disco y la superficie del agua. Este procedimiento lo repitió el mismo observador al menos tres veces durante cada día de muestreo.

#### 3.2.4 Sistema del $\text{CO}_2$

Durante las campañas de muestreo realizadas en julio (Islote Zacatoso) y septiembre de 2020 (La Llave) se recolectaron muestras de agua de mar en dos niveles, superficie ( $\sim 0.5$  m) y fondo ( $\sim 5$  m). La recolecta de agua de mar fue mediante buceo autónomo, usando jeringas plásticas de 60 ml, cuidando bien el llenado para no producir burbujas o coleccionar sedimentos. Después de coleccionar la muestra, el agua contenida en las jeringas fue transferida con cuidado a botellas de borosilicato de 150 ml (i.e., tres jeringas por botella; cinco repeticiones por condición de sitio y profundidad). Las muestras de agua fueron fijadas con 50  $\mu\text{l}$  de  $\text{HgCl}_2$  para detener la actividad biológica y cada botella fue asegurada con tapones de goma y sellos de aluminio para su traslado y almacenamiento en el laboratorio hasta su análisis. La obtención de las muestras y su procesamiento en laboratorio se hizo siguiendo la guía de buenas prácticas para mediciones de  $\text{CO}_2$  en el océano propuesta por Dickson et al. (2007).

En el laboratorio, se determinó la concentración del carbono inorgánico disuelto (CID) por coulometría, con una incertidumbre  $\leq 3.0 \mu\text{mol kg}^{-1}$  (Dickson et al., 2007). La alcalinidad total (AT) se determinó por medio de titulación con celda abierta (Hernández-Ayón et al., 1999). El uso de material de referencia certificado (CRG AG Dickson, Scripps Institution of Oceanography) aseguró una precisión en las estimaciones de CID y AT dentro de  $\pm 3.0 \mu\text{mol kg}^{-1}$ .

La temperatura del agua se midió *in situ* ( $\pm 0.1$  °C) y la salinidad ( $\pm 0.1$  psu) de todas las muestras fue medida en laboratorio con una sonda YSI 3200. Con estos parámetros, y usando el programa  $\text{CO}_2$  SYS.BAS

(Pierrot et al., 2006), se calcularon el  $\text{pH}_{\text{sw}}$  y la concentración de  $\Omega_{\text{Ar}}$  y  $\Omega_{\text{Ca}}$  para cada muestra de agua. Se utilizaron las constantes de disociación propuestas por Lueker et al. (2000).

### 3.2.5 Recolecta de organismos incrustantes

Para estudiar la comunidad de organismos incrustantes en los sitios de estudio se emplearon las unidades de acreción (CAUs) descritas en el capítulo 2 (ver sección 2.2). En cada sitio, se colocaron 10 CAUs de PVC entre 4 y 6 m de profundidad en abril de 2019. Para probar el efecto del material sobre la cobertura y la tasa de calcificación de los organismos incrustantes, adicionalmente se instalaron 10 CAUs de terracota con el mismo diseño y dimensiones que las de PVC (Figura 12E). La extracción de las CAUs se hizo en lotes de 5 unidades después de 6 meses (octubre de 2019) y 15 meses (julio de 2020). En total se perdieron 2 CAUs de PVC en Islote Zacatoso y 1 de terracota en la Llave, por lo que los análisis se realizaron con 37 CAUs.

### 3.2.6 Tasa de calcificación, mineralogía y cobertura

La metodología para determinar la tasa de calcificación neta ( $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$ ) y la composición relativa (%) de los tres polimorfos de  $\text{CaCO}_3$  presentes en las CAUs es la misma que se describió anteriormente en el capítulo 2 (ver sección 2.2). Para determinar la cobertura a nivel de grupos (%) cada superficie fue fotografiada después de ser blanqueada, enjuagada y secada. Se utilizó el método de muestreo aleatorio estratificado del programa informático Coral Point Count con extensiones en Excel (CPCe V3.6, Coral Reef Institute) (Kohler y Gill, 2006).

Brevemente, en cada imagen se superpusieron 100 puntos y cada punto fue clasificado en una de 10 categorías: 1) algas coralinas incrustantes (CCA), 2) poliquetos serpúlidos, 3) moluscos sésiles (e.g. familia Vermetidae), 4) briozoos (Cheilostomados y Cyclostomados), 5) balanos, 6) moluscos móviles (e.g., patelas), 7) misceláneo (fragmentos calcáreos no identificados), 8) foraminíferos, 9) no calcáreos, y 10) no ocupado (espacio no colonizado). La suma total de los puntos de una misma categoría representó su porcentaje de cobertura en cada superficie. La tasa de calcificación se determinó para las primeras 7 categorías/grupos y los polimorfos de  $\text{CaCO}_3$  determinados fueron la calcita, la aragonita, y la calcita rica en magnesio.

### 3.2.7 Análisis de datos

Los datos de variables ambientales se analizaron con pruebas paramétricas o no paramétricas dependiendo de si estos cumplieron o no con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas (test de Shapiro-Wilks y Bartlett, respectivamente). Para contrastar la TSM y la Chl-a entre sitios se aplicaron pruebas de Mann-Whitney. Para probar diferencias entre sitios y periodos de muestreo en la tasa de sedimentación y la transparencia del agua, así como para probar diferencias entre sitios y profundidades en las variables del sistema del CO<sub>2</sub> (CID, AT, pH<sub>sw</sub>, Ω<sub>Ar</sub> y Ω<sub>Ca</sub>) se usaron análisis de varianza (ANOVA) de dos factores de efectos mixtos.

Para probar el efecto de los factores sitio, periodo de inmersión y tipo de material en la tasa de calcificación a nivel de CAU (incluidos los 7 grupos y las 4 superficies) se aplicó un ANOVA de tres vías. Para analizar la tasa de calcificación a nivel de microhábitat (SSE, SSC, SIC y SIE), los datos fueron transformados a raíz cuadrada para cumplir con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Posteriormente, se usó un ANOVA de una vía para probar diferencias entre microhábitats en cada sitio.

A nivel de grupos, los datos no cumplieron el supuesto de homogeneidad de varianzas, incluso después de aplicar transformaciones (e.g., raíz cuadrada y cuarta). Por esta razón, se realizó un análisis de varianza multivariado de permutaciones (PERMANOVA) (Anderson et al., 2008; Clarke y Gorley, 2005) seguido de una serie de comparaciones pareadas entre todos los niveles de un factor cuando este fue significativo (pseudo *t*-student). Previo a este análisis se construyó una matriz de distancias euclidianas con los datos crudos de tasas de calcificación de cada uno de los 7 grupos a nivel de CAU.

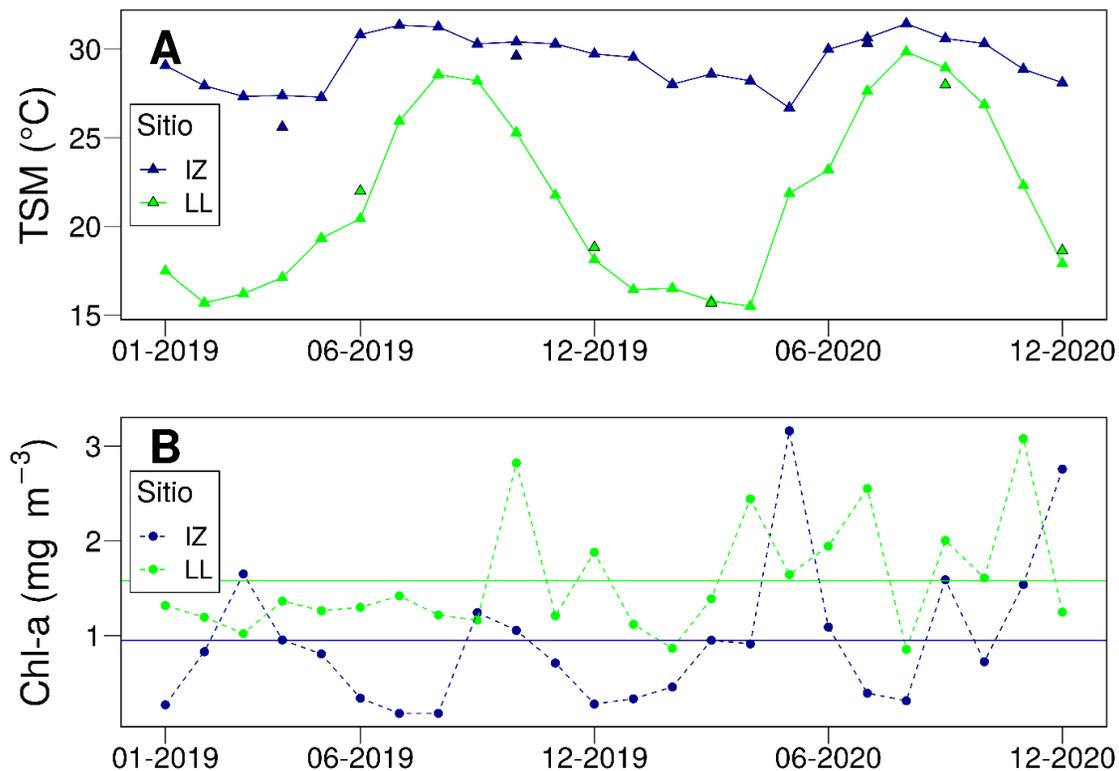
Para evaluar la composición de la comunidad de organismos incrustantes entre microhábitats, periodos de inmersión, y tipo de material, así como la posible asociación entre grupos y microhábitats, se aplicaron análisis de similitud de una vía (ANOSIM) seguido de la rutina de porcentaje de similitud (SIMPER), y un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) en cada sitio (Clarke, 1993). Para estos análisis se construyeron matrices de similitudes utilizando el índice de Bray-Curtis con datos de cobertura (%) previamente transformados a raíz cuadrada.

Los análisis univariados (paramétricos y no paramétricos) y los nMDS se realizaron R v. 4.2.0 (R Core Team, 2022) con las paqueterías *ggplot2* (Wickham, 2016), *car* (Fox y Weisberg, 2019), y *vegan* v. 2.5-7 (Oksanen et al., 2020), mientras que el PERMANOVA y los ANOSIM y SIMPER se realizaron en PRIMER 6 v. 6.1.13 y PERMANOVA + v. 1.0.3 (Anderson et al., 2008; Clarke y Gorley, 2005).

### 3.3 Resultados

#### 3.3.1 Temperatura del agua superficial del mar y concentración de clorofila

La TSM varió entre 26°C y 31°C en Islote Zacatoso y entre 15°C y 29°C en La Llave y la variación entre sitios fue significativa (Mann-Whitney U test:  $U= 532.5$ ,  $p < 0.001$ ). En ambos sitios, la TSM alcanzó sus niveles más altos durante el verano y los más bajos durante invierno y particularmente en La Llave, el patrón estacional fue evidente (Figura 13A). La Chl-a fue más alta en La Llave que en Islote Zacatoso (Mann-Whitney U test:  $U= 113$ ,  $p < 0.001$ ). El promedio para todo el periodo de estudio fue de  $1.58 \text{ mg m}^{-3}$  en La Llave y de  $0.95 \text{ mg m}^{-3}$  en Islote Zacatoso. Los valores mínimo y máximo en La Llave ocurrieron en agosto ( $0.85 \text{ mg m}^{-3}$ ) y noviembre ( $3.08 \text{ mg m}^{-3}$ ) de 2020, respectivamente, mientras que en Islote Zacatoso ocurrieron en julio-agosto de 2019 ( $0.18 \text{ mg m}^{-3}$ ) y mayo de 2020 ( $3.16 \text{ mg m}^{-3}$ ), respectivamente (Figura 13B).

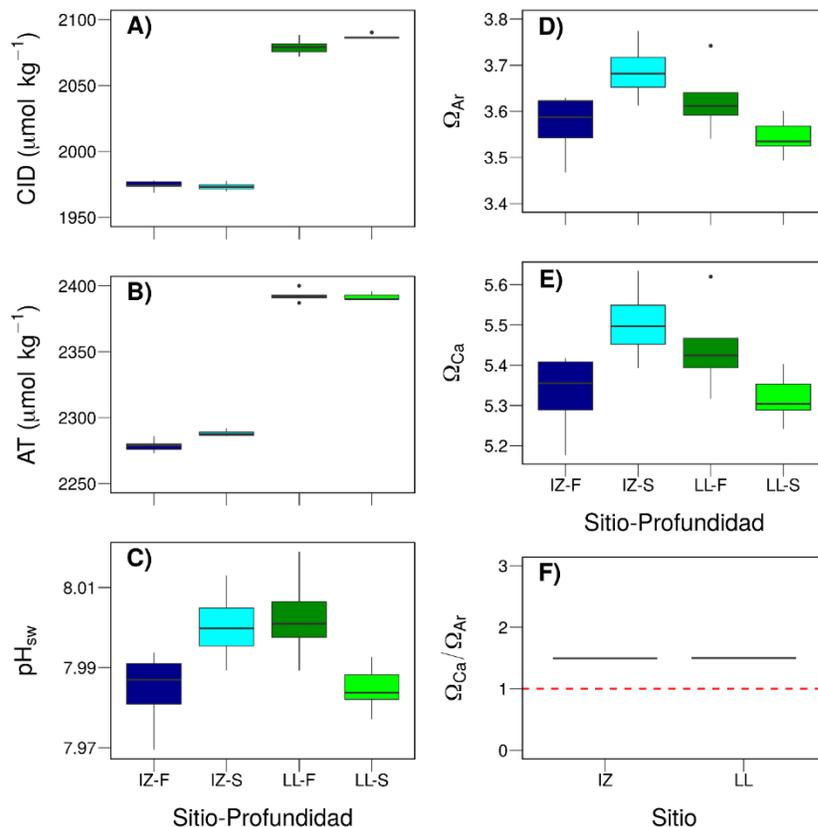


**Figura 13.** Promedio mensual de la temperatura superficial del mar (A; líneas continuas) y concentración de chl-a (B; líneas punteadas) en Islote Zacatoso (IZ, símbolos de color azul) y en La Llave (LL, símbolos de color verde) durante el periodo de este estudio (2019-2020). En A, los triángulos sin línea representan valores de temperatura registrados in situ y en B las líneas sólidas horizontales representan la media de Chl-a en cada sitio.

### 3.3.2 Sistema del CO<sub>2</sub>

En la Tabla 2 se presentan los valores promedio ( $\pm$  DE) de CID y AT medidos en la columna de agua (en superficie y fondo), y los valores calculados de  $\text{pH}_{\text{sw}}$ ,  $\Omega_{\text{Ar}}$  y  $\Omega_{\text{Ca}}$ . El CID (Figura 14A) y la AT (Figura 14B) fueron menores en Islote Zacatoso que en La Llave (CID:  $F_{1,15} = 3315.3$ ,  $p < 0.001$ ; AT:  $F_{1,15} = 3627.8$ ,  $p < 0.001$ ). El CID fue similar entre profundidades en Islote Zacatoso ( $p > 0.05$ ) pero mayor en superficie que en fondo en La Llave ( $p = 0.042$ ), mientras que la AT fue mayor en superficie que en fondo en Islote Zacatoso ( $p = 0.013$ ) pero similar entre profundidades en La Llave ( $p > 0.05$ ).

El pH (Figura 14C) fue similar entre sitios ( $p > 0.05$ ) y entre profundidades dentro de cada sitio ( $p > 0.05$  en ambos casos). De igual forma, el  $\Omega_{\text{Ar}}$  (Figura 14D) y  $\Omega_{\text{Ca}}$  (Figura 14E) fueron similares entre sitios ( $p > 0.05$  para ambos polimorfos) y entre profundidades dentro de cada sitio ( $p > 0.05$  en todos los casos). La razón entre ambos polimorfos de  $\text{CaCO}_3$  ( $\Omega_{\text{Ca}}/\Omega_{\text{Ar}}$ ) fue aproximadamente 1.5 en ambos sitios (Figura 14F).



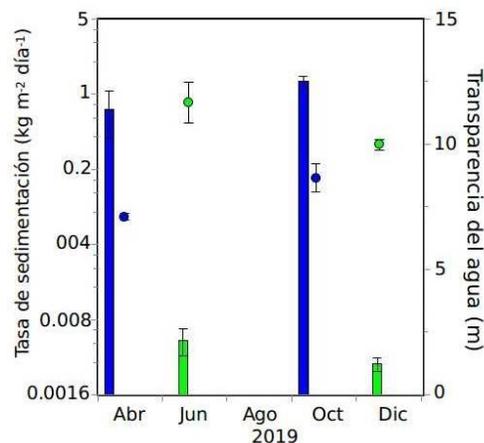
**Figura 14.** Diagramas de cajas y bigotes de las variables del sistema del CO<sub>2</sub> en Islote Zacatoso (IZ) y La Llave (LL) en fondo (F, ~5m) y en superficie (S, ~0.5m). La concentración del CID (A) y la AT (B) fueron estimadas con datos de temperatura y salinidad registradas in situ. El  $\text{pH}_{\text{sw}}$  (C), el  $\Omega_{\text{Ar}}$  (D), y el  $\Omega_{\text{Ca}}$  (E) fueron calculados con el programa CO2SYS (ver métodos). La razón entre polimorfos de  $\text{CaCO}_3$  fue  $\sim 1.5$  en ambos sitios (F, la línea roja punteada señala la unidad como referencia).

**Tabla 2.** Valores promedio ( $\pm$  DE) de las variables del sistema de CO<sub>2</sub> medidas (CID y AT,  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ) y calculadas ( $\text{pH}_{\text{sw}}$ ,  $\Omega_{\text{Ar}}$ , y  $\Omega_{\text{Ca}}$ ) con temperatura (T, °C) y salinidad (S) registradas *in situ* en Islote Zacatoso (IZ) y en La Llave (LL), en las dos profundidades: superficie (S= ~0.5 m) y fondo (F= ~5 m).

Sitio	Prof.	CID	AT	$\text{pH}_{\text{sw}}$	$\Omega_{\text{Ar}}$	$\Omega_{\text{Ca}}$	T	S	n
IZ	S	1973.4(3.5)	2288.3(2.6)	8.00(0.01)	3.69(0.07)	5.51(0.10)	30.33	34.38	4
	F	1974.4(3.6)	2278.8(4.9)	7.98(0.01)	3.57(0.07)	5.33(0.10)	30.33	34.38	5
LL	S	2087.1(1.8)	2391.8(2.7)	7.99(0.01)	3.55(0.04)	5.32(0.06)	28.27	35.5	5
	F	2079.4(6.2)	2392.6(4.7)	8.00(0.01)	3.63(0.08)	5.44(0.11)	27.98	35.5	5

### 3.3.3 Tasa de sedimentación y transparencia del agua

La tasa de sedimentación fue más alta en Islote Zacatoso que en La Llave ( $F_{1,20} = 178.2$ ,  $p < 0.001$ ). La prueba post-hoc de Tukey reveló que en Islote Zacatoso la tasa de sedimentación fue significativamente distinta entre muestreos ( $p < 0.01$ ); los valores más bajos se registraron en abril ( $0.73 \pm 0.34 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) y los más altos en octubre ( $1.31 \pm 0.16 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ), mientras que en La Llave, la tasa de sedimentación fue similar entre muestreos ( $p > 0.05$ ; intervalo:  $0.003\text{-}0.007 \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). Por otro lado, la transparencia del agua fue más alta en La Llave ( $11.25 \pm 1.05 \text{ m}$ ) que en Islote Zacatoso ( $7.88 \pm 0.90 \text{ m}$ ) ( $F_{1,16} = 172.8$ ,  $p < 0.001$ ) y de acuerdo con el test de Tukey las diferencias observadas entre muestreos dentro de cada sitio fueron significativas ( $p < 0.01$ ) (Figura 15).



**Figura 15.** Tasa de sedimentación (barras) y transparencia del agua (círculos) en Islote Zacatoso (color azul) y en La Llave (color verde) durante 2019. Note que la tasa de sedimentación tiene escala logarítmica con el fin de resaltar las diferencias entre sitios. Las barras en las columnas y círculos representan la desviación estándar.

### 3.3.4 Tasa de calcificación

La tasa de calcificación neta varió desde  $1.05 \pm 0.41 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  a  $3.33 \pm 0.70 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en Islote Zacatoso y desde  $1.03 \pm 0.46 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  a  $2.63 \pm 0.39 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en La Llave (Tabla 3). En ambos sitios, los valores máximos de calcificación se observaron a los 6 meses y después disminuyeron. El ANOVA de tres vías reveló un efecto del sitio ( $F_{1,29} = 7.43, p < 0.05$ ), el periodo de inmersión ( $F_{1,29} = 55.26, p < 0.001$ ), y el material ( $F_{1,29} = 6.18, p < 0.05$ ); sin embargo, la interacción de los tres factores no fue significativa ( $F_{1,29} = 2.147, p = 0.154$ ).

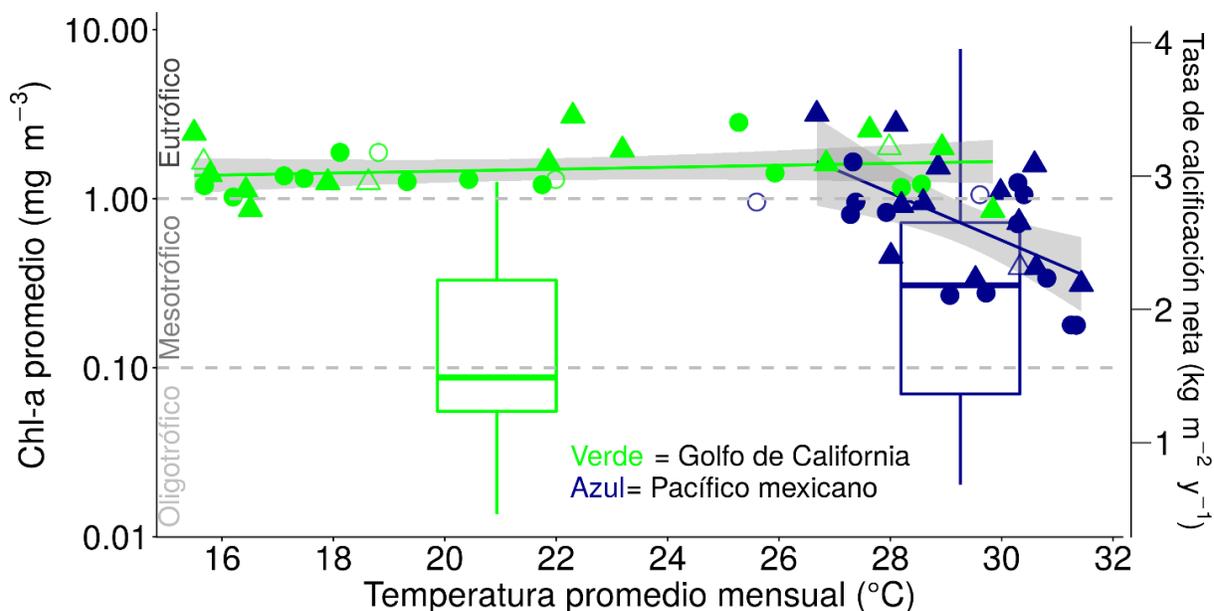
La interacción entre el periodo de inmersión y el material fue significativa ( $F_{1,29} = 9.07, p < 0.01$ ) debido a que la tasa de calcificación fue más alta a los 6 meses que a los 15 en las CAUs de PVC, pero similar entre periodos de inmersión en las CAUs de terracota ( $p > 0.05$ ).

**Tabla 3.** Tasa de calcificación neta ( $\text{kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) en ambos sitios, periodos de inmersión, y materiales.

Sitio	Islote Zacatoso				La Llave			
	6 meses		15 meses		6 meses		15 meses	
Material	PVC	TCT	PVC	TCT	PVC	TCT	PVC	TCT
Promedio	3.331	2.519	1.048	1.690	2.627	1.645	1.504	1.0333
DE	0.813	0.255	0.412	0.522	0.386	0.389	0.535	0.459
n	4	5	4	5	5	4	5	5

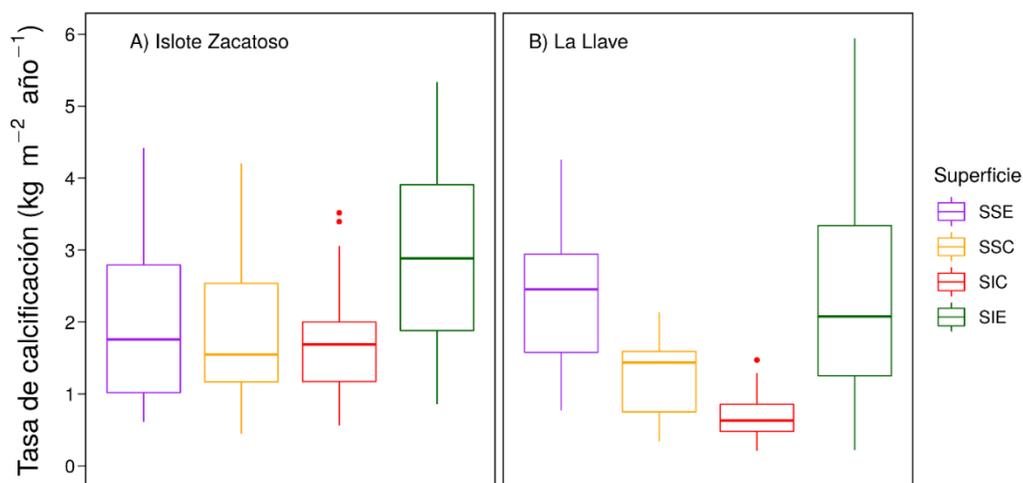
La tasa de calcificación fue más baja en La Llave, donde la concentración de Chl-a estuvo por arriba de  $1 \text{ mg m}^{-3}$  y la temperatura varió  $14^\circ\text{C}$  a lo largo del año, en comparación con la de Islote Zacatoso, donde la concentración de Chl-a permaneció entre  $0.1$  y  $1 \text{ mg m}^{-3}$  la mayor parte del año y la temperatura varió solo  $5^\circ\text{C}$  a lo largo del año (Figura 16).

Conforme a la propuesta de Hallock (2001) para clasificar los ambientes marinos en función de la concentración de clorofila a en el agua, Islote Zacatoso se encuentra la mayor parte del año en estado mesotrófico, aunque durante algunos meses pasa a eutrófico, mientras que La Llave se encuentra prácticamente todo el año en estado eutrófico (Figura 16).



**Figura 16.** Clorofila a (Chl-a) y temperatura promedio mensual satelital en Islote Zacatoso (azul) y en La Llave (verde). Los círculos representan valores de 2019 y los triángulos de 2020. Los símbolos sin relleno son valores combinados de temperatura registrada in situ y Chl-a satelital. Las líneas sólidas son la regresión lineal (el área sombreada es el intervalo de confianza al 95%). El eje Y secundario muestra la tasa de calcificación neta representada en los boxplot (mediana y cuartiles 1-3) para La Llave (verde) e Islote Zacatoso (azul). Note la escala log10 en el eje Y principal. La clasificación de oligo, meso y eutrófico se basa en Hallock (2001).

Entre microhábitats, la tasa de calcificación ( $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$ , media  $\pm$  DE) fue significativamente mayor en los microhábitats expuestos que en los crípticos tanto en Islote Zacatoso (i.e.,  $2.51 \pm 1.37$  vs  $1.77 \pm 0.96$ ;  $F_{3, 68} = 3.9$ ,  $p < 0.05$ ; Figura 17A) como en La Llave (i.e.,  $2.43 \pm 1.40$  vs  $0.96 \pm 0.51$ ;  $F_{3, 29} = 9.07$ ,  $p < 0.01$ , Figura 17B).

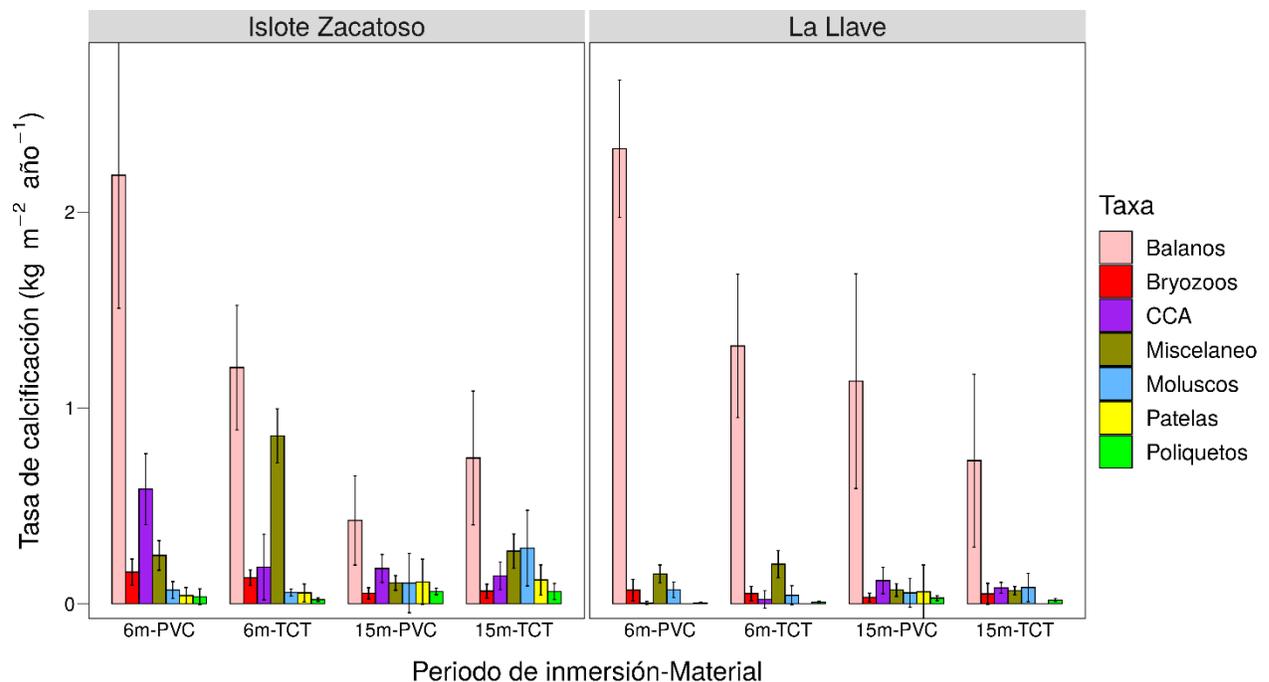


**Figura 17.** Tasa de calcificación a nivel de microhábitat en Islote Zacatoso (A) y en La Llave (B).

La tasa de calcificación neta a nivel de grupos (media  $\pm$  DE) fue muy variable (Figura 18). Los balanos mostraron preferencia por el PVC y fueron los más importantes calcificadores tanto en Islote Zacatoso ( $2.19 \pm 0.68 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) como en La Llave ( $2.32 \pm 0.35 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ). Entre periodos de inmersión, su tasa de calcificación tendió a ser mayor a los 6 que a los 15 meses en ambos sitios y materiales ( $p < 0.05$  en todos los casos).

Las CCA fueron el segundo grupo en importancia, su tasa calcificación fue mayor en Islote Zacatoso que en La Llave ( $0.274 \pm 0.208$  vs.  $0.057 \pm 0.053 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ; pseudo  $t = 7.31$ ,  $p = 0.01$ ). El efecto del material se observó únicamente en Islote Zacatoso a los 6 meses (PVC > TCT, pseudo  $t = 3.43$ ,  $p = 0.023$ ) y el efecto del periodo de inmersión ocurrió solo en CAUs de PVC en ambos sitios (Islote Zacatoso: 6 meses > 15 meses, pseudo  $t = 4.17$ ,  $p = 0.03$ ; La Llave: 6 meses < 15 meses, pseudo  $t = 3.75$ ,  $p = 0.01$ ).

Los grupos con las menores tasas de calcificación (intervalo) fueron los briozoos ( $0.033\text{--}0.162 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), los moluscos incrustantes ( $0.044\text{--}0.284 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), las patelas ( $0.042\text{--}0.122 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y los poliquetos serpúlidos ( $0.005\text{--}0.063 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), y no se observaron diferencias significativas entre tratamientos.

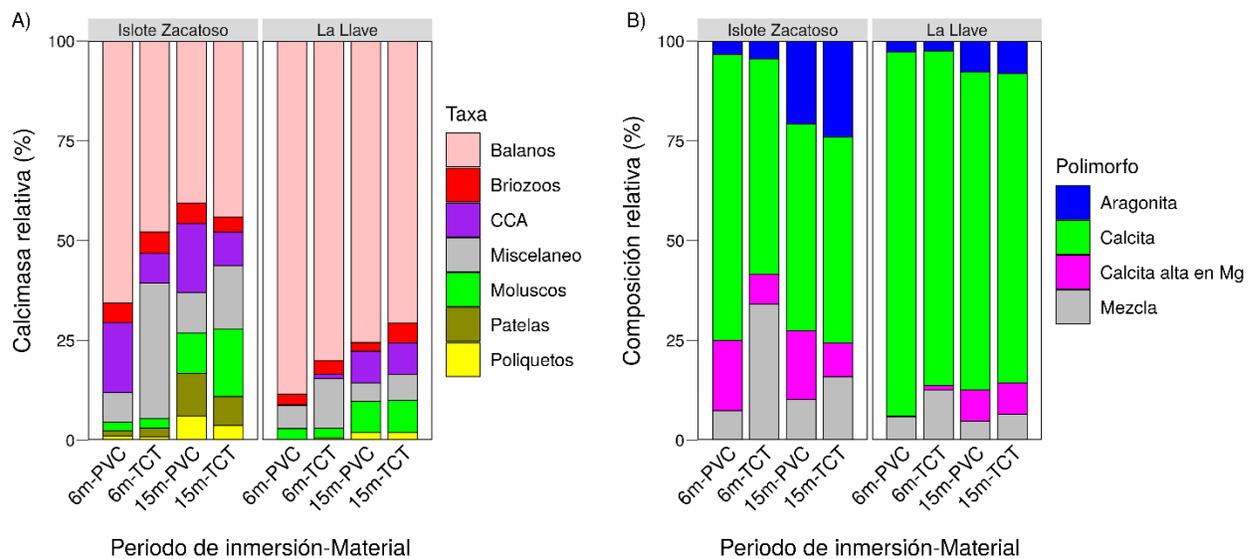


**Figura 18.** Tasas de calcificación a nivel de grupos (media  $\pm$  DE) en ambos sitios, a los 6 (6m) y 15 meses (15m) de inmersión, en ambos tipos de material: PVC y terracota (TCT).

### 3.3.5 Calcimasa y polimorfos de $\text{CaCO}_3$

Independientemente del periodo de inmersión o el material, los balanos fueron el grupo que aportó la mayor calcimasa en ambos sitios (Figura 19A). Este taxón depositó entre un 41 y 66% de un total de 1169.6 g en Islote Zacatoso, y entre un 71 y 88% de un total de 1002.5 g en La Llave. Después de los balanos, en Islote Zacatoso destacaron las CCA (8-18%), seguidas por los briozoos (5%) a los 6 meses y por los moluscos a los 15 meses (10-17%), mientras que en La Llave destacaron los briozoos y los moluscos a los 6 meses (2-8%), y las CCA y los moluscos a los 15 meses (~8%). La contribución de poliquetos serpúlidos fue baja en ambos sitios (< 5%).

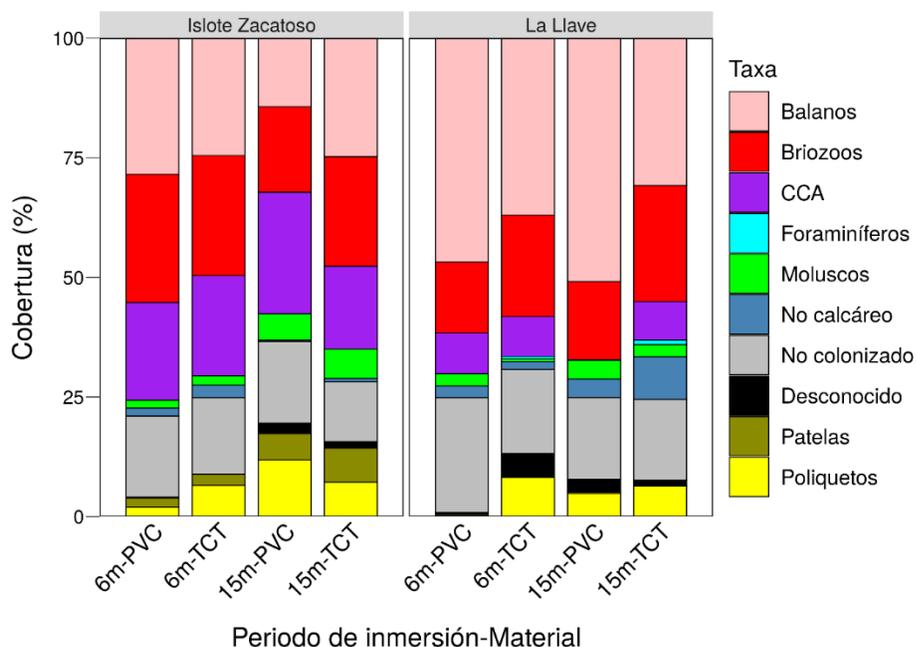
La composición relativa de polimorfos de  $\text{CaCO}_3$  fue dominada por la calcita en ambos sitios, independientemente del periodo de inmersión o el material (Figura 19B). En Islote Zacatoso, la calcita representó entre un 52 y 72% en PVC y ~53% en terracota, la aragonita entre un 3 y 21% en PVC y entre un 5 y 24% en terracota, la calcita rica en magnesio representó ~17% en PVC y ~8% en terracota, y una mezcla de los tres polimorfos representó entre un 7 y 10% en PVC y entre un 16 y 34% en terracota. En La Llave, la calcita representó entre un 80 y 91% en PVC y entre un 78 y 84% en terracota, la aragonita entre un 3 y 8% tanto en PVC como en terracota, la calcita rica en magnesio menos del 8% tanto en PVC como en terracota, y una mezcla de los tres polimorfos representó entre un 5 y 6% en PVC y entre un 6 y 13% en terracota.



**Figura 19.** Calcimasa relativa a nivel de grupos (A) y composición relativa de polimorfos de  $\text{CaCO}_3$  (B) en ambos sitios de estudio a los 6 (6m) y 15 meses (15m) de inmersión en ambos tipos de material, PVC y terracota (TCT).

### 3.3.6 Cobertura

Las superficies experimentales fueron dominadas por balanos, briozoos y CCA en términos de cobertura (Figura 20). Respectivamente, sus coberturas (media  $\pm$  DE) fueron  $23 \pm 6\%$ ,  $23 \pm 6\%$  y  $21 \pm 3\%$  en Islote Zacatoso y  $41 \pm 9\%$ ,  $19 \pm 4\%$  y  $6 \pm 4\%$  en La Llave. La cobertura de los moluscos incrustantes, las patelas y los poliquetos serpúlidos fue baja en ambos sitios ( $< 7\%$ ). También se observaron algunos foraminíferos en las superficies de terracota, pero debido a su tamaño pequeño ( $< 1$  mm) su cobertura fue despreciable. El espacio no colonizado varió entre 12 y 17% en Islote Zacatoso y entre 17 y 24% en La Llave.

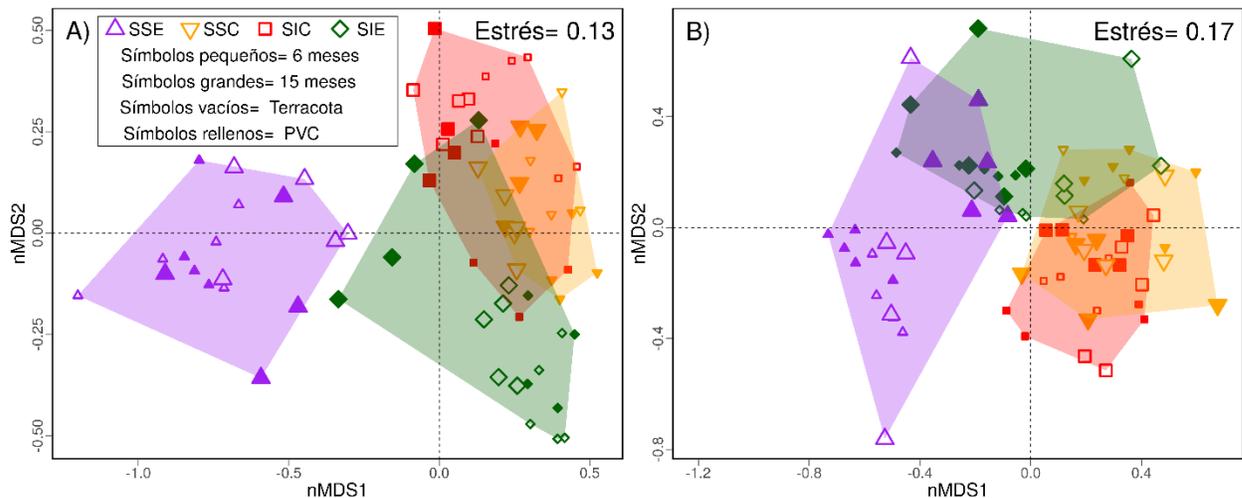


**Figura 20.** Cobertura de organismos incrustantes en los dos sitios de estudio a los 6 (6m) y 15 meses (15m) de inmersión en ambos materiales: PVC y terracota (TCT).

### 3.3.7 Análisis de la comunidad

Los análisis nMDS y ANOSIM mostraron que la comunidad de organismos incrustantes varió entre microhábitats, periodos de inmersión y materiales (Figura 21, Tabla 4). Independientemente del periodo de inmersión o del material, la composición de la comunidad en las SSE, expuestas directamente a la luz y a los sedimentos, fue diferente a la de las otras superficies en ambos sitios, aunque a los 15 meses fue similar a la observada en las SIE, expuestas a la turbulencia, pero protegidas de los sedimentos y de la luz (ANOSIM:  $R < 0.4$  y  $p > 0.05$ , en ambos sitios).

Los análisis SIMPER revelaron que el grupo con mayor contribución a la similitud de las SSE en Islote Zacatoso fueron las CCA (52%) y los balanos (15%) (78% de similitud). Estos mismos grupos contribuyeron en orden inverso (balanos 47% y CCA 31%) en La Llave (85% de similitud). En general, la composición de la comunidad fue similar en las superficies crípticas (SSC y SIC, ~76% de similitud en ambos sitios). Estas superficies fueron preferidas por briozoos, poliquetos serpúlidos, moluscos incrustantes y patelas. Los microhábitats creados por las SIE también fueron preferidos por balanos y briozoos; respectivamente, estos grupos contribuyeron con el 46 y 29% de la similitud promedio observada en Islote Zacatoso (83% de similitud) y con el 60 y 20% en La Llave (82% de similitud).



**Figura 21.** Gráficos nMDS con datos de cobertura (%) de los organismos incrustantes en Islote Zacatoso (A) y en La Llave (B).

La comunidad de organismos incrustantes cambió entre periodos de inmersión en ambos sitios, excepto en las superficies de terracota de La Llave (Tabla 4). En Islote Zacatoso, las CCA dominaron las superficies bien iluminadas (SSE) en ambos periodos de inmersión y materiales, mientras que en las superficies crípticas (SSC, SIC) dominaron los briozoos, los poliquetos serpúlidos y los moluscos. En ambos sitios, los balanos dominaron las superficies que estuvieron protegidas de la luz y los sedimentos, pero expuestas a la turbulencia del agua (SIE) en ambos tipos material y periodos de inmersión.

La composición de la comunidad fue distinta entre materiales únicamente en las SSC de 6 meses ( $R= 0.35$ ,  $p < 0.05$ ) y en las SIE de 15 meses ( $R= 0.719$ ,  $p < 0.05$ ) en Islote Zacatoso. Por otro lado, la composición de la comunidad en La Llave fue distinta entre materiales en todas las superficies, excepto en las SSC de 6 meses y en las SSC y SIE de 15 meses (Tabla 4).

**Tabla 4.** Resultados de las comparaciones pareadas del ANOSIM.

Superficie	Islote Zacatoso				La Llave			
	6 m		15 m		6 m		15 m	
	PVC	TCT	PVC	TCT	PVC	TCT	PVC	TCT
SSE vs. SSC	1*	1**	0.99*	0.996**	1**	1*	0.684**	0.896**
SSE vs. SIC	1*	1**	0.91*	0.992**	0.988**	1*	0.812**	0.869**
SSE vs. SIE	1*	1*	0.32 <sup>ns</sup>	1**	0.996**	1*	-0.09 <sup>ns</sup>	0.6*
SSC vs. SIC	0.25 <sup>ns</sup>	0.23 <sup>ns</sup>	0.27 <sup>ns</sup>	0.608**	0.484*	0.611*	0.212 <sup>ns</sup>	0 <sup>ns</sup>
SSC vs. SIE	0.52*	0.99**	0.47*	0.668**	0.936**	0.278 <sup>ns</sup>	0.616**	-0.01 <sup>ns</sup>
SIC vs. SIE	0.28 <sup>ns</sup>	1*	0.115 <sup>ns</sup>	0.98**	0.932**	0.708*	0.716**	0.356 <sup>ns</sup>

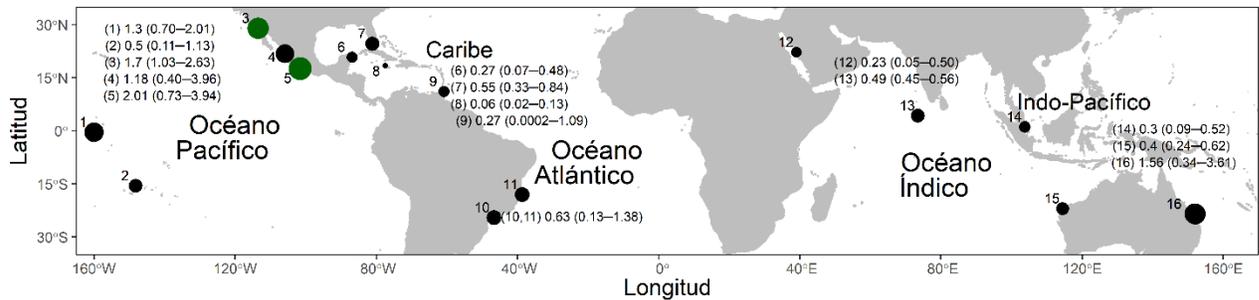
Superficie	Periodo de inmersión (6m vs. 15m)				Material (PVC vs. TCT)			
	Islote Zacatoso		La Llave		Islote Zacatoso		La Llave	
	PVC	TCT	PVC	TCT	6 m	15 m	6 m	15 m
SSE	0.052 <sup>ns</sup>	0.376*	1**	0.069 <sup>ns</sup>	-0.15 <sup>ns</sup>	-0.09 <sup>ns</sup>	0.663*	0.608**
SSC	0.969*	0.18 <sup>ns</sup>	0.528**	-0.02 <sup>ns</sup>	0.35*	0.025 <sup>ns</sup>	0.108 <sup>ns</sup>	0.112 <sup>ns</sup>
SIC	0.458 <sup>ns</sup>	0.756**	0.856**	0.15 <sup>ns</sup>	0.338 <sup>ns</sup>	0.15 <sup>ns</sup>	0.494*	0.392**
SIE	0.885*	0.368*	0.06 <sup>ns</sup>	-0.03 <sup>ns</sup>	-0.04 <sup>ns</sup>	0.719*	0.538*	0.116 <sup>ns</sup>

Diferencias significativas se indican con: \* ( $p < 0.05$ ), \*\* ( $p < 0.01$ ), y \*\*\* ( $p < 0.01$ ). *ns* indica que no fue significativo (i.e.,  $p > 0.05$ ).

### 3.4 Discusión

La producción de  $\text{CaCO}_3$  por organismos incrustantes es alta en los sitios de estudio y existe una gran variación a nivel de grupos. En Islote Zacatoso la tasa de calcificación neta (promedio  $\pm$  DE) fue  $2.15 \pm 0.99$   $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$  y en La Llave  $1.70 \pm 0.67$   $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$ . Estos valores son superiores a los reportados para otras regiones del mundo (Figura 22). Por ejemplo, la producción de  $\text{CaCO}_3$  por organismos incrustantes varía entre:  $0.0002\text{--}1.09$   $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$  en el Caribe (Hepburn et al., 2014; Kuffner et al., 2013; Mallela, 2007, 2013),  $0.05\text{--}0.56$   $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$  en el Océano Índico (Dee et al., 2021; Goh et al., 2021; Morgan y Kench, 2014, 2017), y  $0.13\text{--}1.38$   $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$  en el Atlántico sur (dos Reis et al., 2016; Randi et al., 2021). Por otro

lado, estos valores son similares a los reportados para el Pacífico central (1.94–2.01 kg m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>, Vargas-Ángel et al., 2015) y la Gran Barrera de Coral (0.34–3.61, Kennedy et al., 2017), aunque en estos últimos trabajos el grupo más importante fueron las CCA mientras que en este estudio fueron los balanos.



**Figura 22.** Tasas de calcificación de organismos incrustantes (kg m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>) a nivel global. En el mapa se muestran los promedios y el intervalo (Min–Máx) reportados en la literatura para cada sitio o área de estudio. El tamaño de los puntos es proporcional a el promedio reportado (color verde para el presente trabajo) por: 1) Price et al. (2012), Vargas-Ángel et al. (2015), 2) Pari et al. (1998), (2002), Peyrot-Clausade et al. (1995), 3) Éste trabajo, 4) Orrante (2017), 5) Alvarado-Rodríguez et al. (2019) y este trabajo, 6) Hepburn et al. (2014), 7) Kuffner et al. (2013), 8) Mallela (2007), 9) Mallela (2013), 10) Randi et al. (2021), 11) dos Reis et al. (2016), 12) Roik et al. (2016), 13) Morgan y Kench (2014), (2017), 14) Goh et al. (2021), 15) Dee et al. (2021) y 16) Kennedy et al. (2017), Mallela (2018).

Al igual que en otros trabajos (e.g., Price et al., 2012 y Vargas-Ángel et al., 2015), se observó variabilidad entre sitios, ya que la producción de CaCO<sub>3</sub> fue 26% más alta en el Islote Zacatoso que en La Llave. Esto se debió principalmente a que las CCA aportaron hasta 5 veces más CaCO<sub>3</sub> en el Islote Zacatoso que en La Llave (Figura 18), potencialmente debido a que los valores de temperatura fueron más bajos y variables en La Llave en comparación con Islote Zacatoso (Figura 13A). En La Llave, la temperatura del agua disminuyó de 29 °C a 16 °C de agosto a diciembre de 2019 y coincidió con la menor calcificación de las CCA, mientras que, en el Islote Zacatoso la temperatura nunca fue menor a 26 °C y la calcificación de las CCA fue similar entre periodos de inmersión (Figura 18).

Estos hallazgos son apoyados por las observaciones de Steller et al. (2007) en la región centro y sur del Golfo de California donde encontraron que la tasa de calcificación de *Lithophyllum margaritae*, un alga de la familia Corallinaceae que forma rodolitos, fue 3 veces mayor a 25 °C que a 10 °C, lo que resalta el papel de la temperatura del agua como un conductor clave del crecimiento y la calcificación de las CCA (Kamenos y Law, 2010). Esto sugiere que las aguas superficiales cálidas del Pacífico tropical que bañan el arrecife de Islote Zacatoso durante todo el año (Fiedler y Talley, 2006) contribuyen a que la calcificación de las CCA se mantenga estable a lo largo del año.

En la región del Canal de Ballenas, la combinación de las mareas (Simpson et al., 1994) y el viento (Marinone, 2003), así como la interacción entre las corrientes profundas con la batimetría (López et al., 2006; Marinone, 2007) generan un afloramiento de agua fría y rica en nutrientes que es transportada al arrecife de La Llave. Esta agua aflorada estimula la proliferación de fitoplancton (e.g., promedio anual de Chl-a mayor a  $1.5 \text{ mg m}^{-3}$ , Figura 13B) e incrementa la concentración de CID en la superficie (Hernández-Ayón et al., 2013; Martínez-Fuentes et al., 2022). Por esta razón tanto el CID como la AT fueron mayores en La Llave que en Islote Zacatoso (Figura 14A y B).

Sin embargo, el pH, el  $\Omega_{Ar}$ , y el  $\Omega_{Ca}$  fueron similares entre sitios (Figura 14C, D, y E), lo que sugiere un fuerte control de la temperatura sobre estas variables (Millero, 2007). Como se mencionó en la metodología (sección 3.2.4), las muestras de agua para las mediciones del sistema del  $\text{CO}_2$  se recolectaron en julio en La Llave y en septiembre en Islote Zacatoso, es decir en verano, cuando la temperatura del agua alcanza sus valores más altos y es muy similar entre sitios ( $\sim 2 \text{ }^\circ\text{C}$  de diferencia, Tabla 2). Por lo tanto, estos valores representan solo una parte de la variación estacional en los sitios de estudio, particularmente en La Llave, donde la temperatura del agua cambia sustancialmente entre estaciones (Figura 13A). Ya que la variación del sistema de carbonatos tiene un fuerte control sobre la producción de  $\text{CaCO}_3$  a una escala local (Cyronak et al., 2018; Silbiger et al., 2014) este punto será retomado con mayor énfasis en el capítulo 4.

En arrecifes libres de estrés antropogénico, la tasa de sedimentación está en el intervalo de  $0.01\text{--}0.1 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  (Rogers, 1990). El exceso de sedimentos impacta negativamente el crecimiento de los organismos bénticos [e.g., Fabricius (2005)] y es posible que también impacte negativamente los balances de  $\text{CaCO}_3$ . En La Llave, la tasa de sedimentación fue  $< 0.01 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  debido a la falta de escorrentía y la baja precipitación (INEGI, 2018), por lo que sus efectos sobre los organismos calcificadores pueden ser considerados despreciables. En cambio, la tasa de sedimentación en Islote Zacatoso fue muy alta ( $0.7\text{--}1.3 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , Figura 15) y podría tener efectos negativos.

Sin embargo, no hubo evidencia de que los sedimentos asfixiaran a la biota que colonizó las superficies experimentales. De acuerdo con la literatura, las altas tasas de sedimentación son una condición habitual en los arrecifes del Pacífico mexicano y se intensifican durante la temporada de lluvias (Alvarado-Rodríguez et al., 2019; Liñán-Cabello et al., 2016; Nava et al., 2014). Por ello, se ha planteado la hipótesis de que los organismos calcificadores son muy tolerantes al estrés por sedimentos y que la turbulencia del agua juega un rol clave en su remoción (Granja-Fernández y López-Pérez, 2008).

Además de la posible tolerancia al estrés por sedimentos, muchas especies muestran preferencia por los microhábitats que les brindan protección [e.g., las caras protegidas de los sustratos experimentales (Azevedo et al., 2006; Hepburn et al., 2014)]. Al respecto, Mallela (2013) encontró mayor producción de  $\text{CaCO}_3$  por CCA en microhábitats expuestos que en crípticos en sitios sujetos a un bajo estrés por sedimentos, pero en sitios con una alta sedimentación encontró lo contrario. Esto sugiere que los sedimentos terrestres no solo tienen efectos negativos sobre el crecimiento de los organismos, sino que también tienen el potencial de alterar el equilibrio en la producción de  $\text{CaCO}_3$  a nivel de microhábitat. En este estudio, las CCA colonizaron ambos tipos de superficies (crípticas y expuestas) pero su mayor calcificación se observó en las expuestas a la luz y a la sedimentación (SSE), mientras que la fauna heterótrofa dominó las superficies protegidas de la luz y los sedimentos.

Las tasas de calcificación de las CCA obtenidas en este trabajo son bajas si se compara con las de otras regiones del mundo. Los valores obtenidos tanto en Islote Zacatoso ( $0.14\text{--}0.59 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) como en La Llave ( $0.005\text{--}0.12 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) son menores que los reportados para el Caribe ( $0.0002\text{--}0.836 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ; Kuffner et al., 2013; Mallela, 2013), el Pacífico sur ( $0.11\text{--}1.13 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ; Pari et al., 1998, 2002; Peyrot-Clausade et al., 1995) y la Gran Barrera de Coral ( $0.73\text{--}3.61 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ; Kennedy et al., 2017). En esta última región se han reportado tasas de hasta  $10.3 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  (Chisholm, 2000). Esto sugiere que las condiciones ambientales que predominan en los arrecifes estudiados limitan la contribución de las CCA a la producción de  $\text{CaCO}_3$ , con potenciales efectos a nivel ecosistema debido a los múltiples roles geoecológicos que desempeñan (Scoffin, 1992).

La producción de  $\text{CaCO}_3$  fue mayor a los 6 meses que a los 15 meses. Como se explicó en el capítulo 3 (ver discusión), esto se debió al rápido crecimiento de los balanos al inicio, seguido de una disminución exponencial. A medida que avanzaba la sucesión de la comunidad, el espacio libre en el sustrato disminuyó de manera similar a como se ha descrito previamente (Koehl, 2007). Los organismos incrustantes cubrieron más del 80% del espacio en las superficies experimentales después de seis meses de inmersión, limitando el espacio disponible para nuevos colonizadores después de este periodo (Figura 20).

Además, las condiciones eutróficas y mesotróficas que prevalecieron en La Llave ( $> 1.5 \text{ mg m}^{-3}$ ) e Islote Zacatoso ( $0.1\text{--}1 \text{ mg m}^{-3}$ ; Figura 16), respectivamente, favorecieron la proliferación de organismos filtradores ya que estos grupos se ven favorecidos en condiciones de alta disponibilidad de alimento pelágico (Courtenay et al., 2011; Geraci et al., 2008). De hecho, la fauna heterótrofa que se alimenta por filtración en La Llave es muy prolífica y domina la producción de sedimentos calcáreos en toda la región (Halfar et al., 2004).

Diferentes estudios han documentado un efecto del material en el desarrollo de las comunidades bénticas (Field et al., 2007; Kennedy et al., 2017; Siddik et al., 2018), aunque sus efectos sobre la producción de  $\text{CaCO}_3$  ha recibido menos atención. En general, la tasa de calcificación total fue ligeramente mayor en PVC que en terracota (Tabla 3), sin embargo, estas diferencias no fueron consistentes a nivel de grupos. Por ejemplo, los briozoos, moluscos (incrustantes y patelas) y poliquetos serpúlidos no mostraron diferencias significativas en su tasa de calcificación entre materiales, mientras que tanto las CCA como los balanos mostraron valores más altos en PVC que en terracota a los seis meses.

En contraste con nuestros hallazgos, Kennedy et al. (2017) encontraron que la calcificación de las CCA fue ~4 veces mayor en terracota que en PVC (e.g., 3.9 vs. 0.9  $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$ ). Sin embargo, de acuerdo a sus resultados, las tasas de calcificación de las CCA en superficies de PVC fueron más consistentes con el sustrato natural que las observadas en superficies de terracota. Por lo tanto, se sugiere el uso de superficies de PVC en futuros trabajos que evalúen la producción secundaria de  $\text{CaCO}_3$  a nivel de grupos ya que es un material asequible, uniforme y de fácil manejo. Además, los datos que se generan son altamente confiables si se adopta el diseño de una CAU donde se representan tanto ambientes expuestos como crípticos (Johnson et al., 2022; Price et al., 2012; Vargas-Ángel et al., 2015).

La obtención de tasas de calcificación a nivel de grupos taxonómicos es una tarea complicada debido a su naturaleza incrustante. Algunos trabajos han optado por estimarlas relacionando la tasa de calcificación general (todo el ensamblaje) con la cobertura relativa de cada grupo [e.g., Morgan y Kench (2017)]. Para ello, asumen una densidad esquelética homogénea para todos los grupos, lo cual es problemático ya que esta varía según su mineralogía (p. ej., aragonita: 2.95  $\text{g cm}^{-3}$  y calcita: 2.71  $\text{g cm}^{-3}$ ). En este trabajo, se separaron las estructuras calcáreas a nivel de grupos y se obtuvo su calcimasa, lo que permitió calcular la tasa de calcificación para cada uno de los grupos. El sesgo se reduce con esta metodología, aunque requiere experiencia en la identificación y tiempo en el procesamiento en laboratorio.

El análisis de la composición relativa de polimorfos de  $\text{CaCO}_3$  en las CAUs fue posible gracias al esfuerzo por obtener la calcimasa de cada uno de los principales grupos de organismos incrustantes y a la disponibilidad de literatura referente a la mineralogía de sus estructuras calcáreas. Los balanos contribuyeron con la mayor calcimasa (Figura 19A) y ya que secretan su caparazón de calcita (Khalifa et al., 2011), este fue el polimorfo con la mayor proporción (Figura 19B). Lo anterior podría sugerir que en los sitios de estudio existe un predominio de la calcita, el polimorfo de  $\text{CaCO}_3$  más resistente a la disolución química, sin embargo, existen hallazgos que rechazan este supuesto. En arrecifes del Pacífico central, por ejemplo, Price et al. (2012) y Vargas-Ángel et al. (2015) documentaron que la calcita rica en magnesio fue

el polimorfo con mayor proporción en las CAUs debido al predominio de las CCA, en contraste con el bentos donde predominaron los organismos que depositan aragonita, como los corales pétreos (escleractínios y milepóridos) y las algas del género *Halimeda*.

Esta discrepancia se debe a que las comunidades presentes en el sustrato natural se encuentran en un estadio de sucesión ecológica más avanzado que las establecidas en los sustratos artificiales, aunque en el bentos también se pueden observar estadios tempranos e intermedios debido al efecto de perturbaciones naturales (Connell y Slatyer, 1977; Paine y Levin, 1981). Debido al corto periodo de inmersión de las CAUs (6 y 15 meses) los resultados de este trabajo potencialmente reflejan la estructura de las comunidades bénticas en estadios de sucesión temprana y deben ser considerados en este contexto. Futuros trabajos cuyo objetivo sea conocer el desempeño del ensamblaje de organismos incrustantes en estadios de sucesión avanzados deben extender el periodo de inmersión de los sustratos artificiales y evaluar al mismo tiempo el sustrato natural.

Johnson et al. (2022) describen todas las limitaciones con respecto al uso de las CAUs, algunas de las cuales incluyen el área relativamente pequeña ( $0.04 \text{ m}^2$ ) y una subrepresentación de la complejidad física del sustrato natural. La implementación de una cantidad adecuada de réplicas en función del área de extensión del sitio de estudio puede resolver el primer punto. Sin embargo, para el segundo problema en este momento no hay una solución disponible. En este estudio se ajustó el número de réplicas según lo establecido en trabajos previos ( $n = 5$  por cada tratamiento; Alvarado-Rodríguez et al., 2019; dos Reis et al., 2016; Price et al., 2012; Vargas-Ángel et al., 2015), pero se recomienda un mayor número de réplicas en futuros trabajos con la finalidad de incrementar el poder estadístico. Además, como la tasa de calcificación de los organismos incrustantes varía entre las zonas del arrecife [e.g., Hepburn et al. (2014)], una distribución adecuada de los sustratos experimentales en el arrecife dará como resultado datos más representativos.

Los resultados de este trabajo y los del capítulo anterior mostraron una variación temporal en la tasa de calcificación del ensamblaje de organismos incrustantes (e.g., 6 meses > 15 meses). Sin embargo, la identificación y separación de estructuras calcáreas a nivel de grupos permitió reconocer la notable contribución de los balanos. Ya que este grupo muestra una disminución sustancial en su tasa de calcificación después de seis meses (ver Figura 6 del Capítulo 2. y Figura 18 en este), es posible que las tendencias temporales reales del ensamblaje sean enmascaradas por su dominio ejercido. Por lo tanto, en el siguiente capítulo se abordará con mayor detalle este posible sesgo y se mostrarán las evidencias que comprueban este supuesto.

## Capítulo 4. Calcificación al límite: las implicaciones de vivir en un ambiente altamente dinámico

---

### 4.1 Introducción

En los capítulos anteriores se ha mostrado que los organismos incrustantes añaden cantidades significativas de material calcáreo en los ambientes arrecifales, y en algunos sitios específicos su contribución puede dominar la acumulación de  $\text{CaCO}_3$  (e.g., Bosence, 1984; Steneck, 1986). Sin embargo, la degradación ambiental tiene el potencial de cambiar su estructura y disminuir la diversidad del gremio de organismos constructores de arrecifes [*sensu* Fagerstrom (1991)], lo cual implica pérdidas importantes en la producción de material calcáreo (Land, 1979; Mallela y Perry, 2007).

Además de la degradación ambiental, la acidificación del océano es un fenómeno vinculado al incremento en la concentración de  $\text{CO}_2$  atmosférico con potenciales efectos perjudiciales en los organismos calcificadores (Kroeker et al., 2010). La quema de combustibles fósiles y la deforestación son las dos principales fuentes antropogénicas de  $\text{CO}_2$  a la atmósfera (Le Quéré et al., 2018). Parte del  $\text{CO}_2$  atmosférico se disuelve en el océano (~25%) y disminuye el pH y la concentración del ion carbonato ( $\text{CO}_3^{2-}$ ).

Los modelos biogeoquímicos señalan que la sensibilidad del océano a la acidificación es mayor cuando la concentración del  $\text{CO}_2$  disuelto en el océano incrementa en un intervalo de tiempo corto (e.g.,  $10^4$  años) que cuando ocurre en un periodo largo (e.g.,  $10^5$  años) debido a la interacción con los minerales de carbonato (Caldeira y Wickett, 2003). A consecuencia del rápido aumento en la concentración del  $\text{CO}_2$  disuelto en el océano, la saturación del agua de mar oceánica con respecto a aragonita ( $\Omega_{Ar}$ ) a escala global ha disminuido de 4.6 en 1880 a 4 en la actualidad y se prevé que siga disminuyendo hasta llegar a 3.1 en el 2065 y 2.8 hacia finales de siglo (Kleypas et al., 1999; Langdon y Atkinson, 2005).

En algunas regiones costeras, las surgencias que afloran agua rica en carbono inorgánico disuelto (CID) exponen a los organismos a valores de pH y  $\Omega_{Ar}$  tan bajos como los pronosticados para ocurrir a finales de siglo (Feely et al., 2008). En la región del Canal de Ballenas, localizada en el Golfo de California, las propiedades biogeoquímicas del agua superficial son fuertemente controladas por una particular dinámica de dos masas de agua: el Agua del Golfo de California (AGC) y el Agua Subsuperficial Subtropical (ASS) (Hernández-Ayón et al., 2013; Martínez-Fuentes et al., 2022). Estas masas de agua alternan su dominio

estacionalmente de tal forma que generan una sustancial variación en la temperatura del agua y en la concentración del carbono inorgánico disuelto (CID). Esta característica, aunado a la alta productividad primaria (Santamaria-Del-Angel et al., 1994), hacen de esta región un escenario ideal para estudiar el desempeño de los calcificadores secundarios en un entorno acidificado y eutrofizado.

Algunos trabajos sugieren que la biota que habita en sitios con estas condiciones tiene más probabilidades de sobrevivir a los efectos del cambio climático como resultado de vivir en condiciones ya estresadas (Glynn, 1996; Riegl y Piller, 2003). Sin embargo, para calcificar en estas condiciones los organismos requieren un mayor gasto energético para la regulación ácido-base extracelular (Pörtner, 2008) toda vez que necesitan mantener valores altos de pH y  $\Omega$  en los sitios de calcificación (Bach et al., 2013; Gaylord et al., 2015).

La capacidad de obtener energía metabólica adicional determina qué tan exitosos son los organismos para mantener la calcificación en condiciones de bajo pH y  $\Omega$  (Findlay et al., 2011) y la alimentación heterótrofa potencialmente proporciona gran parte de esta energía (Drenkard et al., 2013; Edmunds, 2011; Ramajo et al., 2016). Por lo tanto, estudiar la producción de  $\text{CaCO}_3$  de los organismos incrustantes en La Llave contribuirá a entender si la alta disponibilidad de alimento pelágico mejora el desempeño de los calcificadores secundarios bajo condiciones de acidificación del océano.

## 4.2 Material y Métodos

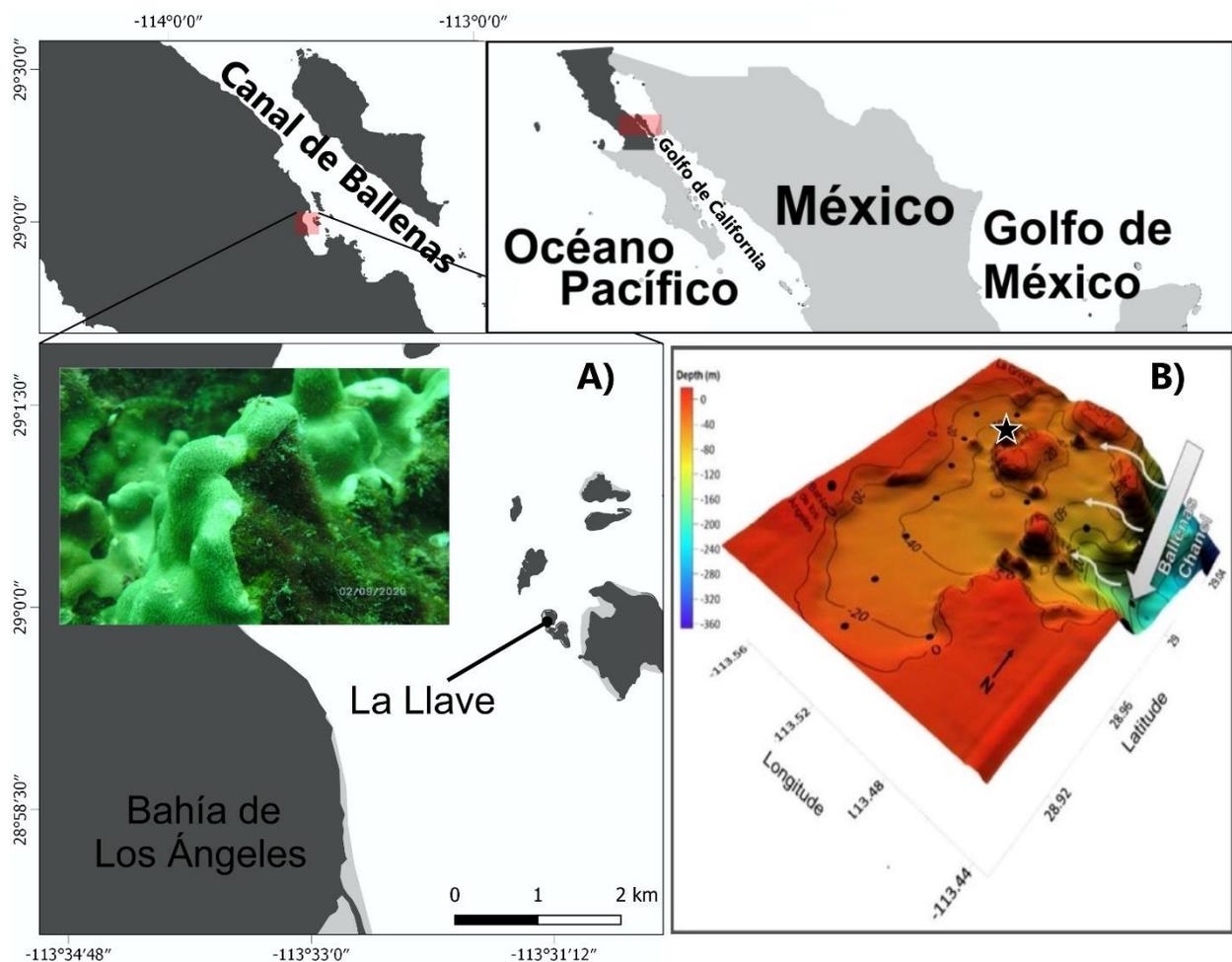
### 4.2.1 Área de estudio

Este estudio se realizó en la comunidad coralina de isla La Llave (Figura 23A) ubicada en la región de Las Grandes Islas en el norte del Golfo de California (ver Capítulo 3, sección 3.2.1 para una descripción detallada). De acuerdo con Martínez-Fuentes et al. (2022), las propiedades biogeoquímicas del agua en la zona de estudio son determinadas por la advección estacional de dos masas de agua desde el Canal de Ballenas (Figura 23B): 1) Agua del Golfo de California (AGC: salinidad  $\geq 35$  y temperatura  $> 12$  °C) y 2) Agua Subsuperficial Subtropical (ASS: salinidad = 34.4–35 y temperatura = 9–14 °C).

En este sitio, los niveles de Chl-a permanecieron por encima de  $1.5 \text{ mg m}^{-3}$  durante todo el periodo de estudio (2019-2020) y la temperatura del agua varió  $\sim 15$  °C entre las estaciones verano-invierno. El único

coral constructor de arrecifes que crece en la zona de estudio es *Porites panamensis* debido a su capacidad para crecer bajo condiciones de alta productividad biológica (i.e., régimen eutrófico) y una amplia variación de temperatura (e.g., régimen templado-cálido) (Edmunds et al., 2012).

Al no existir las condiciones óptimas para el crecimiento de otras especies constructoras de arrecifes, los más importantes organismos productores de  $\text{CaCO}_3$  son heterozoarios, tales como moluscos, briozoos, balanos, y equinodermos (Halfar et al., 2004). Por lo tanto, este sitio ofrece una oportunidad invaluable para estudiar la contribución de los organismos incrustantes al balance carbonatos en un ambiente donde los valores de pH y  $\Omega_{\text{Ar}}$  son naturalmente bajos.



**Figura 23.** Localización del sitio de estudio (A) en la región de las Grandes Islas en el Golfo de California. En el panel B se muestra la batimetría en 3D de Bahía de Los Ángeles y la ubicación del arrecife La Llave (estrella) dentro de la bahía (tomado de Martínez-Fuentes et al., 2022). Una colonia de *Porites panamensis* con sobrecrecimiento por algas filamentosas se muestra en la fotografía insertada en A.

#### 4.2.2 Caracterización ambiental

Para conocer la variación estacional de la temperatura y la salinidad del agua, estas variables se registraron con una sonda multiparamétrica YSI-Pro2030 (Yellow Springs Instruments, Yellow Springs, 157 USA) durante la transición de las estaciones primavera-verano y otoño invierno de 2019, y durante la transición invierno-primavera y verano-otoño de 2020. Todas las mediciones se hicieron a 2 m de profundidad entre las 10:00 y las 12:00 h. Para obtener la variación temporal durante todo el periodo de estudio, los datos de temperatura *in situ* fueron complementados con datos satelitales. Para ello se procesaron imágenes mensuales de temperatura superficial del mar (TSM) desde el sensor satelital MODIS-Aqua con una resolución espacial de 4 km para el periodo enero de 2019–diciembre de 2020. La validez de este enfoque se confirmó por la correlación observada entre los datos de temperatura *in situ* y los derivados de satélite ( $R^2 = 0.97, p < 0.001$ ), con una pendiente de regresión de  $TSM = 1.25 + 0.952[\text{temperatura del agua in situ}]$ .

#### 4.2.3 Muestras de agua discretas y análisis del sistema del CO<sub>2</sub>

Como se mostró en el capítulo anterior, en este sitio se recolectaron muestras de agua para caracterizar el sistema del CO<sub>2</sub> en el verano de 2019. Debido a que las propiedades biogeoquímicas del agua superficial muestran una fuerte variación estacional en esta región del Golfo de California (Hernández-Ayón et al., 2013), y debido a que estas ejercen un fuerte control sobre la producción biogénica de carbonato de calcio (e.g., Cyronak et al., 2018; Silbiger y Donahue, 2015), se realizaron más recolectas de agua para caracterizar las variables del sistema del CO<sub>2</sub> durante el invierno de 2019 y durante la primavera y el otoño de 2020. La metodología empleada para recolectar las muestras de agua y para su procesamiento en el laboratorio se describe en el Capítulo 3. (ver sección 3.2.4). Se realizaron diagramas CID-AT con valores de salinidad normalizados a 35 y una temperatura fija de 25 °C. Para normalizar los valores de CID por salinidad se usó la ecuación 3.

$$nCID = \frac{nCID * 35}{oSal} \quad (3)$$

Donde nCID= CID normalizado, oCID= CID observado (medido en las muestras de agua), y oSal= Salinidad observada (medida en laboratorio).

La misma fórmula se usó para normalizar los valores de alcalinidad. Estudios previos en la región han sugerido que la variación en la temperatura del agua superficial puede potencialmente reflejar la variación estacional en el CID (Hernández-Ayón et al., 2013; Martínez-Fuentes et al., 2022). Ya que tanto el pH como el estado de saturación del agua de mar con respecto a  $\text{CaCO}_3$  varían negativamente con el CID [e.g., McMahon et al. (2013)], se evaluó la relación potencial de la temperatura del agua medida *in situ* con el CID, el pH, y el  $\Omega_{\text{Ar}}$  con una serie de modelos de regresión lineal tipo 2 (efectos mixtos). Considerando que la TSM y la temperatura del agua *in situ* se correlacionaron positivamente, y ya que se encontró una relación significativa de la temperatura del agua con el CID y el  $\Omega_{\text{Ar}}$  se modelaron los valores de CID y  $\Omega_{\text{Ar}}$  para todo el período de estudio (2019-2020) a partir de los valores de TSM utilizando los parámetros de la pendiente y el intercepto de cada ecuación.

#### 4.2.4 Colecta de organismos incrustantes

Para evaluar la variación temporal en la producción de  $\text{CaCO}_3$  por organismos incrustantes en este sitio, se emplearon los datos de calcificación derivados de las CAUs de PVC y de terracota de 6 y 15 meses descritas en el capítulo 3 más los derivados de un set de CAUs de ambos materiales que se extrajo a los 18 meses ( $n= 5$  por material). La tasa de calcificación neta ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) al nivel de ensamblaje, microhábitat y grupos se calculó de la forma en que se describe en el Capítulo 2. (ver sección 2.2.3). Para cada grupo, se estimó la tasa de cambio en la tasa de calcificación ( $\Delta G$ ) entre los periodos de inmersión como una medida directa de estabilidad/inestabilidad en su producción de  $\text{CaCO}_3$ . La  $\Delta G$  se calculó como el promedio ( $\pm \text{DE}$ ) de las diferencias entre cada valor de calcificación y su media.

#### 4.2.5 Análisis de datos

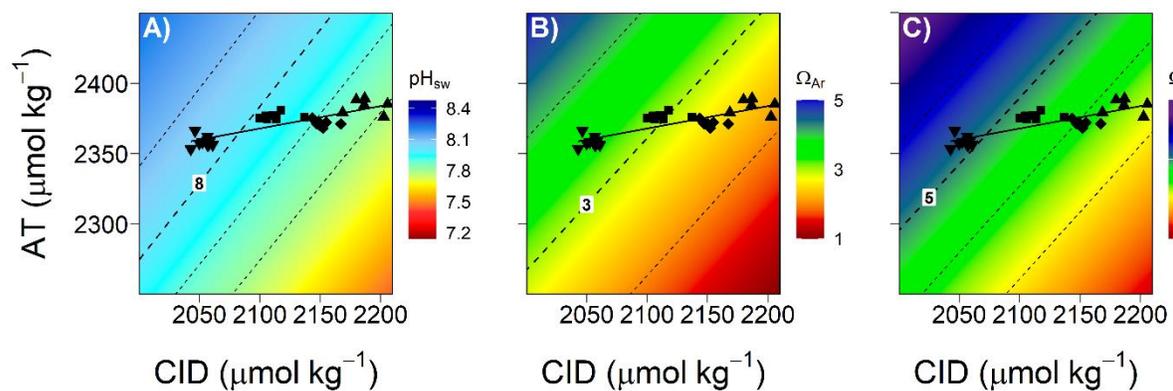
Las diferencias estadísticas en la tasa de calcificación neta entre periodos de inmersión (6, 12 y 18 meses) y el tipo de material (PVC vs. terracota) se probaron con un ANOVA de dos vías. Para probar la relación CID-TSM, se realizó un análisis de regresión Tipo II usando la función *lmodel2* con el método de cuadrados ordinarios (OLS) (<https://rdrr.io/cran/lmodel2/man/lmodel2.html>). No se observó violación de la normalidad ni la homogeneidad de varianzas en los residuales (pruebas de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente). Todos los análisis y gráficos se hicieron en R v. 4.2.0 (R Core Team, 2022) con las paqueterías *ggplot2* (Wickham, 2016), *car* (Fox y Weisberg, 2019), *lmodel2* (Legendre, 2018), *cowplot* (Wilke, 2020), y *patchwork* (Pedersen, 2020).

## 4.3 Resultados

### 4.3.1 Variabilidad del sistema de CO<sub>2</sub> y temperatura del agua

El intervalo de variación del CID en las muestras de agua fue 2043–2206  $\mu\text{mol kg}^{-1}$  y el de la AT 2353–2389  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ . Los valores de  $\text{pH}_{\text{sw}}$  estuvieron por debajo de 8 la mayor parte del tiempo y presentaron una variación estacional de 0.11 unidades: 7.93 en invierno y 8.04 en verano (Figura 24A). El intervalo de variación del  $\Omega_{\text{Ar}}$  fue 2.01–3.74 (Figura 24B) y el del  $\Omega_{\text{Ca}}$  fue 3.13–5.62 (Figura 24C), con valores bajos en invierno y altos en verano.

La temperatura del agua medida *in situ* disminuyó de 22 °C a 18.8 °C de junio a diciembre de 2019. En marzo de 2020 fue aún más baja y alcanzó los 15.2 °C para después incrementar hasta los 28.27 °C en septiembre. La TSM siguió la misma variación temporal, con valores altos durante el verano (junio-septiembre, hasta 29.8 °C) y valores bajos durante el invierno (diciembre-marzo, hasta 15.5 °C). La salinidad cambió relativamente poco a lo largo del año, con una media de 35.27 y un intervalo de 34.98–35.5 (de invierno a verano).

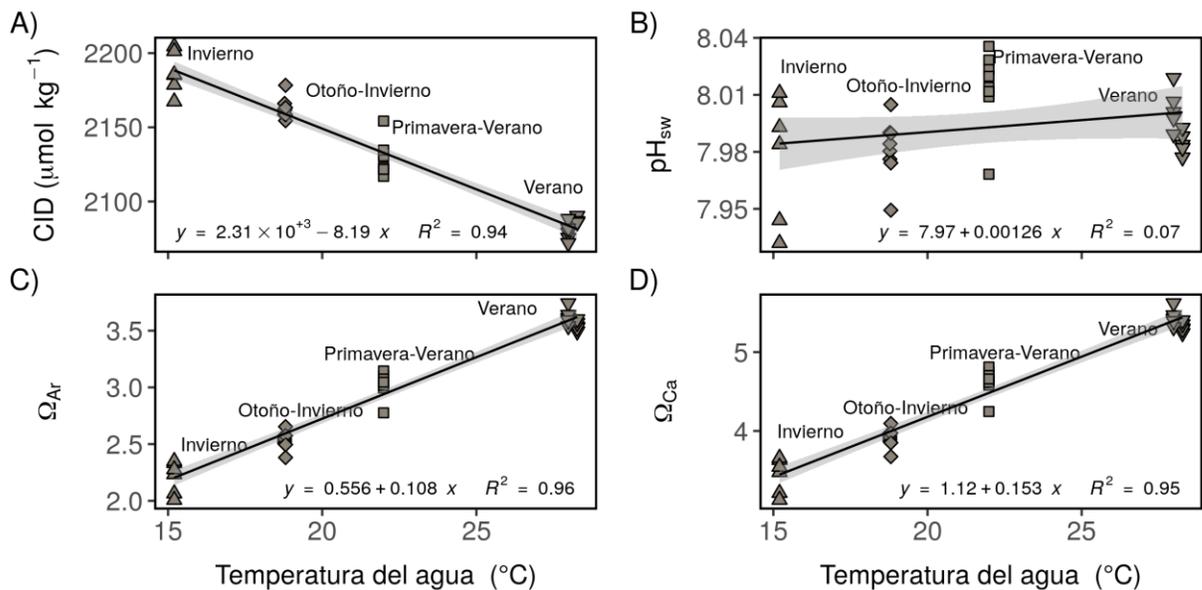


**Figura 24.** CID y AT en La Llave, junto con el  $\text{pH}_{\text{sw}}$  (A) y estados de saturación de la aragonita (B) y la calcita (C). Las escalas se calcularon con temperatura (25 °C) y salinidad (35) constantes. La línea continua negra es la regresión lineal tipo II. Las líneas negras punteadas son las isóneas de referencia y los incrementos /decrementos son de 0.1 unidades en  $\text{pH}$  y 1 unidad en  $\Omega_{\text{Ar}}$  y  $\Omega_{\text{Ca}}$ .

La temperatura del agua medida *in situ* y la concentración de CID se correlacionaron negativamente: valores altos de temperatura y bajos de CID en verano y valores bajos de temperatura y altos de CID en invierno ( $R^2 = 0.94$ ,  $p < 0.001$ ,  $df = 32$ ). Tanto la pendiente como el intercepto fueron estadísticamente

significativos ( $p < 0.001$  en ambos casos). En la Figura 25A se muestra la regresión lineal del CID con la temperatura del agua y la ecuación con los parámetros utilizados para modelar los valores del CID ( $\text{CID} = 2312.8 - 8.19 \times \text{Temperatura del agua}$ ).

La temperatura del agua no se correlacionó con el pH ( $p = 0.14$ , Figura 25B), en cambio, se correlacionó positivamente con el  $\Omega_{\text{Ar}}$  ( $R^2 = 0.96$ ,  $p < 0.001$ ,  $\text{df} = 32$ ) y con el  $\Omega_{\text{Ca}}$  ( $R^2 = 0.95$ ,  $p < 0.001$ ,  $\text{df} = 32$ ). Los valores de los parámetros usados para modelar los valores del  $\Omega_{\text{Ar}}$  y los del  $\Omega_{\text{Ca}}$  se muestran en las ecuaciones insertadas en las Figura 25C y D, respectivamente.

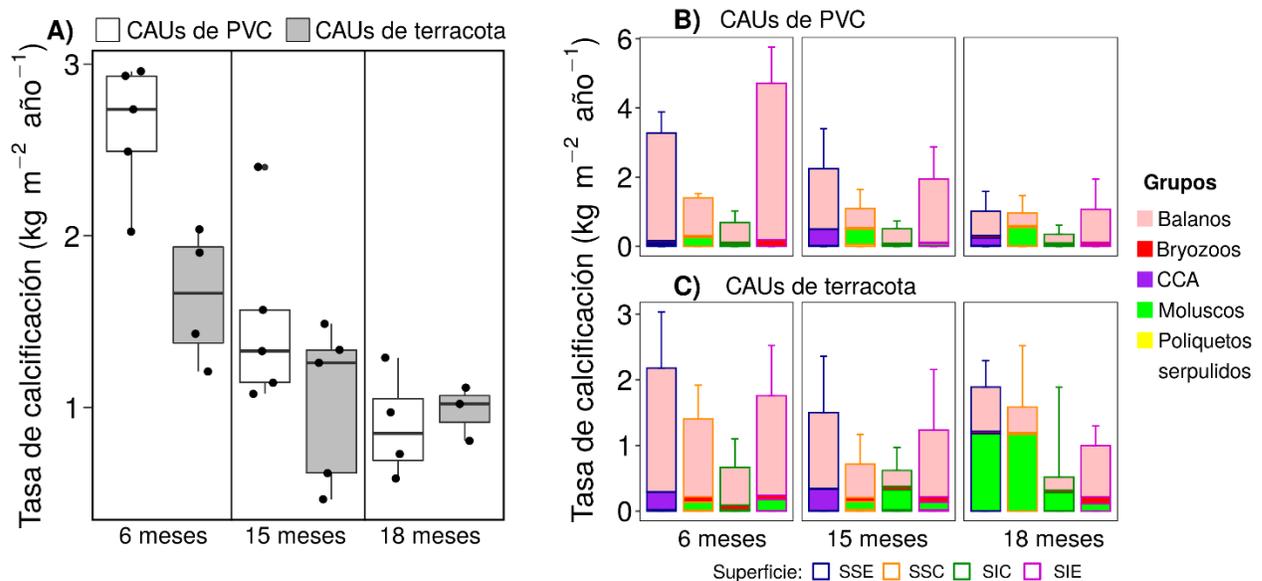


**Figura 25.** Ecuaciones empíricas de la temperatura del agua con el CID (A), el  $\text{pH}_{\text{sw}}$  (B), el  $\Omega_{\text{Ar}}$  (C) y el  $\Omega_{\text{Ca}}$  (D).

#### 4.3.2 Tasa de calcificación

La tasa de calcificación neta varió entre  $0.47$  y  $2.96 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  (Figura 26A) y no se encontraron diferencias estadísticas entre materiales ( $p > 0.05$ ), mientras que entre periodos de inmersión fue mayor a los 6 que a los 12 y 18 meses ( $F_{2, 20} = 20.96$ ,  $p < 0.001$ ). La interacción de los dos factores no fue significativa ( $p > 0.05$ ). En las CAUs de PVC de 6 y 15 meses (Figura 26B), la tasa de calcificación fue mayor en las superficies expuestas (SSE y SIE) que en las crípticas (SSC y SIC) ( $F_{3, 44} = 8.32$ ,  $p < 0.001$ ). Los balanos mostraron los valores más altos (intervalo:  $0.25$ – $4.53 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), seguido de los moluscos incrustantes ( $0.01$ – $0.53 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y las CCA ( $0.01$ – $0.48 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ). Los briozoos ( $0.005$ – $0.18 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y los poliquetos serpúlidos ( $0.001$ – $0.06 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) mostraron los valores más bajos.

En las CAU de TCT (Figura 26C) no hubo diferencias estadísticas entre microhábitats ni entre periodos de inmersión ( $p > 0.05$  en ambos factores). Nuevamente los balanos presentaron las mayores tasas de calcificación (intervalo:  $0.20\text{--}1.89 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), seguido de los moluscos ( $0.12\text{--}1.18 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y las CCA ( $0.27\text{--}0.33 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ). De igual manera, los briozoos ( $0.004\text{--}0.11 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y los poliquetos serpulidos presentaron las tasas de calcificación más bajas ( $0.004\text{--}0.03 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ).

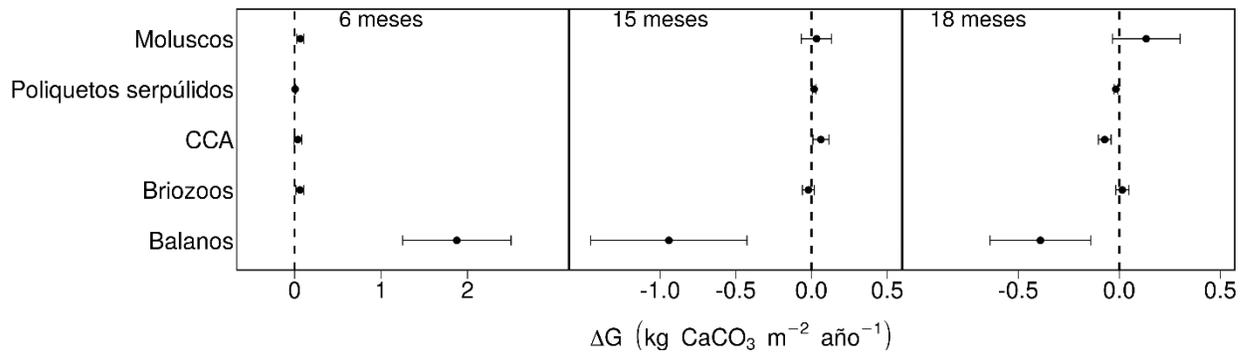


**Figura 26.** Tasa de calcificación neta del ensamblaje (A) y a nivel de microhábitat en las CAUs de PVC (B) y de terracota (C) durante los tres periodos de inmersión. En B y C, la tasa de calcificación para cada grupo de organismos incrustantes se muestra con diferente color de relleno, mientras que el color del contorno de las barras identifica la superficie (ver métodos). Las barras sobre las columnas son la desviación estándar.

#### 4.3.3 Tasa de cambio en la producción de $\text{CaCO}_3$ a nivel de grupos

Cuando se analizó la tasa de cambio entre periodos de inmersión en la tasa de calcificación ( $\Delta G$ , Figura 27) de cada grupo, los balanos mostraron los mayores valores negativos ya que su tasa de calcificación disminuyó sustancialmente después de 6 meses ( $\Delta G$  15 meses =  $-0.94 \pm 0.52 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  y  $\Delta G$  18 meses =  $-0.39 \pm 0.25 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ).

Por otro lado, los moluscos mostraron los valores positivos más altos debido a que su tasa de calcificación aumentó gradualmente con el tiempo ( $\Delta G$  15 meses =  $0.03 \pm 0.1 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  y  $\Delta G$  18 meses =  $0.13 \pm 0.17 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ). Las CCA mostraron un patrón estacional, con valores positivos a los 15 meses ( $\Delta G = 0.06 \pm 0.05 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), pero negativos a los 18 meses ( $\Delta G = -0.07 \pm 0.03 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ). Interesantemente, los briozoos y poliquetos serpulidos no mostraron cambios sustanciales a lo largo del tiempo ( $\Delta G = \sim 0$ ).



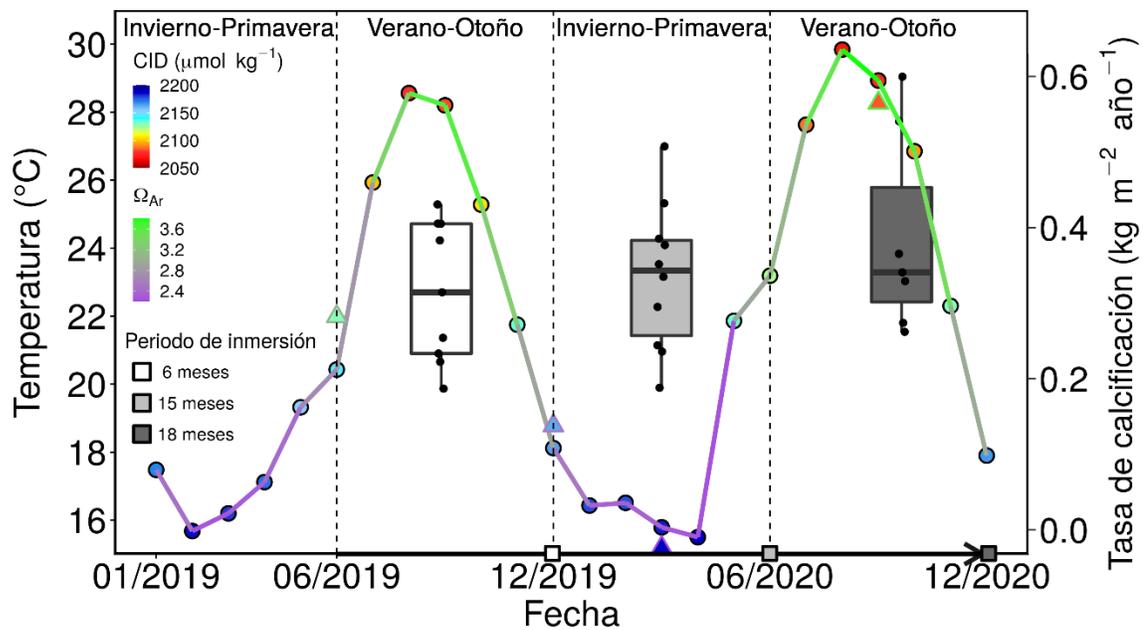
**Figura 27.** Tasa de cambio en la tasa de calcificación a nivel de grupos durante los tres periodos de inmersión. Los puntos representan la media y las barras son la desviación estándar calculada como se indica en el texto. La línea punteada marca el  $\Delta G = 0$  como referencia.

#### 4.3.4 Tasa de calcificación de los organismos incrustantes en el contexto ambiental

Las CAUs desplegadas durante 6 meses (6mCAUs) estuvieron sujetas a condiciones de verano-otoño de 2019, cuando la temperatura del agua fue moderada-alta (18.1–28.6 °C) y la concentración del CID fue baja-moderada (2079–2165  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ). Las CAU desplegadas por 15 meses (15mCAU) estuvieron expuestas a las mismas condiciones que las 6mCAUs más las condiciones predominantes durante el invierno de 2019 y la primavera de 2020, cuando la temperatura fue moderada-baja (23.2–15.5 °C) y la concentración del CID fue moderada-alta (2123–2186  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ).

Finalmente, las CAUs desplegadas durante 18 meses (18mCAUs) estuvieron sometidas a las mismas condiciones que las 6mCAUs y las 15mCAUs más las condiciones prevalecientes durante el verano-otoño de 2020, cuando nuevamente la temperatura fue moderada-alta (17.9–29.8°C) y la concentración del CID fue moderada-baja (2166–2069  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ).

A pesar de la variabilidad sustancial en la temperatura y en la concentración del CID durante el período de estudio, el ensamblaje de organismos incrustantes mantuvo estables tasas de calcificación cuando se excluyó a los balanos del análisis, sin diferencias estadísticas entre periodos de inmersión ( $F_{2, 23} = 0.96$ ,  $p = 0.40$ ) (Figura 28). El intervalo de la tasa de calcificación neta (sin considerar a los balanos) fue: 0.19–0.43  $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$  en las 6mCAUs, 0.19–0.51  $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$  en las 15mCAUs, y 0.26–0.60  $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$  en las 18mCAUs.



**Figura 28.** Temperatura superficial del mar satelital (círculos) y medida in situ (triángulos) para el período 2019-2020 en La Llave. El color de relleno de los círculos y triángulos representa los valores de CID modelados y medidos, respectivamente. El color de la línea que une los círculos y el color del contorno de los triángulos representan valores de  $\Omega_{Ar}$  modelados y calculados, respectivamente. El eje Y secundario muestra la tasa de calcificación neta (sin considerar a los balanos) representada en los boxplot (mediana y cuartiles 1-3).

#### 4.4 Discusión

El arrecife La Llave ofrece un escenario ideal para evaluar el desempeño de los organismos incrustantes en un ambiente altamente variable en cuanto a condiciones de temperatura, concentración de nutrientes, y carbono inorgánico disuelto (CID). Los resultados mostraron que los valores bajos de temperatura coinciden con los valores altos de CID en invierno y lo opuesto ocurre en verano (Figura 25A y Figura 28). Esto se debe a su proximidad al Canal de Ballenas, donde las propiedades biogeoquímicas del agua muestran un fuerte patrón estacional (Martínez-Fuentes et al., 2022). El afloramiento de ASS se intensifica durante el invierno y provoca una disminución en la temperatura del agua superficial y un incremento en la concentración del CID, pero conforme el afloramiento se relaja hacia el verano ocurre un aumento en el volumen de AGC, esto incrementa la temperatura y disminuye el CID (Hernández-Ayón et al., 2013).

A diferencia del CID, el pH varió poco a lo largo del estudio y sus valores fueron mayores en verano que en invierno (Figura 24A). Interesantemente, el pH no se correlacionó significativamente con la temperatura del agua (Figura 25B). La explicación más probable es que hay otros factores que contribuyen al pH con mayor intensidad que los cambios de temperatura. La AT [definida como el exceso de bases sobre ácidos en el agua de mar (Millero, 2007)], por ejemplo, se correlacionó positivamente con el pH ( $R^2 = 0.34$ ,  $p =$

0.0002,  $df = 32$ ) debido a que cuando aumenta la concentración de iones de carbonato disminuye la concentración de protones (ver Figura 2) y, en consecuencia, aumenta el pH [ya que  $pH = -\log[H^+]$  (Myers, 2010)].

La falta de relación entre la temperatura del agua y el pH sugiere la existencia de mecanismos que mitigan la disminución del pH en La Llave, especialmente durante el invierno cuando el CID incrementa. Además de la disolución de carbonatos (Cyronak et al., 2018), la fotosíntesis es el otro proceso que explica el amortiguamiento del pH vía el incremento de la alcalinidad, ya que a medida que el agua superficial es enriquecida con nutrientes, la tasa de consumo del CID para la producción primaria puede incrementar al grado de mitigar sustancialmente la presencia de una condición de bajo pH (Kapsenberg y Hofmann, 2016). El aumento en la concentración de nutrientes que ocurre con mayor intensidad en invierno en la región de estudio (Torres-Delgado et al., 2013), asociado a la intensa mezcla por mareas, produce las condiciones que propician los florecimientos de fitoplancton típicos de la región del Canal de Ballenas en invierno (Santamaria-Del-Angel et al., 1994).

Los valores de  $\Omega_{Ar}$  fueron menores a 4 (2.01–3.74) y los de  $\Omega_{Ca}$  menores a 6 (3.13–5.62) durante el periodo de estudio (Figura 24B y C). Su variación temporal siguió la misma tendencia que el pH, valores bajos en invierno y valores altos en verano, pero a diferencia de este, la saturación ambos polimorfos de  $CaCO_3$  se correlacionó positivamente con la temperatura del agua (Figura 25C). El pH y el  $\Omega$  (ambos  $\Omega_{Ar}$  y  $\Omega_{Ca}$ ) están estrechamente relacionados y covarían temporal y espacialmente debido a que ambos están relacionados a su vez con la concentración de iones de carbonato ( $CO_3^{2-}$ ). Una alta concentración de  $CO_3^{2-}$  se asocia a valores altos de pH (por que el  $H^+$  libre reacciona con este ion, formando el ion bicarbonato) y  $\Omega$  (ya que  $\Omega = [Ca^{2+}] * [CO_3^{2-}] / K_{sp}$ ), mientras que una baja concentración de  $CO_3^{2-}$  se asocia a valores bajos de pH (por disociación del ion bicarbonato en  $CO_3^{2-}$  y  $H^+$ ) y  $\Omega$  (Figura 2). Por lo tanto, la relación significativa observada entre el pH y el  $\Omega_{Ar}$  ( $R^2 = 0.20$ ,  $p = 0.005$ ,  $df = 32$ ) potencialmente se explica por su dependencia concurrente a la concentración del  $CO_3^{2-}$  más que por una relación de causa y efecto.

Los factores que regulan la química del agua de mar en los ecosistemas costeros tales como la actividad biológica, el intercambio de gases y la hidrodinámica suelen covariar a escalas diurnas, estacionales, e interanuales (Price et al., 2012). Como se mencionó previamente, la dinámica estacional de las dos principales masas de agua (ASS y AGC) es la causa principal de la variación en las variables del sistema de carbonatos en La Llave. Los valores bajos de  $\Omega_{Ar}$  que ocurren en La Llave son similares a los de otros sitios ubicados en áreas de surgencias en el Pacífico oriental tropical (e.g., Chapa-Balcorta et al., 2015; Enochs et al., 2021; Manzello, 2010; Manzello et al., 2008). Si a esto se suma la sustancial variación estacional en

la temperatura del agua (15–28 °C) y la alta concentración de nutrientes (e.g., 1.58 mg de Chl-a m<sup>-3</sup>), esta localidad representa un ambiente potencialmente marginal para las especies que depositan CaCO<sub>3</sub>.

Los resultados mostraron, no obstante, que la contribución de los organismos incrustantes a la producción de CaCO<sub>3</sub> en La Llave es comparable a la que realizan en otros sitios de latitudes bajas donde existen mejores condiciones para calcificar (ver Figura 26A en este capítulo y Figura 22 del Capítulo 3. ). La capacidad de obtener energía metabólica adicional determina qué tan exitosos son los organismos para mantener altas tasas de calcificación en ambientes de bajo  $\Omega$  (Findlay et al., 2011). En este sentido, la alta disponibilidad de alimento pelágico en La Llave, puede suministrar la energía adicional para calcificar a los organismos filtradores y contrarrestar los efectos negativos de vivir en estas condiciones (Drenkard et al., 2013; Edmunds, 2011). Esta suposición se apoya en el hecho de que los calcificadores más prolíficos en la región son heterótrofos filtradores (Halfar et al., 2004).

El ASS aflorada incrementa la concentración de nutrientes en la superficie del mar que a su vez aumentan la biomasa de fitoplancton que sirve de alimento para los heterótrofos filtradores. En el caso de los balanos, se ha observado que además de la disponibilidad de alimento pelágico, el incremento en la temperatura del agua mejora su crecimiento (Johnson et al., 2021). Por lo tanto, las altas tasas de calcificación de este grupo a los 6 meses de inmersión (Figura 26B) potencialmente se deben al progresivo calentamiento del agua que ocurrió de invierno a verano de 2019 y a la alta disponibilidad de alimento pelágico (e.g., Chl-a promedio  $\sim 1.6$  mg m<sup>-3</sup>). Después de este periodo, fueron el grupo que mostró la mayor disminución en el aporte de CaCO<sub>3</sub> (Figura 27), y esto se relaciona a la caída en la temperatura del agua (que descendió de 29.8 a 15.5 °C) y a factores como su tasa de crecimiento y la competencia por el espacio que fueron discutidos en el Capítulo 2. Capítulo 3.

De acuerdo con Halfar et al. (2004), el ensamblaje constituido por briozoos, moluscos, balanos y equinodermos aporta el  $\sim 80\%$  de la producción de sedimentos calcáreos en la región de Bahía de Los Ángeles. En este trabajo, los balanos fueron los mayores calcificadores, aunque su contribución fue muy variable entre periodos de inmersión (intervalo: 0.25–4.53 kg m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>). En un intento por conocer su influencia en la producción secundaria de CaCO<sub>3</sub>, este grupo fue excluido del análisis global y los resultados revelaron que, sin considerar el aporte de los balanos, los organismos incrustantes exhibieron una tasa de calcificación significativamente menor, aunque temporalmente estable (intervalo 0.19–0.60 kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>) a pesar de la sustancial variación en la temperatura del agua y en el  $\Omega_{Ar}$ , (Figura 28). Por lo tanto, y contrario a lo esperado, las condiciones ambientales presentes en La Llave parecen ser favorables para la calcificación secundaria, particularmente para la fauna heterótrofa que se alimenta por filtración.

## Capítulo 5. Conclusiones

---

Dada la hipótesis de que las condiciones de alta disponibilidad de alimento pelágico favorecen a los organismos incrustantes heterótrofos, se evaluó la contribución de los organismos incrustantes a la producción de carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ) durante cuatro periodos de inmersión (6, 12, 18, y 24 meses) bajo tres escenarios ambientalmente contrastantes

En primer lugar, Playa Las Gatas se localiza dentro de la bahía de Zihuatanejo Guerrero y alberga una comunidad coralina que ha estado sujeta a un alto impacto antropogénico al menos durante las últimas tres décadas. Los impactos incluyen la extracción ilegal de corales, la sobreexplotación de los recursos pesqueros, la contaminación por descargas de aguas residuales y la alta afluencia de turistas. En segundo lugar, el Islote Zacatoso se localiza mar adentro, al menos 2 km alejado de la playa de Ixtapa-Zihuatanejo, y alberga un arrecife costero bien desarrollado donde la alta cobertura coralina y la complejidad estructural del arrecife son una muestra de su buen estado de conservación. En tercer lugar, Isla La Llave se localiza en el lado oeste del Golfo de California en la región del Canal de Ballenas, donde las condiciones ambientales son muy dinámicas y tanto la concentración de nutrientes como la de carbono inorgánico disuelto (CID) permanecen altas la mayor parte del año.

Para lograr este objetivo se instalaron unidades experimentales para el reclutamiento de organismos bénticos denominadas CAUs (por sus siglas en inglés, Calcification/Accretion Units). Este tipo de estructuras mimetiza la presencia de diferentes microhábitats que son comunes en muchos ecosistemas marinos, tales como superficies expuestas donde el pastoreo, la sedimentación y la turbulencia del agua configuran las comunidades que ahí se establecen, y crípticas que brindan protección contra algunos de estos factores.

Las comunidades que se establecieron estuvieron compuestas por una mezcla de especies calcificadoras y no calcificadoras, por lo que se siguió la metodología descrita por Alvarado-Rodríguez et al. (2019) para excluir a las últimas. En un intento por determinar la eficacia de dos de los materiales más utilizados en este tipo de estudios, las CAUs fueron construidas con superficies cuadradas de polivinilo de cloruro (PVC) y de terracota (TCT). Debido al extravío de un número importante de CAUs y a las restricciones de movilidad instauradas como medidas de seguridad contra la pandemia mundial provocada por el COVID-19, se tuvo que hacer modificaciones al diseño experimental en cuanto a la evaluación temporal, de tal

modo que ésta se hizo solo en dos periodos de inmersión (6 y 15 meses) en los dos primeros sitios y en tres periodos de inmersión (6, 15, y 18 meses) en el tercero.

Para caracterizar los sitios de estudio se midieron variables ambientales durante las campañas de inmersión inicial y posteriormente durante la extracción de los conjuntos de CAUs. La temperatura y la salinidad del agua se midieron con una sonda multiparámetros YSI-Pro2030 a una profundidad de 2 metros. Para medir la temperatura del agua a la profundidad a la que fueron instaladas las CAUs (4–6 m) se utilizaron HOBOS. En dos de los sitios de estudio se estimó la tasa de sedimentación con trampas de sedimento y la transparencia del agua con la técnica del disco de Secchi.

Se descargaron imágenes del sensor satelital MODIS-Aqua (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>) para evaluar la variabilidad temporal de la temperatura superficial del mar y la concentración de clorofila *a* como un *proxy* de la productividad primaria. Para evaluar las variables del sistema del CID, se recolectaron muestras discretas de agua en dos profundidades: 0.5 m (considerada superficial) y ~5m (considerada de fondo).

La concentración del CID ([CID]) se determinó por coulometría y la alcalinidad total (AT) por titulación con celda abierta. Se uso material de referencia certificado para tener una precisión en las estimaciones dentro de  $\pm 3.0 \mu\text{mol kg}^{-1}$ . El estado de saturación del agua de mar con respecto aragonita ( $\Omega_{Ar}$ ) y calcita ( $\Omega_{Ca}$ ), así como el pH, se calcularon con el programa CO2 SYS.BAS (Pierrot et al., 2006) utilizando las constantes de disociación del ácido carbónico propuestas por Lueker et al., (2000).

La relación potencial de la temperatura del agua medida *in situ* con la [CID], el pH, y el  $\Omega_{Ar}$  se evaluó con una serie de modelos de regresión lineal de efectos mixtos. Ya que se encontró una relación significativa (excepto con el pH), se modelaron valores de [CID] y  $\Omega_{Ar}$  para todo el período de estudio (2019-2020) utilizando los parámetros estimados y la temperatura del agua como variable explicativa.

Tomados juntos, los resultados de este trabajo pueden ser resumidos como sigue:

En Las Gatas, el ensamblaje de organismos incrustantes mostró las tasas de calcificación más bajas ( $< 1.5 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) en comparación con los otros sitios, lo que evidencia su alta sensibilidad al impacto antropogénico. La competencia por el espacio tuvo un rol central en el desarrollo de las comunidades que se establecieron durante la sucesión temprana. Los moluscos gasterópodos de la familia Patellidae fueron los mayores calcificadores debido a que las condiciones ambientales propiciaron su superioridad competitiva.

En comparación con los otros sitios, la tasa de calcificación de los balanos fue  $\sim 9$  veces menor (e.g.,  $0.26$  vs.  $2.3 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), mientras que la de las algas coralinas incrustantes fue hasta  $\sim 4$  veces menor que en Islote Zacatoso (e.g.,  $0.16$  vs.  $0.59 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) pero similar que en La Llave. Estos hallazgos, junto al creciente cuerpo de evidencias en el sitio de estudio (Alvarado-Rodríguez et al., 2019; Nava et al., 2014; Nava y Carballo, 2016; Victoria-Salazar, 2007) subrayan la necesidad de establecer medidas concretas en los planes de manejo para favorecer la recuperación integral del ecosistema en esta localidad.

En el arrecife de Islote Zacatoso, el ensamblaje de organismos incrustantes deposita en promedio  $2.15 \pm 0.99 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ . Esto es superior a su aporte en otras regiones del planeta como el Caribe, el Océano Índico, y el Atlántico sur (intervalo:  $0.0002\text{--}1.38 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), pero similar al reportado para el Pacífico central (hasta  $2.01 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ). El análisis a nivel de grupos reveló que los balanos fueron los mayores calcificadores (intervalo  $0.4\text{--}2.2 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) seguido de las algas coralinas incrustantes (intervalo:  $0.143\text{--}0.586 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ); sin embargo, la contribución de estas últimas fue menor a la que realizan en otras regiones como en el Pacífico sur (intervalo:  $0.11\text{--}1.13 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) o La Gran Barrera de Coral (intervalo  $4.32\text{--}8.4 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ).

Esto revela que su desempeño como agentes estabilizadores y reforzadores de la estructura arrecifal [*sensu* Fagerstrom (1991)] es potencialmente moderado o bajo en este arrecife coralino. Lo anterior, aunado a los valores bajos de saturación de carbonatos ( $\Omega$ ) y partículas cementantes que caracterizan a los arrecifes del Pacífico oriental tropical (Manzello et al., 2008), contribuye a explicar el pobre desarrollo arrecifal en el Pacífico mexicano.

En la Llave, los resultados mostraron que la producción de  $\text{CaCO}_3$  por calcificadores secundarios fue alta:  $1.70 \pm 0.67 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  (intervalo  $0.47\text{--}2.96$ ) y los balanos fueron los mayores calcificadores. Contrario a lo observado, se esperaba que estos valores fueran iguales o incluso menores a los del sitio con alto impacto antropogénico debido a la sustancial variación de la temperatura del agua que puede generar estrés fisiológico y la alta concentración de CID que disminuye los valores de  $\Omega_{Ar}$  y promueve la disolución de las estructuras calcáreas.

El dominio alternado de forma estacional entre las dos principales masas de agua presentes en la región (Agua del Golfo de California y Agua Subsuperficial Subtropical), generó una correlación inversa entre la temperatura del agua y la concentración de CID. Esta dinámica particular, junto con la intensa mezcla por mareas, provoca el afloramiento de nutrientes que desencadenan las proliferaciones de fitoplancton típicas de la región (e.g., Chl-a promedio anual =  $\sim 1.6 \text{ mg m}^{-3}$ ). A medida que la temperatura descendió a

15.5 °C hacia el invierno el CID incrementó hasta 2186  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ , mientras que, en verano, el agua se calentó hasta llegar a los 29.8 °C y el CID disminuyó hasta los 2069  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ .

Esto resultó en un  $\text{pH}_{\text{sw}} < 8$  la mayor parte del tiempo (intervalo 7.93–8.04), un  $\Omega_{\text{Ar}} < 4$  (intervalo 2.01–3.74) y un  $\Omega_{\text{Ca}} < 6$  (intervalo 3.13–5.62). Las condiciones mayormente eutróficas en este sitio promovieron altas -pero inestables- tasas de calcificación de balanos (0.7–2.3 G). Cuando este grupo fue excluido, la tasa de calcificación del ensamblaje fue sustancialmente menor (intervalo 0.19–0.60  $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$ ), pero estable entre periodos de inmersión; lo que corrobora su fuerte influencia.

Las menores tasas de calcificación en Las Gatas (el sitio con un alto impacto antropogénico) son un indicador de que los calcificadores secundarios tiene una menor capacidad para enfrentar estresores de origen antropogénico que estresores de origen natural. Sin embargo, este hallazgo demanda mayor atención debido a la diversidad de respuestas a nivel de grupos. Los resultados de este trabajo resaltan la necesidad de incluir la contribución del ensamblaje de organismos incrustantes en futuros trabajos que examinen el balance de carbonatos en arrecifes del Pacífico mexicano, especialmente en aquellos donde los corales han sido fuertemente impactados por la degradación del ambiente.

## Literatura citada

---

- Alvarado-Rodríguez, J. F., Cabral-Tena, R. A., Norzagaray-López, C. O., and Calderón-Aguilera, L. E. 2021. The despised role of sclerobionts of a coral community from the eastern tropical Pacific. *Reef Encounter*, 36(2), pp. 47–49. Recuperado el 01 de febrero de 2022 de: <https://doi.org/10.53642/ZDYP7642>
- Alvarado-Rodríguez, J. F., Calderon-Aguilera, L. E., Cabral-Tena, R. A., Norzagaray-López, C. O., Nava, H., Peiffer, L., and Fernández-Aldecoa, R. G. 2022. High sclerobiont calcification in marginal reefs of the eastern tropical Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 557(2022), pp. 151800. doi: 10.1016/j.jembe.2022.151800
- Alvarado-Rodríguez, J. F., Nava, H., and Carballo, J. L. 2019. Spatio-temporal variation in rate of carbonate deposition by encrusting organisms in different reef microhabitats from Eastern Pacific coral reefs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. Cambridge University Press, 99(7), pp. 1495–1505. doi: 10.1017/S0025315419000638
- Anderson, M. J., Gorley, R. N., and Clarke, K. R. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods. PRIMER-E Ltd., Plymouth, UK. Recuperado el 20 de enero del 2020 de: [http://updates.primere.com/primer7/manuals/PERMANOVA+\\_manual.pdf](http://updates.primere.com/primer7/manuals/PERMANOVA+_manual.pdf)
- Andersson, A. J., Bates, N. R., and Mackenzie, F. T. 2007. Dissolution of carbonate sediments under rising pCO<sub>2</sub> and ocean acidification: Observations from Devil's Hole, Bermuda. *Aquatic Geochemistry*, 13(3), pp. 237–264. doi: 10.1007/s10498-007-9018-8
- Andersson, A. J. and Gledhill, D. 2013. Ocean acidification and coral reefs: Effects on breakdown, dissolution, and net ecosystem calcification. *Annual Review of Marine Science*, 5, pp. 321–348. doi: 10.1146/annurev-marine-121211-172241
- Andersson, A. J. and Mackenzie, F. T. 2011. Effects of Ocean Acidification on Benthic Processes, Organisms, and Ecosystems. In J.-P. Gattuso & L. Hansson (Eds.), *Ocean Acidification*. Oxford University Press, Oxford England. doi: 10.1093/oso/9780199591091.003.0012
- Andersson, M. H., Berggren, M., Wilhelmsson, D., and Öhman, M. C. 2009. Epibenthic colonization of concrete and steel pilings in a cold-temperate embayment: A field experiment. *Helgoland Marine Research*, 63(3), pp. 249–260. doi: 10.1007/s10152-009-0156-9
- Antoniadou, C., Voultziadou, E., and Chintiroglou, C. 2010. Benthic colonization and succession on temperate sublittoral rocky cliffs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Elsevier B.V., 382, pp. 145–153. doi: 10.1016/j.jembe.2009.11.004
- Azevedo, F. B. B., Carloni, G. G., and Carvalheira, L. V. 2006. Colonization of benthic organisms on different artificial substratum in Ilha Grande bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49(2), pp. 263–275. doi: 10.1590/S1516-89132006000300012
- Bach, L. T., MacKinder, L. C. M., Schulz, K. G., Wheeler, G., Schroeder, D. C., Brownlee, C., and Riebesell, U. 2013. Dissecting the impact of CO<sub>2</sub> and pH on the mechanisms of photosynthesis and calcification in the coccolithophore *Emiliana huxleyi*. *New Phytologist*, 199(1), pp. 121–134. doi: 10.1111/nph.12225

- Barnes, D. K. A. and Chalker, B. E. 1990. Calcification and photosynthesis in reef-building corals and algae. *Ecosystems of the World*, 25, pp. 109–131. Recuperado en junio de 2019 de: <https://www.semanticscholar.org/paper/Calcification-and-photosynthesis-in-reef-building-Barnes-Chalker/dff6e1e672d2893d7c8220cc52b2f353c8922a5f>
- Basso, D., Bracchi, V. A., Bazzicalupo, P., Martini, M., Maspero, F., and Bavestrello, G. 2022. Living coralligenous as geo-historical structure built by coralline algae. *Frontiers in Earth Science*, 10(August), pp. 1–20. doi: 10.3389/feart.2022.961632
- Basso, D. and Granier, B. 2012. Calcareous algae in changing environments. *Geodiversitas*, 34(1), pp. 5–11. doi: 10.5252/g2012n1a1
- Bosence, D. W. J. 1984. Construction and preservation of two modern coralline algal reefs, St. Croix, Caribbean. *Paleontology*, 27(3), pp. 549–574. Recuperado el 18 de mayo de 2018 de: [https://www.palass.org/sites/default/files/media/publications/palaeontology/volume\\_27/vol27\\_part3\\_pp549-574.pdf](https://www.palass.org/sites/default/files/media/publications/palaeontology/volume_27/vol27_part3_pp549-574.pdf)
- Broecker, W. S. and Takahashi, T. 1966. Calcium carbonate precipitation on the Bahama Banks. *Journal of Geophysical Research*, 71(6), pp. 1575–1602. doi: 10.1029/jz071i006p01575
- Caldeira, K. and Wickett, M. E. 2003. Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*, 425(6956), pp. 365–365. doi: 10.1038/425365a
- Carpizo-Ituarte, E. and Hadfield, M. G. 1998. Stimulation of metamorphosis in the polychaete *Hydroides elegans* Haswell (Serpulidae). *The Biological Bulletin*, 194(1), pp. 14–24. DOI: 10.2307/1542509
- Chapa-Balcorta, C., Hernandez-Ayon, J. M., Durazo, R., Beier, E., Alin, S. R., and López-Pérez, A. 2015. Influence of post- <sc>T</sc> ehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO<sub>2</sub> system in the <sc>G</sc> ulf of <sc>T</sc> ehuantepec, <sc>M</sc> exico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120(12), pp. 7752–7770. doi: 10.1002/2015JC011249
- Chave, K. E. 1954. Aspects of the Biogeochemistry of Magnesium 1. Calcareous marine organisms. *The Journal of Geology*, 62(6), pp. 266–283. Recuperado el 12 de agosto de 2015 de: <https://www.jstor.org/stable/30080121>
- Chave, K. E. 1984. Physics and chemistry of biomineralization. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 12, pp. 293–305. doi: 10.1146/annurev.ea.12.050184.001453
- Chisholm, J. R. M. 2000. Calcification by crustose coralline algae on the northern Great Barrier Reef, Australia. *Limnology and Oceanography*, 45(7), pp. 1476–1484. doi: 10.4319/lo.2000.45.7.1476
- Choi, D. R. 1984. Ecological succession of reef cavity-dwellers (coelobites) in coral rubble. *Bulletin of Marine Science*, 35(1), pp. 72–79. Recuperado el 12 de febrero de 2019 de: <https://www.ingentaconnect.com/contentone/umrsmas/bullmar/1984/00000035/00000001/art00007>
- Choi, D. R. and Ginsburg, R. N. 1983. Distribution of coelobites (cavity-dwellers) in coral rubble across the Florida Reef Tract. *Coral Reefs*, 2(3), pp. 165–172. doi: 10.1007/BF00336723
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1), pp. 117–143. doi: 10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x

- Clarke, K. R. and Gorley, R. N. 2005. PRIMER 6: Getting Started with v6. pp. 1–12. Recuperado el 22 de junio de 2019 de: <https://es.scribd.com/document/389143899/Manual-Primer6-pdf>
- Connell, J. H. and Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. In *The American Naturalist* (Vol. 111, Issue 982). <http://links.jstor.org/sici?sici=0003-0147%28197711%2F12%29111%3A982%3C1119%3AMOSINC%3E2.0.CO%3B2-H>
- Connell, S. D. 1999. Effects of surface orientation on the cover of epibiota. *Biofouling*, 14(3), pp. 219–226. doi: 10.1080/08927019909378413
- Cortés, J. 2003. *Latin American Coral Reefs*. J. Cortés (ed.); Primera. Elsevier, San Pedro, Costa Rica. Recuperado el 11 de septiembre de 2018 de: <https://www.elsevier.com/books/latin-american-coral-reefs/cortes/978-0-444-51388-5>
- Cortés, J. and Risk, M. J. 1985. A reef under siltation stress: Cahuita, Costa Rica. *Bulletin of Marine Science*, 36(2), pp. 339–356. Recuperado el 5 de julio de 2016 de: <https://www.ingentaconnect.com/contentone/umrsmas/bullmar/1985/00000036/00000002/art00008>
- Courtenay, G., Gladstone, W., Scammell, M., Kidson, R., and Wood, J. 2011. The influence of estuarine water quality on cover of barnacles and *Enteromorpha* spp. *Environmental Monitoring and Assessment*, 175(1–4), pp. 685–697. doi: 10.1007/s10661-010-1561-x
- Cyronak, T., Andersson, A. J., Langdon, C., Albright, R., Bates, N. R., Caldeira, K., Carlton, R., Corredor, J. E., Dunbar, R. B., Enochs, I. C., Erez, J., Eyre, B. D., Gattuso, J. P., Gledhill, D., Kayanne, H., Kline, D. I., Kowec, D. A., Lantz, C., Lazar, B., Manzello, D. P., McMahon, A., Meléndez, M., Page, H. N., Santos, I. R., Schulz, K. G., Shaw, E., Silverman, J., Suzuki, A., Teneva, L., Watanabe, A., and Yamamoto, S. 2018. Taking the metabolic pulse of the world's coral reefs. *PLoS ONE*, 13(1: e0190872), pp. 1–17. doi: 10.1371/journal.pone.0190872
- Danemann, G. D. and Ezcurra, E. 2008. Bahía de Los Ángeles: Recursos naturales y comunidad. Línea base 2007. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Consultado el 10 de diciembre de 2018 de: [https://iefectividad.conanp.gob.mx/iefectividad/orden\\_docs/maira/Pen%3%ADnsula%20de%20BC%20y%20PN/RB%20Zona%20Marina%20Bah%3%ADa%20de%20los%20C%81ngeles/1%20Contexto%20y%20planeaci%3%B3n/Usos%20de%20la%20tierra%20y%20agua/Bah%3%ADa\\_recursos%20naturales%20y%20comunidad.pdf](https://iefectividad.conanp.gob.mx/iefectividad/orden_docs/maira/Pen%3%ADnsula%20de%20BC%20y%20PN/RB%20Zona%20Marina%20Bah%3%ADa%20de%20los%20C%81ngeles/1%20Contexto%20y%20planeaci%3%B3n/Usos%20de%20la%20tierra%20y%20agua/Bah%3%ADa_recursos%20naturales%20y%20comunidad.pdf)
- Dee, S., Cuttler, M., Cartwright, P., McIlwain, J., and Browne, N. 2021. Encrusters maintain stable carbonate production despite temperature anomalies among two inshore island reefs of the Pilbara, Western Australia. *Marine Environmental Research*. Elsevier Ltd, 169(May), pp. 105386. doi: 10.1016/j.marenvres.2021.105386
- Dickson, A. G., Sabine, C. L., and Christian, J. R. 2007. Guide to best practices for ocean CO<sub>2</sub> measurements. In *PICES Special Publication 3* (Vol. 3, Issue 8). doi: 10.1159/000331784
- Doney, S. C., Fabry, V. J., Feely, R. A., and Kleypas, J. A. 2009. Ocean Acidification: The Other CO<sub>2</sub> Problem. *Annual Review of Marine Science*, 1(1), pp. 169–192. doi: 10.1146/annurev.marine.010908.163834

- dos Reis, V. M., Karez, C. S., Mariath, R., de Moraes, F. C., de Carvalho, R. T., Brasileiro, P. S., Bahia, R. da G., Lotufo, T. M. da C., Ramalho, L. V., de Moura, R. L., Francini-Filho, R. B., Pereira-Filho, G. H., Thompson, F. L., Bastos, A. C., Salgado, L. T., and Amado-Filho, G. M. 2016. Carbonate Production by Benthic Communities on Shallow Coralgal Reefs of Abrolhos Bank, Brazil. *PloS One*, 11(4), pp. e0154417. doi: 10.1371/journal.pone.0154417
- Drenkard, E. J., Cohen, A. L., McCorkle, D. C., de Putron, S. J., Starczak, V. R., and Zicht, A. E. 2013. Calcification by juvenile corals under heterotrophy and elevated CO<sub>2</sub>. *Coral Reefs*, 32(3), pp. 727–735. doi: 10.1007/s00338-013-1021-5
- Edinger, E. N., Jompa, J., Limmon, G. V., Widjatmoko, W., and Risk, M. J. 1998. Reef degradation and coral biodiversity in Indonesia: Effects of land-based pollution, destructive fishing practices and changes over time. *Marine Pollution Bulletin*, 36(8), pp. 617–630. doi: 10.1016/S0025-326X(98)00047-2
- Edmunds, P. J. 2011. Zooplanktivory ameliorates the effects of ocean acidification on the reef coral *Porites* spp. *Limnology and Oceanography*, 56(6), pp. 2402–2410. doi: 10.4319/lo.2011.56.6.2402
- Edmunds, P. J., Brown, D., and Moriarty, V. 2012. Interactive effects of ocean acidification and temperature on two scleractinian corals from Moorea, French Polynesia. *Global Change Biology*, 18(7), pp. 2173–2183. doi: 10.1111/j.1365-2486.2012.02695.x
- Encomendero, L. and Dupré, E. 2003. Efecto del sustrato en la intensidad del asentamiento de larvas de *Argopecten purpuratus* Lamarck, 1819 (Bivalvia, Pectinidae) en ambiente controlado. *Investigaciones Marinas*, 31(1), pp. 25–32. doi: 10.4067/s0717-71782003000100004
- English, S., Wilkinson, C., and Baker, V. 1997. Survey Manual For Tropical Marine Resources. In S. English, C. Wilkinson, & V. Baker (Eds.), Australian Institute Of Marine Science. Townsville (2nd editio). Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia. Consultado el 14 de febrero de 2019 de: <https://www.aims.gov.au/sites/default/files/Survey%20Manual-sm01.pdf>
- Enochs, I. C., Toth, L. T., Kirkland, A., Manzello, D. P., Kolodziej, G., Morris, J. T., Holstein, D. M., Schlenz, A., Randall, C. J., Maté, J. L., Leichter, J. J., and Aronson, R. B. 2021. Upwelling and the persistence of coral-reef frameworks in the eastern tropical Pacific. *Ecological Monographs*, 91(4), pp. 1–16. doi: 10.1002/ecm.1482
- Fabricius, K. E. 2005. Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: Review and synthesis. *Marine Pollution Bulletin*, 50(2), pp. 125–146. doi: 10.1016/j.marpolbul.2004.11.028
- Fagerstrom, J. A. 1991. Reef-building guilds and a checklist for determining guild membership. *Coral Reefs*, 10(1), pp. 47–52. doi: 10.1007/bf00301908
- Fairfull, S. J. L. and Harriott, V. J. 1999. Succession, space and coral recruitment in a subtropical fouling community. *Marine and Freshwater Research*, 50(3), pp. 235–242. doi: 10.1071/MF97267
- Feely, R. A., Doney, S. C., and Cooley, S. R. 2009. Ocean acidification: Present Conditions and Future Changes in a High-CO<sub>2</sub> World. *Oceanography*, 22(4), pp. 36–47. doi: 10.4337/9781789902747.00025
- Feely, R. A., Sabine, C. L., Hernandez-Ayon, J. M., Ianson, D., and Hales, B. 2008. Evidence for upwelling of corrosive “acidified” water onto the continental shelf. *Science*, 320(5882), pp. 1490–1492. doi: 10.1126/science.1155676

- Feely, R. A., Sabine, C. L., Lee, K., Berelson, W., Kleypas, J., Fabry, V. J., and Millero, F. J. 2004. Impact of Anthropogenic CO<sub>2</sub> on the CaCO<sub>3</sub> System in the Oceans. *Science*, 305(5682), pp. 362–366. doi: 10.1126/science.1097329
- Fiedler, P. C. and Talley, L. D. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2–4), pp. 143–180. doi: 10.1016/j.pocean.2006.03.008
- Field, S. N., Glassom, D., and Bythell, J. 2007. Effects of artificial settlement plate materials and methods of deployment on the sessile epibenthic community development in a tropical environment. *Coral Reefs*, 26(2), pp. 279–289. doi: 10.1007/s00338-006-0191-9
- Findlay, H. S., Wood, H. L., Kendall, M. A., Widdicombe, S., Spicer, J. I., and Twitchett, R. J. 2011. Comparing the impact of high CO<sub>2</sub> on calcium carbonate structures in different marine organisms. *Marine Biology Research*, 7(6), pp. 565–575. doi: 10.1080/17451000.2010.547200
- Fox, J. and Weisberg, S. 2019. An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/%0A>
- Gardner, W. D. 1980. Sediment trap dynamics and calibration: a laboratory evaluation. *Journal of Marine Research*, 38(1), pp. 17–39. Recuperado el 30 de julio de 2019 de: [https://www.researchgate.net/publication/261510474\\_Sediment\\_trap\\_dynamics\\_and\\_calibration\\_a\\_laboratory\\_evaluation](https://www.researchgate.net/publication/261510474_Sediment_trap_dynamics_and_calibration_a_laboratory_evaluation)
- Gaxiola-Castro, G., Borrego, S. A., and Schwartzlose, R. A. 1978. El sistema de bióxido de carbono en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 5(2), pp. 25–40. doi: 10.7773/cm.v5i2.324
- Gaylord, B., Kroeker, K. J., Sunday, J. M., Anderson, K. M., Barry, J. P., Brown, N. E., Connell, S. D., Dupont, S., Fabricius, K. E., Hall-Spencer, J. M., Klinger, T., Milazzo, M., Munday, P. L., Russell, B. D., Sanford, E., Schreiber, S. J., Thiyagarajan, V., Vaughan, M. L. H., Widdicombe, S., and Harley, C. D. G. 2015. Ocean acidification through the lens of ecological theory. *Ecology*, 96(1), pp. 3–15. doi: 10.1890/14-0802.1
- Geraci, J. B., Amrhein, C., and Goodson, C. C. 2008. Barnacle growth rate on artificial substrate in the Salton Sea, California. *Hydrobiologia*, 604(1), pp. 77–84. doi: 10.1007/s10750-008-9309-0
- Glasby, T. M. 2000. Surface composition and orientation interact to affect subtidal epibiota. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 248(2), pp. 177–190. doi: 10.1016/S0022-0981(00)00169-6
- Glynn, P. W. 1996. Coral reef bleaching: Facts, hypotheses and implications. *Global Change Biology*, 2(6), pp. 495–509. doi: 10.1111/j.1365-2486.1996.tb00063.x
- Glynn, P. W., Manzello, D. P., and Enochs, I. C. 2017a. Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment. In P. W. Glynn, D. P. Manzello, & I. C. Enochs (Eds.), *Coral Reefs of The World*. Springer Nature. doi: 10.1007/BF01771896
- Glynn, P. W., Manzello, D. P., and Enochs, I. C. 2017b. Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific. P. W. Glynn, D. P. Manzello, and I. C. Enochs (eds.); Vol. 8. Springer Science+Business Media Dordrecht. doi: 10.1007/978-94-017-7499-4

- Goh, T. Z. Y., Bauman, A. G., Januchowski-Hartley, F. A., Morgan, K. M., Seah, J. C. L., and Todd, P. A. 2021. Growth and carbonate production of crustose coralline algae on a degraded turbid reef system. *Marine Pollution Bulletin*. Elsevier Ltd, 173(PB), pp. 113135. doi: 10.1016/j.marpolbul.2021.113135
- Goreau, T. F. 1963. CALCIUM CARBONATE DEPOSITION BY CORALLINE ALGAE AND CORALS IN RELATION TO THEIR ROLES AS REEF-BUILDERS. *Annals New York Academy of Sciences*, 109, pp. 127–167. doi: 10.1111/j.1749-6632.1963.tb13465.x
- Granja-Fernández, M. R. and López-Pérez, R. A. 2008. Sedimentación en comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 56(3), pp. 1179–1187. Recuperado el 24 de enero de 2015 de: <https://www.scielo.sa.cr/pdf/rbt/v56n3/art17v56n3.pdf>
- Halfar, J., Godínez-Orta, L., Mutti, M., Valdez-Holguín, J. E., and Borges, J. M. 2004. Nutrient and temperature controls on modern carbonate production: An example from the Gulf of California, Mexico. *Geology*, 32(3), pp. 213–216. doi: 10.1130/G20298.1
- Hallock, P. 2001. Coral reefs, carbonate sediments, nutrients, and global change. In S. GD (Ed.), *The history and sedimentology of ancient reef systems*. Kluwer Academic/Plenum, New York, USA. doi: 10.1007/978-1-4615-1219-6\_11
- Harriott, V. and Fisk, D. 1987. A comparison of settlement plate types for experiments on the recruitment of scleractinian corals. *Marine Ecology Progress Series*, 37, pp. 201–208. doi: 10.3354/meps037201
- Harris, P. M., Kendall, C. G. S. C., and Lerche, I. 1985. Carbonate Cementation—A Brief Review. In N. Schneidermann & P. M. Harris (Eds.), *Carbonate Cements*. SEPM (Society for Sedimentary Geology). doi: 10.2110/pec.85.36.0079
- Hedeny, M. E. L., Rashwan, M., and Richiano, S. 2020. Epi- and endobiont faunal communities on an Egyptian Mediterranean rocky shore: species composition and their competition for space. *J. Ocean. Limnol.* 39, 198–207 (2021). doi: 10.1007/s00343-020-9281-8
- Hepburn, L. J., Blanchon, P., Murphy, G., Cousins, L., and Perry, C. T. 2014. Community structure and palaeoecological implications of calcareous encrusters on artificial substrates across a Mexican Caribbean reef. *Coral Reefs*, 34(1), pp. 189–200. doi: 10.1007/s00338-014-1227-1
- Hernández-Ayón, J. M., Belli, S. L., and Zirino, A. 1999. pH, alkalinity and total CO<sub>2</sub> in coastal seawater by potentiometric titration with a difference derivative readout. *Analytica Chimica Acta*, 394(1), pp. 101–108. doi: 10.1016/S0003-2670(99)00207-X
- Hernández-Ayón, J. M., Chapa-Balcorta, C., Delgadillo-Hinojosa, F., Camacho-Ibar, V. F., Huerta-Díaz, M. A., Santamaría-del-Angel, E., Galindo-Bect, S., and Segovia-Zavala, J. A. 2013. Dynamics of dissolved inorganic carbon in the Midriff Islands of the Gulf of California: Influence of water masses. *Ciencias Marinas*, 39(2), pp. 183–201. doi: 10.7773/cm.v39i2.2243
- Hernández-Nava, M. F. and Álvarez-Borrego, S. 2013. Zooplankton en una área de alimentación del tiburón ballena (*rhincodon typus*) en la bahía de los ángeles (golfo de California). *Hidrobiologica*, 23(2), pp. 198–208. Recuperado el 01 de agosto de 2019 de: <https://hidrobiologica.izt.uam.mx/index.php/revHidro/article/view/638/237>
- Heyward, A. J. and Negri, A. P. 1999. Natural inducers for coral larval metamorphosis. *Coral Reefs*, 18(3), pp. 273–279. doi: 10.1007/s003380050193

- Holcomb, M., McCorkle, D. C., and Cohen, A. L. 2010. Long-term effects of nutrient and CO<sub>2</sub> enrichment on the temperate coral *Astrangia poculata* (Ellis and Solander, 1786). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Elsevier B.V., 386(1–2), pp. 27–33. doi: 10.1016/j.jembe.2010.02.007
- Huang, S. and Hadfield, M. G. 2003. Composition and density of bacterial biofilms determine larval settlement of the polychaete *Hydroides elegans*. *Marine Ecology Progress Series*, 260, pp. 161–172. doi: 10.3354/meps260161
- INEGI. 2018. Marco Geoestadístico Nacional: Aspectos geográficos, Baja California. 1–32 pp. Recuperado el 25 de octubre de 2021 de: <https://www.inegi.org.mx/temas/mg/#Descargas>
- IPCC. 2001. Technical summary of the Working Group 1 Report. *Climate Change 2001: The Scientific Basis.*, pp. 1–892. Recuperado el 16 de abril de 2020 de: [https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/03/WGI\\_TAR\\_full\\_report.pdf](https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/03/WGI_TAR_full_report.pdf)
- Jackson, J. B. C. 1977. Competition on Marine Hard Substrata: The Adaptive Significance of Solitary and Colonial Strategies. *The American Naturalist*, 111(980), pp. 743–767. doi: <https://www.jstor.org/stable/2460328>
- Jackson, J. B. C., Donovan, M., Cramer, K., and Lam, V. 2014. Status and Trends of Caribbean Coral Reefs: In J. Jackson, M. Donovan, K. Cramer, & V. Lam (Eds.), *Global Coral Reef Monitoring Network*, IUCN, Gland, Switzerland. *Global Coral Reef Monitoring Network*, IUCN, Gland, Switzerland. Recuperado el 18 de noviembre de 2020 de: <https://portals.iucn.org/library/efiles/documents/2014-019.pdf>
- Jackson, J. B. C. and Winston, J. E. 1982. Ecology of cryptic coral reef communities. I. Distribution and abundance of major groups of encrusting organisms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 57(2–3), pp. 135–147. doi: 10.1016/0022-0981(82)90188-5
- Jain, A. and Bhosle, N. B. 2009. Biochemical composition of the marine conditioning film: implications for bacterial adhesion. *Biofouling*, 25(1), pp. 13–19. doi: 10.1080/08927010802411969
- Johnson, M. D., Price, N. N., and Smith, J. E. 2022. Calcification Accretion Units ( CAUS ): A standardized approach for quantifying recruitment and calcium carbonate accretion in marine habitats . *Methods in Ecology and Evolution*, 2022(April), pp. 1–11. doi: 10.1111/2041-210x.13867
- Johnson, M. J., Hennigs, L. M., Sawall, Y., Pansch, C., and Wall, M. 2021. Growth response of calcifying marine epibionts to biogenic pH fluctuations and global ocean acidification scenarios. *Limnology and Oceanography*, 66(4), pp. 1125–1138. doi: 10.1002/lno.11669
- Kamenos, N. A. and Law, A. 2010. Temperature controls on coralline algal skeletal growth. *Journal of Phycology*, 46(2), pp. 331–335. doi: 10.1111/j.1529-8817.2009.00780.x
- Kapsenberg, L. and Hofmann, G. E. 2016. Ocean pH time-series and drivers of variability along the northern Channel Islands, California, USA. *Limnology and Oceanography*, 61(3), pp. 953–968. doi: 10.1002/lno.10264
- Kennedy, E., Ordoñez, A., Lewis, B., and Diaz-Pulido, G. 2017. Comparison of recruitment tile materials for monitoring coralline algae responses to a changing climate. *Marine Ecology Progress Series*, 569(1), pp. 129–144. doi: 10.3354/meps12076

- Khalaman, V. V., Komendantov, A. Y., Malavenda, S. S., and Mikhaylova, T. A. 2016. Algae versus animals in early fouling communities of the White Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 553, pp. 13–32. doi: 10.3354/meps11767
- Khalifa, G. M., Weiner, S., and Addadi, L. 2011. Mineral and Matrix Components of the Operculum and Shell of the Barnacle *Balanus amphitrite*: Calcite Crystal Growth in a Hydrogel. *Crystal Growth Design*, 11, pp. 5122–5130. doi: 10.1021/cg2010216
- Kleypas, J. A., Buddemeier, R. W., Archer, D., Gattuso, J.-P., Langdon, C., and Opdyke, B. N. 1999. Geochemical Consequences of Increased Atmospheric Carbon Dioxide on Coral Reefs. *Science*, 284(5411), pp. 118–120. doi: 10.1126/science.284.5411.118
- Koehl, M. R. A. 2007. Mini review: Hydrodynamics of larval settlement into fouling communities. *Biofouling*, 23(5), pp. 357–368. doi: 10.1080/08927010701492250
- Kohler, K.E., Gill, S.M., 2006. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): a visual basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Comput. Geosci.* 32, 1259–1269. doi: 10.1016/j.cageo.2005.11.009.
- Kroeker, K. J., Kordas, R. L., Crim, R. N., and Singh, G. G. 2010. Meta-analysis reveals negative yet variable effects of ocean acidification on marine organisms. *Ecology Letters*, 13(11), pp. 1419–1434. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01518.x
- Kuffner, I. B., Hickey, T. D., and Morrison, J. M. 2013. Calcification rates of the massive coral *Siderastrea siderea* and crustose coralline algae along the Florida Keys (USA) outer-reef tract. *Coral Reefs*, 32, pp. 987–997. doi: 10.1007/s00338-013-1047-8
- Land, L. S. 1979. The fate of reef-derived sediment on the north Jamaican Island slope. *Marine Geology*, 29, pp. 55–71. doi: 10.1016/0025-3227(79)90102-6
- Langdon, C. and Atkinson, M. J. 2005. Effect of elevated pCO<sub>2</sub> on photosynthesis and calcification of corals and interactions with seasonal change in temperature/irradiance and nutrient enrichment. *Journal of Geophysical Research*, 110(C9), pp. C09S07. doi: 10.1029/2004JC002576
- Le Quéré, C., Andrew, R. M., Friedlingstein, P., Sitch, S., Pongratz, J., Manning, A. C., Ivar Korsbakken, J., Peters, G. P., Canadell, J. G., Jackson, R. B., Boden, T. A., Tans, P. P., Andrews, O. D., Arora, V. K., Bakker, D. C. E., Barbero, L., Becker, M., Betts, R. A., Bopp, L., Chevallier, F., Chini, L. P., Ciais, P., Cosca, C. E., Cross, J., Currie, K., Gasser, T., Harris, I., Hauck, J., Haverd, V., Houghton, R. A., Hunt, C. W., Hurtt, G., Ilyina, T., Jain, A. K., Kato, E., Kautz, M., Keeling, R. F., Klein Goldewijk, K., Körtzinger, A., Landschützer, P., Lefèvre, N., Lenton, A., Lienert, S., Lima, I., Lombardozzi, D., Metzl, N., Millero, F., Monteiro, P. M. S., Munro, D. R., Nabel, J. E. M. S., Nakaoka, S. I., Nojiri, Y., Antonio Padin, X., Pregon, A., Pfeil, B., Pierrot, D., Poulter, B., Rehder, G., Reimer, J., Rödenbeck, C., Schwinger, J., Séférian, R., Skjelvan, I., Stocker, B. D., Tian, H., Tilbrook, B., Tubiello, F. N., Laan-Luijckx, I. T. V., Werf, G. R. V., Van Heuven, S., Viovy, N., Vuichard, N., Walker, A. P., Watson, A. J., Wiltshire, A. J., Zaehle, S., and Zhu, D. 2018. Global Carbon Budget 2017. *Earth System Science Data*, 10(1), pp. 405–448. doi: 10.5194/essd-10-405-2018
- Legendre, P. 2018. lmodel2: Model II Regression. Consultado el 25 de septiembre de 2021 de: <https://cran.r-project.org/package=lmodel2>

- Libes, S. M. 2009. Introduction to marine biogeochemistry. S. M. Libes (ed.); Second. Elsevier Inc., San Diego, California. Recuperado el 18 de marzo de 2020 de: <https://www.elsevier.com/books/introduction-to-marine-biogeochemistry/libes/978-0-12-088530-5>
- Liñán-Cabello, M. A., Olivos-Ortiz, A., Quijano-Scheggia, S., Muñoz-Anguiano, D., Reséndiz-Flores, M. L., and Ortega-Ortiz, C. D. 2016. Effects of terrestrial runoff on the coral communities in Santiago Bay, Colima, Mexican Pacific Coast. *Revista de Biología Tropical*, 64(3), pp. 1185–1200. doi: 10.15517/rbt.v64i3.21817
- Lombardi, C., Rodolfo-Metalpa, R., Cocito, S., Gambi, M. C., and Taylor, P. D. 2011. Structural and geochemical alterations in the Mg calcite bryozoan *Myriapora truncata* under elevated seawater pCO<sub>2</sub> simulating ocean acidification. *Marine Ecology*, 32(2), pp. 211–221. doi: 10.1111/j.1439-0485.2010.00426.x
- López-Pérez, R. A., Calderón-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., Carriquiry, J. D., Medina-Rosas, P., Cupul-Magaña, A. L., Herrero-Pérezrul, M. D., Hernández-Ramírez, H. A., Ahumada-Sempoal, M. Á., and Luna-Salguero, B. M. 2012. Coral communities and reefs from Guerrero, Southern Mexican Pacific. *Marine Ecology*, 33(4), pp. 407–416. doi: 10.1111/j.1439-0485.2011.00505.x
- López, M., Candela, J., and Argote, M. L. 2006. Why does the Ballenas Channel have the coldest SST in the Gulf of California? *Geophysical Research Letters*, 33(11), pp. 1–5. doi: 10.1029/2006GL025908
- Lueker, T. J., Dickson, A. G., and Keeling, C. D. 2000. Ocean pCO<sub>2</sub> calculated from dissolved inorganic carbon, alkalinity, and equations for K<sub>1</sub> and K<sub>2</sub>: Validation based on laboratory measurements of CO<sub>2</sub> in gas and seawater at equilibrium. *Marine Chemistry*, 70(1–3), pp. 105–119. doi: 10.1016/S0304-4203(00)00022-0
- Macintyre, I. G. and Marshall, J. F. 1988. Submarine lithification in coral reefs: some facts and misconceptions. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium*, 1, pp. 263–272. Recuperado el 02 de febrero de 2019 de: [http://www.reefbase.org/resource\\_center/publication/pub\\_10605.aspx](http://www.reefbase.org/resource_center/publication/pub_10605.aspx)
- Mallela, J. 2007. Coral reef encruster communities and carbonate production in cryptic and exposed coral reef habitats along a gradient of terrestrial disturbance. *Coral Reefs*, 26(4), pp. 775–785. doi: 10.1007/s00338-007-0260-8
- Mallela, J. 2013. Calcification by Reef-Building Sclerobionts. *PLoS ONE*, 8(3), pp. 1–12. doi: 10.1371/journal.pone.0060010
- Mallela, J. 2018. The influence of micro-topography and external bioerosion on coral-reef-building organisms: recruitment, community composition and carbonate production over time. *Coral Reefs*. Springer Berlin Heidelberg, 37(1), pp. 227–237. doi: 10.1007/s00338-017-1650-1
- Mallela, J., Milne, B. C., and Martínez-Escobar, D. 2017. A comparison of epibenthic reef communities settling on commonly used experimental substrates: PVC versus ceramic tiles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Elsevier B.V., 486, pp. 290–295. doi: 10.1016/j.jembe.2016.10.028

- Mallela, J. and Perry, C. T. 2007. Calcium carbonate budgets for two coral reefs affected by different terrestrial runoff regimes, Rio Bueno, Jamaica. *Coral Reefs*, 26(1), pp. 129–145. doi: 10.1007/s00338-006-0169-7
- Manzello, D. P. 2010. Ocean acidification hot spots: Spatiotemporal dynamics of the seawater CO<sub>2</sub> system of eastern Pacific coral reefs. *Limnology and Oceanography*, 55(1), pp. 239–248. doi: 10.4319/lo.2010.55.1.0239
- Manzello, D. P., Kleypas, J. A., Budd, D. A., Eakin, C. M., Glynn, P. W., and Langdon, C. 2008. Poorly cemented coral reefs of the eastern tropical Pacific: Possible insights into reef development in a high-CO<sub>2</sub> world. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(30), pp. 10450–10455. doi: 10.1073/pnas.0712167105
- Manzello, D. P., Mark Eakin, C., and Glynn, P. W. 2017. Effects of Global Warming and Ocean Acidification on Carbonate Budgets of Eastern Pacific Coral Reefs. doi: 10.1007/978-94-017-7499-4\_18
- Marinone, S. G. 2003. A three-dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, 108(C10), pp. 1–27. doi: 10.1029/2002JC001720
- Marinone, S. G. 2007. A note on “Why does the Ballenas Channel have the coldest SST in the Gulf of California?” *Geophysical Research Letters*, 34(2), pp. 1–6. doi: 10.1029/2006GL028589
- Martindale, W. 1976. *Calcareous Encrusting Organisms of the Recent and Pleistocene Reefs of Barbados, West Indies*. University of Edinburgh, 141 pp. Recuperado el 05 de abril de 2019 de: <https://era.ed.ac.uk/handle/1842/12589>
- Martindale, W. 1992. Calcified epibionts as palaeoecological tools: examples from the Recent and Pleistocene reefs of Barbados. *Coral Reefs*, 11, pp. 167–177. doi: 10.1007/BF00255472
- Martínez-Díaz-de-León, A., Pacheco-Ruíz, I., Delgadillo-Hinojosa, F., Zertuche-González, J. A., Chee-Barragán, A., Blanco-Betancourt, R., Guzmán-Calderón, J. M., and Gálvez-Telles, A. 2006. Spatial and temporal variability of the sea surface temperature in the Ballenas-Salsipuedes Channel (central Gulf of California). *Journal of Geophysical Research*, 111(C2), pp. C02008. doi: 10.1029/2005JC002940
- Martínez-Fuentes, L. M., Norzagaray-López, C. O., Hernández-Ayón, J. M., Solana-Arellano, M. E., Uribe-López, A. G., Valdivieso-Ojeda, J. A., Camacho-Ibar, V., Mejía-Trejo, A., Delgadillo-Hinojosa, F., and Cabral-Tena, R. A. 2022. Influence of the advection of water masses in the Ballenas Channel on the CO<sub>2</sub> system in Bahía de los Angeles (Mexico). *Regional Studies in Marine Science*. Elsevier B.V., 55, pp. 102505. doi: 10.1016/j.rsma.2022.102505
- Matsuda, S. 1989. Succession and growth rates of encrusting crustose coralline algae (Rhodophyta, Cryptonemiales) in the upper fore-reef environment off Ishigaki Island, Ryukyu Islands. *Coral Reefs*, 7(4), pp. 185–195. doi: 10.1007/BF00301597
- Maughan, B. C. 2001. The effects of sedimentation and light on recruitment and development of a temperate, subtidal, epifaunal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 256(1), pp. 59–71. doi: 10.1016/S0022-0981(00)00304-X
- McMahon, A., Santos, I. R., Cyronak, T., and Eyre, B. D. 2013. Hysteresis between coral reef calcification and the seawater aragonite saturation state. *Geophysical Research Letters*, 40(17), pp. 4675–4679. doi: 10.1002/grl.50802

- Mieszkin, S., Callow, M. E., and Callow, J. A. 2013. Interactions between microbial biofilms and marine fouling algae: A mini review. *Biofouling*. Taylor & Francis, 29(9), pp. 1097–1113. doi: 10.1080/08927014.2013.828712
- Millero, F. J. 2007. The marine inorganic carbon cycle. *Chemical Reviews*, 107, pp. 308–341. doi: 10.1021/cr0503557
- Minchinton, T. E. and McKenzie, L. A. 2008. Nutrient enrichment affects recruitment of oysters and barnacles in a mangrove forest. *Marine Ecology Progress Series*, 354, pp. 181–189. doi: 10.3354/meps07178
- Morgan, K. M. and Kench, P. S. 2014. Carbonate production rates of encruster communities on a lagoonal patch reef: Vabbinfaru reef platform, maldives. *Marine and Freshwater Research*, 65(8), pp. 720–726. doi: 10.1071/MF13155
- Morgan, K. M. and Kench, P. S. 2017. New rates of Indian Ocean carbonate production by encrusting coral reef calcifiers: Periodic expansions following disturbance influence reef-building and recovery. *Marine Geology*. Elsevier, 390(February), pp. 72–79. doi: 10.1016/j.margeo.2017.06.001
- Morse, D. E., Hooker, N., Morse, A. N. C., and Jensen, R. A. 1988. Control of larval metamorphosis and recruitment in sympatric agariciid corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 116(3), pp. 193–217. doi: 10.1016/0022-0981(88)90027-5
- Morse, J. W., Arvidson, R. S., and Lüttge, A. 2007. Calcium Carbonate Formation and Dissolution. *Chemical Reviews*, 107(2), pp. 342–381. doi: 10.1021/cr050358j
- Morse, J. W. and Mackenzie, F. T. 1990. *Geochemistry of sedimentary carbonates*. Elsevier. Recuperado el 26 de mayo de 2021 de: <https://www.sciencedirect.com/bookseries/developments-in-sedimentology/vol/48/suppl/C>
- Myers, R. J. 2010. One-hundred years of pH. *Journal of Chemical Education*, 87(1), pp. 30–32. doi: 10.1021/ed800002c
- Nava, H., Alvarado-Rodríguez, J. F., Cárdenas-Alvarado, M. Á., Magaña-Sánchez, I., and Cristóbal-Aguilar, J. C. 2022. Effect of the El Niño 2015–16 on the assemblages of reef building sclerobionts in a coral reef from the eastern Pacific coast. *Marine Biology*. Springer Berlin Heidelberg, 169(8), pp. 106. doi: 10.1007/s00227-022-04083-2
- Nava, H. and Carballo, J. L. 2016. Assessment of the effectiveness of natural coral fragmentation as a dispersal mechanism for coral reef-boring sponges. *Marine Ecology*, 37(5), pp. 1008–1018. doi: 10.1111/maec.12314
- Nava, H. and Figueroa-Camacho, A. G. 2017. Rehabilitation of damaged reefs: Outcome of the use of recently broken coral fragments and healed coral fragments of pocilloporid corals on rocky boulders. *Marine Ecology*, 38, pp. 1–10. doi: 10.1111/maec.12456
- Nava, H., López, N., Ramírez-García, P., and Garibay-Valladolid, E. 2021. Contrasting effects of the El Niño 2015 – 16 event on coral reefs from the central pacific coast of Mexico. *Marine Ecology*, June 2020, pp. 1–11. doi: 10.1111/maec.12630

- Nava, H. and Ramírez-Herrera, M. T. 2011. Government conservation policies on Mexican coastal areas: Is “top-down” management working? *Revista de Biología Tropical*, 59(4), pp. 1487–1501. Recuperado el 12 de febrero de 2016 de: <https://www.redalyc.org/comocitar.oe?id=44920903005>
- Nava, H., Ramírez-Herrera, M. T., Figueroa-Camacho, A. G., and Villegas-Sanchez, B. M. 2014. Habitat characteristics and environmental factors related to boring sponge assemblages on coral reefs near populated coastal areas on the Mexican Eastern Pacific coast. *Marine Biodiversity*, 44, pp. 45–54. doi: 10.1007/s12526-013-0182-3
- NOAA. 2022. Trends in Atmospheric Carbon Dioxide. Consultado del 15 de septiembre de 2022 de: <https://gml.noaa.gov/ccgg/trends/global.html#global>
- Norzagaray-López, O., Calderón-Aguilera, L. E., Alvarez-filip, L., Barracon-Servin, L. M., Cabral-Tena, R. A., Carricart-Ganivet, J. P., Cupul-Magaña, A. L., Horta-Puga, G., López-Pérez, A., Pérez-España, H., Reyes-Bonilla, H., Rodríguez-Troncoso, A. P., and Tortolero-Langarica, J. J. A. 2018. Base de datos de amacenes de carbonato de calcio en arrecifes coralinos de México. In *Elementos para políticas publicas*. Recuperado el 18 de abril de 2020 de: <http://www.elementospolipub.org/ojs/index.php/epp/article/view/12/12>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P. R., O’Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., and Wagner, H. 2020. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. Consultado el 26 de julio de 2019 de: <https://cran.r-project.org/package=vegan>
- Olabarria, C. 2002. Role of colonization in spatio-temporal patchiness of microgastropods in coralline turf habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 274, pp. 121–140. doi: 10.1016/S0022-0981(02)00201-0
- Orrante, J. 2017. Calcificación y cobertura de calcificadores secundarios en ecosistemas arrecifales y rocosos del pacífico este. universidad nacional autónoma de méxico, 96 pp. Tesis de Maestría. Recuperado el 15 de noviembre de 2017 de: <https://repositorio.unam.mx/contenidos/75081>
- Paine, R. T. and Levin, S. a. 1981. Intertidal Landscapes: Disturbance and the Dynamics of Pattern. *Ecological Monographs*, 51(2), pp. 145–178. doi: 10.2307/2937261
- Pari, N., Peyrot-Clausade, M., Campion-Alsumard, T. Le, Hutchings, P., Chazottes, V., Golubic, S., Campion, J. Le, and Fontaine, M. F. 1998. Bioerosion of experimental substrates on high islands and on atoll lagoons (French Polynesia) after two years of exposure. *Marine Ecology Progress Series*, 166, pp. 119–130. Recuperado el 08 de julio de 2019 de: <https://www.int-res.com/articles/meps/166/m166p119.pdf>
- Pari, N., Peyrot-Clausade, M., and Hutchings, P. A. 2002. Bioerosion of experimental substrates on high islands and atoll lagoons (French Polynesia) during 5 years of exposure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 276(1–2), pp. 109–127. doi: 10.1016/S0022-0981(02)00243-5
- Pedersen, T. L. 2020. *patchwork: The Composer of Plots*. Consultado el 14 de agosto de 2021 de: <https://cran.r-project.org/package=patchwork>
- Perry, C. T. 1999. Reef Framework Preservation in Four Contrasting Modern Reef Environments , *Discovery Bay , Jamaica*. *Journal of Coastal Research*, 15(3), pp. 796–812. Recuperado el 24 de noviembre de 2019 de: <https://www.jstor.org/stable/4298993>

- Perry, C. T., Edinger, E. N., Kench, P. S., Murphy, G. N., Smithers, S. G., Steneck, R. S., and Mumby, P. J. 2012. Estimating rates of biologically driven coral reef framework production and erosion: a new census-based carbonate budget methodology and applications to the reefs of Bonaire. *Coral Reefs*, 31(3), pp. 853–868. doi: 10.1007/s00338-012-0901-4
- Perry, C. T. and Hepburn, L. J. 2008. Syn-depositional alteration of coral reef framework through bioerosion, encrustation and cementation: Taphonomic signatures of reef accretion and reef depositional events. *Earth-Science Reviews*, 86(1–4), pp. 106–144. doi: 10.1016/j.earscirev.2007.08.006
- Perry, C. T., Steneck, R. S., Murphy, G. N., Kench, P. S., Edinger, E. N., Smithers, S. G., and Mumby, P. J. 2015. Regional-scale dominance of non-framework building corals on Caribbean reefs affects carbonate production and future reef growth. *Global Change Biology*, 21(3), pp. 1153–1164. doi: 10.1111/gcb.12792
- Peyrot-Clausade, M., Campion-Alsumard, T. Le, Hutchings, P., Campion, J. Le, Payri, C., and Fontaine, M. F. 1995. Initial bioerosion and bioaccretion on experimental substrates in high island and atoll lagoons ( French Polynesia ). *Oceanologica Acta*, 18(5), pp. 531–541. Recuperado el 09 de marzo de 2018 de: <https://archimer.ifremer.fr/doc/00097/20795/18419.pdf>
- Pierrot, D., Lewis, E., and Wallace, D. 2006. MS Excel Program Developed for CO<sub>2</sub> System Calculations. ORNL/CDIAC-105a. 2.1. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee. doi: 10.3334/CDIAC/otg.CO2SYS\_XLS\_CDIAC105a
- Pörtner, H. O. 2008. Ecosystem effects of ocean acidification in times of ocean warming: A physiologist's view. *Marine Ecology Progress Series*, 373(March), pp. 203–217. doi: 10.3354/meps07768
- Pörtner, H. O. and Farrell, A. P. 2008. Physiology and climate change. *Science*, 322(October), pp. 690–692. Recuperado el 14 de abril de 2021 de: <http://epic.awi.de/epic/Main?puid=32305&lang=en>
- Price, N. N., Martz, T. R., Brainard, R. E., and Smith, J. E. 2012. Diel Variability in Seawater pH Relates to Calcification and Benthic Community Structure on Coral Reefs. *PLoS ONE*, 7(8), pp. e43843. doi: 10.1371/journal.pone.0043843
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. 4.2.0. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Recuperado el 15 de agosto de 2016 de: <https://www.r-project.org/>
- Ramajo, L., Pérez-León, E., Hendriks, I. E., Marbà, N., Krause-Jensen, D., Sejr, M. K., Blicher, M. E., Lagos, N. A., Olsen, Y. S., and Duarte, C. M. 2016. Food supply confers calcifiers resistance to ocean acidification. *Scientific Reports*. Nature Publishing Group, 6(December 2015), pp. 1–6. doi: 10.1038/srep19374
- Randi, C. B., Becker, A. C., Willems, M. J., Perry, C. T., Salgado, L. T., de Carvalho, R. T., Motta, F. S., de Moura, R. L., de Moraes, F. C., and Pereira-Filho, G. H. 2021. Calcium carbonate production in the southernmost subtropical coral reef of Atlantic. *Marine Environmental*, 172(October), pp. 1–8. doi: 10.1016/j.marenvres.2021.105490
- Rasser, M. and Riegl, B. 2002. Holocene coral reef rubble and its binding agents. *Coral Reefs*, 21, pp. 57–72. doi: 10.1007/s00338-001-0206-5

- Reyes-Bonilla, H., Alvarado, J. J., Smith, F., Cortés, J., Zapata, F., Rivera, F., Ayala-Bocos, A., Friedlander, A., Quimbayo, J. P., Olivier, D., Martínez, P., Millán, A. M., Araya, T., Arriaga, A., Olán, M., Pérez-Matus, A., and Wieters, E. 2021. Status and trends of coral reefs of the Eastern Tropical Pacific. In D. O. and F. S. David Souter, Serge Planes, Jérémy Wicquart, Murray Logan (Ed.), *Status of Coral Reefs of the World: 2020* (Issue October). Recuperado el 24 de septiembre de 2022 de: <https://library.sprep.org/sites/default/files/2021-10/status-coral-reefs-2020.pdf>
- Richter, C. and Wunsch, M. 1999. Cavity-dwelling suspension feeders in coral reefs - A new link in reef trophodynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 188, pp. 105–116. doi: 10.3354/meps188105
- Riegl, B. and Piller, W. E. 2003. Possible refugia for reefs in times of environmental stress. *International Journal of Earth Sciences*, 92(4), pp. 520–531. doi: 10.1007/s00531-003-0328-9
- Ries, J. B., Cohen, A. L., and Mccorkle, D. C. 2009. Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO<sub>2</sub> - induced ocean acidification. *Geological Society of America*, 37(12), pp. 1131–1134. doi: 10.1130/G30210A.1
- Rogers, C. S. 1990. Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Marine Ecology Progress Series*, 62, pp. 185–202. doi: 10.3354/meps062185
- Roik, A., Roder, C., Röthig, T., and Voolstra, C. R. 2016. Spatial and seasonal reef calcification in corals and calcareous crusts in the central Red Sea. *Coral Reefs*, 35(2), pp. 681–693. doi: 10.1007/s00338-015-1383-y
- Sabine, C. L., Feely, R. A., Gruber, N., Key, R. M., Lee, K., Bullister, J. L., Wanninkhof, R., Wong, C. S., Wallace, D. W. R., Tilbrook, B., Millero, F. J., Peng, T. H., Kozyr, A., T. Ono, and Ríos, A. F. 2004. The Oceanic Sink for Anthropogenic CO<sub>2</sub>. *Science*, 305(July), pp. 367–371. doi: 10.1126/science.1097403
- Safriel, U. N. and Erez, N. 1987. Effect of limpets on the fouling of ships in the Mediterranean. *Marine Biology*, 95(4), pp. 531–537. doi: 10.1007/BF00393096
- Safriel, U. N., Erez, N., and Keasar, T. 1994. How do limpets maintain barnacle-free submerged artificial surfaces? *Bulletin of Marine Science*, 54(1), pp. 17–23. Recuperado el 18 de enero de 2021 de: <https://www.ingentaconnect.com/contentone/umrsmas/bullmar/1994/00000054/00000001/art00003>
- Sanford, E. and Menge, B. A. 2001. Spatial and temporal variation in barnacle growth in a coastal upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, 209, pp. 143–157. doi: 10.3354/meps209143
- Santamaria-Del-Angel, E., Alvarez-Borrego, S., and Muller-Karger, F. E. 1994. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *Journal of Geophysical Research*, 99(C4), pp. 7411–7421. doi: 10.1029/93JC02154
- Saunders, R. J. and Connell, S. D. 2001. Interactive effects of shade and surface orientation on the recruitment of spirorbid polychaetes. *Austral Ecology*, 26(1), pp. 109–115. doi: 10.1111/j.1442-9993.2001.01090.pp.x
- Scoffin, T. P. 1992. Taphonomy of coral reefs: a review. *Coral Reefs*, 11, pp. 57–77. doi: 10.1016/B978-0-12-811963-1.00001-9

- Siddik, A. A., Al-Sofyani, A. A., Ba-Akdah, M. A., and Satheesh, S. 2018. Invertebrate recruitment on artificial substrates in the Red Sea: role of substrate type and orientation. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. Cambridge University Press (CUP), pp. 1–10. doi: 10.1017/s0025315418000887
- Silbiger, N. J. and Donahue, M. J. 2015. Secondary calcification and dissolution respond differently to future ocean conditions. *Biogeosciences*, 12(2), pp. 567–578. doi: 10.5194/bg-12-567-2015
- Silbiger, N. J., Guadayol, Ò., Thomas, F. I. M., and Donahue, M. J. 2014. Reefs shift from net accretion to net erosion along a natural environmental gradient. *Marine Ecology Progress Series*, 515, pp. 33–44. doi: 10.3354/meps10999
- Simpson, J. H., Souza, A. J., and Lavin, M. F. 1994. Tidal Mixing in the Gulf of California. In K. C. Beven, P. C. Chatwin, & J. Millbank (Eds.), *Mixing and Transport in the Environment*. John Wiley and Sons, London. Recuperado el 31 de enero de 2019 de: <http://nora.nerc.ac.uk/id/eprint/503312>
- Soto-Mardones, L., Marioni, S., and Pares-Sierra, A. 1999. Variabilidad espaciotemporal de la temperatura superficial del mar en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 25(1), pp. 1–30. Recuperado el 06 de julio de 2019 de: <https://www.redalyc.org/comocitar.oa?id=48025101>
- Stearn, W., Scoffin, T. P., and Martindale, W. 1977. Calcium carbonate budget of a fringing reef on the West coast of Barbados. *Bulletin of Marine Science*, 27(3), pp. 479–510. Recuperado el 18 de enero de 2022 de: <https://www.ingentaconnect.com/contentone/umrsmas/bullmar/1977/00000027/00000003/art00008>
- Steller, D., Hernández-Ayón, J., Riosmena-Rodríguez, R., and Cabello-Pasini, A. 2007. Effect of temperature on photosynthesis, growth and calcification rates of the free-living coralline alga *Lithophyllum margaritae*. *Ciencias Marinas*, 33(4), pp. 441–456. doi: 10.7773/cm.v33i4.1255
- Steneck, R. S. 1986. The ecology of coralline algal crusts: convergent patterns and adaptive strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17(18), pp. 273–303. Recuperado el 15 de julio de 2021 de: <https://www.jstor.org/stable/2096997>
- Steneck, R. S. and Adey, W. H. 1976. The role of environment in control of morphology in *Lithophyllum compressum*, a Caribbean algal ridge builder. *Botanica Marina*, 19(1975), pp. 197–215. doi: 10.1515/botm.1976.19.4.197
- Storlazzi, C. D., Field, M. E., and Bothner, M. H. 2011. The use (and misuse) of sediment traps in coral reef environments: Theory, observations, and suggested protocols. *Coral Reefs*, 30(1), pp. 23–38. doi: 10.1007/s00338-010-0705-3
- Taylor, G. T., Zheng, D., Lee, M., Troy, P. J., Gyananath, G., and Sharma, S. K. 1997. Influence of surface properties on accumulation of conditioning films and marine bacteria on substrata exposed to oligotrophic waters. *Biofouling*, 11(1), pp. 31–57. doi: 10.1080/08927019709378319
- Taylor, P. D. 2016. Competition between encrusters on marine hard substrates and its fossil record. *Palaeontology*, 59(4), pp. 481–497. doi: 10.1111/pala.12239
- Torres-Delgado, E., Delgadillo-Hinojosa, F., Camacho-Ibar, V. F., Huerta-Díaz, M. A., Segovia-Zavala, J. A., Hernández-Ayón, J. M., and Galindo-Bect, S. 2013. Wintertime enrichment of inorganic nutrients in

- the Ballenas Channel, Gulf of California. *Ciencias Marinas*. Universidad Autónoma de Baja California, Instituto de Investigaciones Oceanológicas, 39(2), pp. 165–182. doi: 10.7773/cm.v39i2.2236
- Toth, L. T., Macintyre, I. G., and Aronson, R. B. 2017. Holocene Reef Development in the Eastern Tropical Pacific. In P. W. Glynn, D. P. Manzello, & I. C. Enochs (Eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment*. Springer. doi: 10.1007/978-94-017-7499-4\_6
- Vargas-Ángel, B., Richards, C. L., Vroom, P. S., Price, N. N., Schils, T., Young, C. W., Smith, J., Johnson, M. D., and Brainard, R. E. 2015. Baseline assessment of net calcium carbonate accretion rates on U.S. Pacific reefs. *PLoS ONE*, 10(12), pp. 1–25. doi: 10.1371/journal.pone.0142196
- Victoria-Salazar, I. 2007. Caracterización de la comunidad de corales escleractinios de Playa Las Gatas, Zihuatanejo, Guerrero, México: Fisiografía y Estructura comunitaria. Universidad Nacional Autónoma de México, 59 pp. Tesis de Licenciatura. Recuperado el 11 de julio de 2017 de: <https://repositorio.unam.mx/contenidos/246467>
- Vinn, O., Ten Hove, H. A., Mutvei, H., and Kirsimäe, K. 2008. Ultrastructure and mineral composition of serpulid tubes (Polychaeta, Annelida). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 154(4), pp. 633–650. doi: 10.1111/j.1096-3642.2008.00421.x
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York. doi: 10.1007/978-0-387-98141-3
- Wikipedia. 2022. Bjerrum plot. Retrieved July 1, 2022. Recuperado el 11 de noviembre de 2022 de: [https://en.wikipedia.org/wiki/Bjerrum\\_plot](https://en.wikipedia.org/wiki/Bjerrum_plot)
- Wilke, C. O. 2020. cowplot: Streamlined Plot Theme and Plot Annotations for “ggplot2.” Consultado el 08 de septiembre de 2020 de: <https://cran.r-project.org/package=cowplot>
- Zeebe, R. E. and Wolf-Gladrow, D. 2001. CO<sub>2</sub> in seawater: Equilibrium, Kinetics, Isotopes. In Elsevier oceanography series (Vol. 65). Recuperado el 29 de noviembre de 2019 de: <https://www.elsevier.com/books/co2-in-seawater-equilibrium-kinetics-isotopes/zeebe/978-0-444-50946-8>