

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, Baja California).

La investigación fue financiada por el SECIHTI (Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación).

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 de Autor.

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



---

**Maestría en Ciencias  
en Ecología Marina**

---

**Contribución de los esclerobiontes a la calcificación arrecifal  
en un ecosistema marginal del Pacífico central mexicano**

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

Presenta:

**Kenia Elizabeth Borbón Fuentes**

Ensenada, Baja California, México  
2025

Tesis defendida por  
**Kenia Elizabeth Borbón Fuentes**

y aprobada por el siguiente Comité

**Dr. Rafael Andrés Cabral Tena**  
Director de tesis

**Dra. Ma. Elena Solana Arellano**

**Dra. Raquel Negrete Aranda**



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

**Dra. Ana Denise Re Araujo**  
Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Kenia Elizabeth Borbón Fuentes** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestra en Ciencias en Ecología Marina.

### **Contribución de los esclerobiontes a la calcificación arrecifal en un ecosistema marginal del Pacífico central mexicano**

Resumen aprobado por:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena  
**Director de tesis**

Los productores calcáreos secundarios, conocidos como esclerobiontes (organismos incrustantes como algas calcáreas incrustantes (CCA), briozoarios, balanos, moluscos, poliquetos y foraminíferos), desempeñan un papel crucial en la estabilidad y mantenimiento de las estructuras arrecifales, al contribuir con la producción de carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ) y cementar fragmentos desprendidos. Su distribución en el ecosistema depende de factores ambientales como la luz, sedimentación y turbidez, así como de condiciones biológicas, incluyendo la competencia por espacio y alimento, y las interacciones ecológicas como la depredación. Estas condiciones varían según el tipo de microhábitat, ya sea expuesto o críptico, lo que afecta el aporte de  $\text{CaCO}_3$  de cada grupo. Este estudio tuvo como objetivo evaluar la tasa de calcificación de los esclerobiontes ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) en el ecosistema arrecifal del Parque Nacional Islas Marietas (PNIM), mediante el uso de unidades de acreción arrecifal (CAUs) durante tres periodos de inmersión: 6, 12 y 18 meses. Estas herramientas permitieron simular cuatro tipos de microhábitats (SSE, SSC, SIC, SIE) y obtener una visión integral del aporte de carbonato. Se registró una tasa neta de calcificación de  $1.62 \pm 0.83 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  durante los 18 meses. Los mayores aportes provinieron de organismos heterótrofos filtradores, destacando los balanos ( $1.19 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y moluscos ( $0.14 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), favorecidos por condiciones locales como surgencias, turbidez y alta productividad. En contraste, las CCAs ( $0.09 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y briozoarios ( $0.12 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) mostraron menor aporte, afectados principalmente por la sedimentación. Estos resultados evidencian cómo los esclerobiontes responden a ambientes altamente sedimentados, revelando patrones de calcificación y requerimientos ambientales específicos que condicionan su distribución y función ecológica en el arrecife.

**Palabras clave:** esclerobiontes, calcificadores secundarios, calcificación, corales, producción de carbonato, CAUs.

Abstract of the thesis presented by **Kenia Elizabeth Borbón Fuentes** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

**Reef calcification contribution of sclerobionts in a marginal ecosystem of the Mexican central Pacific**

Abstract approved by:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena  
**Thesis Director**

Secondary calcifiers also known as sclerobionts (encrusting organisms such as calcareous algae, bryozoans, barnacles, mollusks, polychaetes and foraminifera), play a crucial role in the overall maintenance and stability of the reef structure by contributing to the production of calcium carbonate ( $\text{CaCO}_3$ ) and cementing reef components together. Sclerobiont distribution in reef ecosystem can vary according to environmental conditions such as light, sedimentation and turbidity, and ecological interactions as predation. In addition, these conditions can vary according to microhabitats, whether it's exposed or cryptic, which influence the carbonate production ( $\text{CaCO}_3$ ) of each group. The objective of this study was to evaluate sclerobiont calcification rate ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ ) in the reef ecosystem of Parque Nacional Islas Marietas (PNIM) using calcification accretion units (CAUs) over 6, 12 and 18 months of immersion time. By using this approach, it was possible to simulated four different reef microhabitats (EUS, CUS, CBS and EDS) and obtain a comprehensive view of the carbonate contribution. The average calcification rate in PNIM was  $1.62 \pm 0.83 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$  during the 18 months of the study. Filter-feeding heterotrophs exhibited the highest calcification rates, including barnacles ( $1.19 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ ) and mollusks ( $0.14 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ ), which benefit from local conditions such as upwelling events, turbidity and high productivity. In contrast, CCAs ( $0.09 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ Y}^{-1}$ ) and bryozoans ( $0.12 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ ) exhibited lower rates due high sedimentation. These results highlight how do sclerobionts respond to high sedimentation environments by exhibit calcification patterns and specific environmental requirements which limit their distribution and ecological functionality in reef ecosystems.

**Keywords: Sclerobionts, Secondary calcifiers, Calcification, Corals, Carbonate production, CAUs.**

## Dedicatoria

A cada una de las personas que contribuyeron física, moral, psicológica y económicamente a la realización y finalización de este trabajo. Fue un *largo y sinuoso camino*, pero se logró.

Rosalba, Jesús, Rafa, Sandra, Adán, Carlos, Magui,

.....su apoyo, palabras y consejos ayudaron de maneras que no se imaginan, gracias.

*For tomorrow may rain  
.....so I'll follow the sun*

## Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) por brindarme la oportunidad de superarme profesionalmente; a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por otorgarme el apoyo económico para poder dedicarme enteramente a la realización de este trabajo (CVU: 1202978). Al proyecto CF 2019/86397 “Evaluación de las funciones geoecológicas de los arrecifes coralinos del Pacífico mexicano” por el financiamiento de este proyecto. Fue bueno mientras duró...

A mi director de tesis Dr. Rafael Cabral Tena que fue esa mano amiga que necesitaba, ese apoyo que requería y la dirección que buscaba. Estaría encantada de encontrarme más “Rafas” en mi camino. Gracias totales.

A los miembros de mi comité de tesis, Dra. Elena Solana y Dra. Raquel Negrete por su apoyo y acompañamiento durante este apresurado camino. Gracias por subirse al barco medio hundido conmigo.

A mis compañeros de posgrado y amigos a través del abrumador camino del posgrado, “taquitos perrones”. Jesús, César, Pao, Ale y Caro, el posgrado nos presentó, la 22 nos unió. Ánimo y mucho éxito en sus caminos. Nos lo merecemos.

Al Dr. Luis Calderón y la M. en C. Esmeralda Morales por brindarme su apoyo y facilitarme el uso de material de laboratorio e instalaciones.

A Sandra Pareja por ser tan paciente y guiarme a través del mundo de los esclerobiontes. Gracias.

A Adán Avilés por ser un apoyo espiritual y transmitir su conocimiento de manera altruista y generosa a sus pupilos. Gracias.

A Jesús Rodríguez por ser ese salvavidas que me mantuvo a flote en los peores momentos, y ese faro en mi oscuridad perpetua. Realmente las cosas hubieran sido muy diferentes sin tu apoyo. Gracias por todo.

Y finalmente a Rosalba Fuentes por siempre apoyarme a pesar de no estar de acuerdo con las decisiones o el camino que elegí. Me diste alas muy largas y fuertes. Gracias.

## Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria .....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas .....	xi
<b>Capítulo 1. Introducción .....</b>	<b>1</b>
1.1 Antecedentes .....	3
1.2 Justificación .....	6
1.3 Hipótesis.....	6
1.4 Objetivos .....	7
1.4.1 Objetivo general.....	7
1.4.2 Objetivos específicos.....	7
<b>Capítulo 2. Metodología .....</b>	<b>8</b>
2.1 Área de estudio .....	8
2.2 Despliegue de unidades de acreción arrecifal (CAUs) y recolecta de organismos incrustantes 9	9
2.3 Determinación de la tasa de calcificación de esclerobiontes .....	11
2.4 Determinación de la cobertura de esclerobiontes.....	12
2.5 Caracterización ambiental.....	12
2.6 Análisis estadístico .....	13
<b>Capítulo 3. Resultados.....</b>	<b>14</b>

3.1	Tasa de calcificación neta.....	14
3.2	Tasa de calcificación a nivel de grupos taxonómicos.....	16
3.3	Tasa de calcificación por función .....	18
3.4	Cobertura de esclerobiontes.....	19
3.5	Cobertura por función.....	21
3.6	Caracterización ambiental.....	22
<b>Capítulo 4.</b>	<b>Discusión .....</b>	<b>23</b>
<b>Capítulo 5.</b>	<b>Conclusiones.....</b>	<b>31</b>
	<b>Literatura citada .....</b>	<b>33</b>
	<b>Anexos .....</b>	<b>37</b>

## Lista de figuras

Figura	Página
Figura 1. Mapa del área de estudio y ubicación de las unidades experimentales CAUs: Plataforma Pavonas (PP). Modificado de Cornejo-Ortega y Chávez-Dagostino (2014). .....	8
Figura 2. Esquema de unidad experimental de acreción arrecifal (CAUs). Modificado de Johnson et al. (2022). .....	10
Figura 3. Esquema de diseño experimental en campo del deslague de unidades de acreción arrecifal (CAUs) (n=15) en el ecosistema arrecifal. Mismas, que fueron recuperadas en grupos de 5 unidades (n=5) después de 6, 12 y 18 meses de exposición (figuras CAUs modificadas de Vargas-Ángel et al., 2015). .....	11
Figura 4. 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). Las cruces representan la media. Diferencias significativas se indican con un asterisco. SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Críptica, SIC=Superficie Inferior Críptica, SIE=Superficie Inferior Expuesta. ....	15
Figura 5. Tasa de calcificación neta ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) (promedio $\pm$ SD) de cada grupo taxonómico (balanos, briozoarios, moluscos, CCA, foraminíferos, poliquetos) en cada superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Críptica, SIC=Superficie Inferior Críptica, SIE=Superficie Inferior Expuesta) y tiempo de inmersión de las CAUs (6, 12 y 18 meses) en Islas Marietas. ....	17
Figura 6. Tasa de calcificación promedio de esclerobiontes por función ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) (promedio $\pm$ SD) y periodo de inmersión de CAUs (6, 12 y 18 meses). Las diferencias significativas se indican con un asterisco. ....	19
Figura 7. Cobertura relativa de esclerobiontes (%). Ba=Balanos, Bri=Briozoarios, Mol=Moluscos, CCA=Algas coralinas incrustantes, Fora=Foraminíferos, Poli=Poliquetos, en cada superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Críptica, SIC=Superficie Inferior Críptica, SIE=Superficie Inferior Expuesta) y período de inmersión de las CAUs (6,12 y 18 meses) en Islas Marietas. ....	20
Figura 8. Cobertura relativa de esclerobiontes (%) por función (cementantes, no Cementantes), en cada superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Críptica, SIC=Superficie Inferior Críptica, SIE=Superficie Inferior Expuesta) y período de inmersión de las CAUs (6,12 y 18 meses) en Islas Marietas. ....	21
Figura 9. Promedios mensuales: Temperatura Superficial del Mar – SST( $^{\circ}\text{C}$ ), Clorofila a – Chl-a ( $\text{mg m}^{-3}$ ) y Coeficiente de atenuación difusa – Kd-490 ( $\text{m}^{-1}$ ); en Islas Marietas durante los periodos de inmersión (6, 12 y 18 meses) (Noviembre 2022-Mayo 2024).....	22
Figura 10. Cambios en el ensamblaje de organismos incrustantes en la Superficie Superior Expuesta (SSE) de las CAUs durante los tres periodos de inmersión (6, 12 y 18 meses). Se observa la	

- dominancia por parte de los balanos en las superficies a los 6 meses, y una posterior sustitución en la dominancia por parte de las CCAs (12 meses). En la última fase del experimento se aprecia nuevamente dominancia por parte de los balanos (18 meses) (figuras CAUs modificadas de Vargas-Ángel et al., 2015). ..... 26
- Figura 11. Cambios en el ensamblaje de organismos incrustantes durante distintas etapas de sucesión ecológica en las unidades experimentales en los diferentes periodos de inmersión (6, 12, 18 meses). Sobrecrecimiento de organismos coloniales (briozoarios) sobre solitarios (balanos) durante el primer periodo (a). Competencia por espacio y dominancia de CCA sobre el sustrato en el segundo periodo (b). Durante el último periodo se observó nuevamente un cambio en el ensamblaje, de nuevo con presencia de balanos sobrecreciendo otros organismos (c). ..... 27
- Figura 12. Evidencia de desprendimiento de organismos y sobrecrecimiento de organismos incrustantes en Superficie Superior Expuesta (SSE) el segundo periodo de inmersión (12 meses) de las CAUs. Círculos rojos indican sitios de desprendimiento..... 29
- Figura 13. Tasa de calcificación ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) en superficies expuestas y crípticas en los periodos (6, 12 y 18 meses) de inmersión de las CAUs en Islas Marietas..... 42
- Figura 14. Representación de superposición de puntos para determinar el porcentaje (%) de cobertura de cada grupo taxonómico (balanos briozoarios, moluscos, CCA, foraminíferos, poliquetos), mediante el uso del recurso web CoralNet..... 42

## Lista de tablas

Tabla	Página
Tabla 1. Tasa de calcificación neta ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) (promedio $\pm$ SD) en los diferentes periodos de inmersión de las CAUs (6, 12, 18 meses) en Islas Marietas. ....	14
Tabla 2. Tasa de calcificación ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) (promedio $\pm$ SD) por superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Críptica, SIC=Superficie Inferior Críptica, SIE=Superficie Inferior Expuesta) en los diferentes periodos de inmersión de las CAUs (6, 12, 18 meses) en Islas Marietas. ....	15
Tabla 3. Tasa de calcificación ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y cobertura neta de esclerobiontes (%) (promedio $\pm$ SD) a nivel de grupo taxonómico en Islas Marietas. ....	16
Tabla 4. Tasa de calcificación ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) (promedio $\pm$ DS). Ba=Balanos, Bri=Brizoarios, Mol=Moluscos, CCA=Algas coralinas incrustantes, Fora=Foraminíferos, Poli=Poliquetos, en cada superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Críptica, SIC=Superficie Inferior Críptica, SIE=Superficie Inferior Expuesta) en Islas Marietas.....	16
Tabla 5. Tasa de calcificación ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y cobertura de esclerobiontes (%) (promedio $\pm$ SD) a nivel de grupo taxonómico en los diferentes periodos de inmersión de las CAUs (6, 12, 18 meses) en Islas Marietas. ....	18
Tabla 6. Tasa de calcificación ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y cobertura de esclerobiontes (%) (promedio $\pm$ DS) por función en los diferentes periodos de inmersión de las CAUs (6, 12, 18 meses) en Islas Marietas. ....	18
Tabla 7. Cobertura relativa de esclerobiontes (%) (promedio $\pm$ DS). Ba=Balanos, Bri=Brizoarios, Mol=Moluscos, CCA=Algas coralinas incrustantes, Fora=Foraminíferos, Poli=Poliquetos, en cada superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Críptica, SIC=Superficie Inferior Críptica, SIE=Superficie Inferior Expuesta) y período de inmersión de las CAUs (6,12 y 18 meses) en Islas Marietas. ....	20
Tabla 8. Resultados de prueba Scheirer-Ray-Hare (comparación de medianas) entre los factores superficie y periodo y la tasa de calcificación de esclerobiontes en Islas Marietas. ....	37
Tabla 9. Resultados de prueba Kruskal-Wallis (comparación de medianas) para comparar el efecto del periodo (6, 12 y 18 meses) en la tasa de calcificación de esclerobiontes en Islas Marietas.....	37
Tabla 10. Resultados de prueba Kruskal-Wallis (comparación de medianas) para comparar el efecto de la superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Críptica, SIC=Superficie Inferior Críptica, SIE=Superficie Inferior Expuesta) en la tasa de calcificación de esclerobiontes en Islas Marietas. ....	37
Tabla 11. Resultados de prueba Dunn (comparación por pares de medianas) de la tasa de calcificación de esclerobiontes por periodos (6, 12 y 18 meses) en Islas Marietas. ....	37

Tabla 12. Resultados de prueba Scheirer-Ray-Hare (comparación de medianas) entre los factores función y periodo y la tasa de calcificación de esclerobiontes en Islas Marietas. ....	38
Tabla 13. Resultados de prueba Dunn (comparación por pares de medianas) de la tasa de calcificación de esclerobiontes por función (i.e. cementantes, no cementantes) en Islas Marietas. ....	38
Tabla 14. Resultados de prueba Scheirer-Ray-Hare (comparación de medianas) entre los factores superficie y periodo y la tasa de calcificación de los grupos de esclerobiontes en Islas Marietas. ....	39
Tabla 15. Resultados de prueba Scheirer-Ray-Hare (comparación de medianas) entre los factores superficie y periodo y la cobertura de los grupos de esclerobiontes en Islas Marietas. ....	40
Tabla 16. Resultados de prueba ANOVA (comparación de medias) entre los factores función y periodo y la cobertura de esclerobiontes en Islas Marietas. ....	40
Tabla 17. Resultados de prueba post hoc Tukey HSD para comparaciones múltiples, de la cobertura de esclerobiontes por función (i.e. cementantes, no cementantes) y periodo (6, 12 y 18 meses) en Islas Marietas. ....	41
Tabla 18. Tasa de calcificación ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) en superficies expuestas y crípticas en los periodos (6, 12 y 18 meses) de inmersión de las CAU's en Islas Marietas. ....	41

## Capítulo 1. Introducción

---

Los arrecifes de coral son ecosistemas altamente productivos y biológicamente diversos (Moberg y Folke, 1999), que poseen una estructura tridimensional de  $\text{CaCO}_3$  la cual proporciona heterogeneidad espacial y diversidad de hábitats para una gran variedad de organismos, como invertebrados y peces, que los utilizan como refugio y fuente de alimento (Goreau et al., 1979; Sheppard et al., 2010). Además, las estructuras arrecifales reducen la turbulencia del agua promoviendo la sedimentación y proveen de sustrato a otros organismos epilíticos que precipitan y retienen sedimentos calcáreos (e.g., algas coralinas incrustantes y briozoarios). Adicionalmente, en los arrecifes de coral se fija gran parte del carbono atmosférico a través del proceso de fotosíntesis (Fagerstrom, 1991; Goreau et al., 1979; Mallela, 2007; Mallela y Perry, 2007; Sheppard et al., 2010).

El desarrollo y el mantenimiento de los arrecifes coralinos depende del balance entre el proceso de producción (acreción) y la remoción (erosión) del  $\text{CaCO}_3$  en el sistema (Stearn, 1977). Dentro del proceso de acreción participan los corales escleractínios como productores primarios debido a que aportan la mayor cantidad de  $\text{CaCO}_3$  al sistema, además de proveer de una estructura primaria que confiere volumen al arrecife y sirve como sustrato para otros organismos (Mallela y Perry, 2007; Scoffin, 1992). Asimismo, los productores calcáreos secundarios (aquellos organismos que participan en procesos de acreción de carbonato de calcio además de los corales escleractinios), conformados por organismos incrustantes como, briozoarios, algas coralinas incrustantes (CCA, por sus siglas en inglés), poliquetos, foraminíferos, bivalvos y balanos; son componentes importantes de la estructura de los arrecifes coralinos tropicales al desempeñar funciones en la geomorfología arrecifal contribuyendo al mantenimiento y estabilidad de la estructura coralina, y aportan (en menor medida)  $\text{CaCO}_3$  al sistema (Goreau et al., 1979; Mallela, 2007; Mallela y Perry, 2007; Sheppard et al., 2010). Organismos como las CCAs, briozoarios, algunos foraminíferos y poliquetos forman costras duras que mediante el proceso de cementación ocluyen la porosidad de las estructuras arrecifales. Y de este modo, estabilizan los fragmentos desprendidos de la estructura coralina, brindándole fuerza y resistencia ante la erosión física y biológica (Bastos et al., 2018; Björk et al., 1995; Perry y Hepburn, 2008; Taylor, 2005; Teichert et al., 2020). Por otro lado, las formas menos estables de carbonato de calcio producido por organismos heterótrofos filtradores como, los balanos y moluscos no contribuyen en procesos cementantes en la estructura arrecifal y, en cambio, este carbonato es fácilmente desprendido de la matriz arrecifal (en procesos de erosión) por agentes físicos, químicos o biológicos, y pasa finalmente a formar parte de los sedimentos arrecifales (Enochs et al., 2021; Goreau et al., 1979; Mallela, 2013; Mallela y Perry, 2007; Perry y Hepburn, 2008; Stearn, 1977).

Los calcificadores secundarios, también conocidos como esclerobiontes (organismos que viven incrustados sobre sustratos duros) (Taylor y Wilson, 2003), pueden ocupar distintos microhábitats, desde aquellos expuestos al oleaje, luz, depredadores y sedimentos, hasta los crípticos como cuevas o fisura (Mallela, 2007; Orrante-Alcaraz et al., 2023). Su distribución está determinada por factores ambientales y biológicos, como la luz, sedimentación y turbidez del agua; los cuales varían de acuerdo con el tipo de microhábitat (Mallela, 2007). Por ejemplo, los ambientes crípticos que presentan una baja influencia de corrientes y poca luz tienden a ser dominados por foraminíferos, gusanos serpúlidos y briozoarios; en cambio, los ambientes expuestos son generalmente dominados por CCAs (Perry y Hepburn, 2008). Los factores biológicos como la competencia por espacio, alimento e interacciones como la depredación, controlan la abundancia y distribución de los organismos en el ecosistema coralino, y determinan el desarrollo de etapas de sucesión temprana (Perry y Hepburn, 2008). En los sustratos naturales, como los corales, los primeros colonizadores suelen ser las especies pioneras solitarias, con una alta tolerancia ambiental (e.g., CCAs y poliquetos serpúlidos), los cuales son sustituidos por organismos coloniales a medida que avanza el proceso de sucesión; debido a la superioridad competitiva de las formas coloniales. De este modo, se incrementa la competencia entre especies dando forma a la estructura de la comunidad (Choi, 1984).

Sin embargo, los microhábitats son en muchas ocasiones de difícil acceso y, por lo tanto, resulta complicado observar procesos de sucesión *in situ* (Orrante-Alcaraz et al., 2023). En general, se ha demostrado que los procesos de sucesión en sustratos artificiales muestran patrones similares a aquellos en sustratos naturales (Choi, 1984). No obstante, se necesita de enfoques estandarizados para evaluar el funcionamiento y estructura de los hábitats marinos. Las unidades de acreción arrecifal (CAUs por sus siglas en inglés) son herramientas estandarizadas compuestas de baldosas de asentamiento que simulan microhábitats reales (expuestos, crípticos) que se presentan en la estructura arrecifal (Mallela, 2007). Las CAUs permiten cuantificar la acreción neta de carbonato de calcio, la estructura de la comunidad en las primeras etapas de una sucesión, el reclutamiento de algas e invertebrados sésiles, entre otras métricas ecológicas (Johnson et al., 2022). En el Pacífico mexicano, se ha reportado la calcificación secundaria en arrecifes coralinos utilizando unidades CAUs (Alvarado Rodríguez et al., 2023; Alvarado-Rodríguez et al., 2022; Nava et al., 2022; Orrante-Alcaraz et al., 2023) demostrando la practicidad y eficacia de este método para estimar los procesos de calcificación secundaria en los arrecifes coralinos del Pacífico mexicano.

La región del Pacífico Oriental Tropical (POT) se caracteriza por albergar arrecifes de coral o parches coralinos discontinuos distribuidos a lo largo de la costa y en las islas oceánicas adyacentes, con condiciones ambientales de bajas temperaturas, tasas de sedimentación y bioerosión altas, surgencias

estacionales y un alto contenido de nutrientes (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Glynn et al., 2017); lo que propicia la formación de arrecifes con una estructura física frágil y poco consolidada (alta porosidad en su matriz arrecifal) en comparación a aquellos del Indo Pacífico y el Caribe. Por lo que ha sido clasificada como una región marginal para el desarrollo de arrecifes de coral (Glynn et al., 2017). Asimismo, el número de especies de corales formadoras de arrecifes son menores comparadas con aquellas del Indo Pacífico y el Caribe; con comunidades dominadas por corales del género *Pocillopora* y en menor medida del género *Porites* y *Pavona* (Glynn et al., 2017; Hernández-Zulueta, 2017). Y mayor abundancia reportada de organismos incrustantes como los balanos y patelas, y en menor medida, las CCAs (Alvarado Rodríguez et al., 2023). Los cuales depositan  $1.2 \pm 0.4$  kg de  $\text{CaCO}_3$  por metro cuadrado por año ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), lo que representa el 7% de la producción de corales ramificados en el Pacífico sur mexicano ( $17.2 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) (Alvarado Rodríguez et al., 2023). Sin embargo, a pesar de la importancia de los calcificadores secundarios en los procesos de acreción y estabilización de la estructura arrecifal, y su posible contribución al balance positivo de carbonato en el sistema arrecifal; existen pocos estudios que han estimado la tasa de calcificación de organismos incrustantes en comunidades coralinas de la costa mexicana del Pacífico.

Dentro del POT se encuentran las comunidades coralinas del Parque Nacional Islas Marietas (PNIM), que constituyen uno de los sitios con mayor diversidad coralina dentro del Pacífico Central Mexicano (PCM) (Cupul-Magaña et al., 2000). Dicha comunidad, está constituida por 10 especies de corales hermatípicos, siendo el género *Pocillopora* el más abundante con cuatro especies reportadas (CONANP, 2007; Cupul-Magaña et al., 2000). Además, se ha observado que las comunidades coralinas de Islas Marietas actúan como zonas de dispersión larvaria entre Huatulco y La Paz, promoviendo el flujo genético entre ellos (Cupul-Magaña et al., 2000; Glynn et al., 2017); Lo que podría permitir contrastar hábitats y condiciones en distintos sitios. Sin embargo, aunque se reportan diversos estudios enfocados en la calcificación de comunidades coralinas en el PCM, los estudios sobre el aporte de calcificadores secundarios para esta región son pocos, y para el caso del PNIM nulos. Por lo tanto, resulta prioritario realizar estudios específicos en el PNIM que permitan conocer el aporte real de los calcificadores secundarios, contribuyendo así a comprender integralmente el proceso de calcificación en esta importante región coralina.

## 1.1 Antecedentes

En el Pacífico Central se han realizado pocos estudios enfocados en el aporte de los organismos

incrustantes mediante el uso de unidades CAUs, tal es el caso de los resultados presentados por Vargas-Ángel et al., (2015). Quienes utilizaron unidades CAUs para evaluar 78 sitios en arrecifes, incluyendo seis islas/atolones en el Monumento Nacional Marino de las Islas Remotas del Pacífico (PRIMNM por sus siglas en inglés); y cinco islas/atolones en la Samoa Americana, distribuidos en costas de islas dentro del Pacífico central y sur. Los autores reportan la variabilidad en las tasas de acreción de esclerobiontes en función de la zona de estudio y el nivel de exposición del sustrato asociado a factores abióticos; y compararon los resultados de las tasas de acreción obtenidas en los sitios arrecifales de las islas Rose Atoll, Jarvis y Swains, que presentaron las mayores tasas de acreción, con los atolones Johnston Atoll y Tutuila, los cuales presentaron las menores tasas de acreción. De este modo, determinaron que las zonas arrecifales presentaron una mayor tasa de acreción que los sitios lagunares. Asimismo, los autores mencionan que la acreción de  $\text{CaCO}_3$  en las unidades CAUs estuvo relacionada positivamente con el aporte de las CCAs, así como en los sustratos circundantes (>70% del material).

Por otro lado, en la región del Pacífico mexicano la producción de carbonatos por esclerobiontes ha sido cuantificada por Alvarado-Rodríguez et al. (2019), quienes evaluaron la variación espacio-temporal de la calcificación de esclerobiontes por grupo taxonómico en dos comunidades coralinas expuestas a diferentes niveles de impacto antropogénico en Zihuatanejo, Guerrero. Como resultado, registraron una mayor calcificación de esclerobiontes en el sitio considerado como más impactado (Las Gatas), particularmente en superficies crípticas por grupos como balanos y moluscos; organismos heterótrofos filtradores que se ven beneficiados con condiciones ambientales como baja transparencia del agua y mayor sedimentación, características propias del sitio. En comparación al otro sitio menos impactado (Islote Zacatoso), en donde observaron una mayor calcificación por grupos como las CCAs y poliquetos en superficies expuestas, los cuales presentan una menor calcificación en comparación a grupos con tasas de crecimiento más altas como los balanos. De este modo, los autores plantean que existen diferencias en la calcificación por esclerobiontes en los distintos microambientes (expuestos y/o crípticos) y que este aporte de carbonato está influenciado por factores ambientales tales como la sedimentación y la luz. Asimismo, Alvarado-Rodríguez et al. (2022) evaluaron el efecto de diferentes sustratos artificiales (terracota y PVC) en la calcificación de esclerobiontes en dos sitios en Zihuatanejo, Guerrero; pero no observaron diferencias significativas en el efecto de los diferentes sustratos sobre la presencia de esclerobiontes, por lo que ambos son sustratos que pueden utilizarse en este tipo de experimentos.

Del mismo modo, Alvarado Rodríguez et al. (2023) compararon la tasa de calcificación de los organismos incrustantes en dos arrecifes con condiciones ambientales diferentes en el Pacífico Mexicano (Las Gatas, en la bahía de Zihuatanejo en Guerrero y La Llave, en Bahía de los Ángeles en el Golfo de California) durante

dos periodos. En el caso de Las Gatas, sitio afectado por la actividad antropogénica, la tasa de calcificación de los esclerobiontes fue menor que en La Llave; con un mayor aporte de carbonato por parte de grupos como los moluscos y briozoarios en Las Gatas, y balanos en La Llave. Debido a ello, los autores mencionan la similitud en el aporte de carbonato por parte de grupos heterótrofos filtradores en ambos sitios y atribuyen esta similitud a la alta sedimentación derivada del impacto antropogénico presenta en la zona de Las Gatas; lo que disminuye la calidad y cantidad de luz que penetra en el sistema arrecifal, impidiendo el crecimiento y desarrollo de organismos como las CCA; favoreciendo a grupos filtradores como los moluscos. Y en el caso de La Llave, sitio afectado por la alta variabilidad ambiental, la alta concentración de nutrientes, así como la alta temperatura de la superficie del mar, atribuidas a surgencias estacionales, propicia el crecimiento de fitoplancton; lo que beneficia a esclerobiontes filtradores como los balanos. Finalmente, los autores concluyeron que los grupos de esclerobiontes que más aportaron en los sitios fueron organismos heterótrofos filtradores, mismos que se ven beneficiados con las condiciones de ambos sitios, y que son comunes en arrecifes y comunidades coralinas del Pacífico tropical mexicano.

Ante el futuro de los arrecifes coralinos y el papel de los esclerobiontes en el mantenimiento de estos, algunos estudios han explorado el efecto que tiene la variación en el ambiente en las tasas de calcificación de esclerobiontes. Por ejemplo, Nava et al. (2022) evaluaron el efecto de El Niño-Oscilación del Sur (ENSO, por sus siglas en inglés) en el ensamblaje de esclerobiontes en Zihuatanejo, Guerrero, durante un evento ocurrido entre 2015-2016. Los autores señalan que los factores ambientales, tales como, el incremento de la temperatura superficial del océano causada por El Niño puede afectar negativamente a grupos sensibles a incrementos de temperatura como las CCA, las cuales ven disminuido su metabolismo y calcificación al verse expuestas 5°C por encima de su óptimo de temperatura. Por otro lado, el incremento de temperatura puede resultar benéfico para grupos como los balanos, que presentaron un aumento sustancial en su calcificación durante los periodos más cálidos debido a su alta tolerancia a las temperaturas altas y al incremento de su metabolismo durante estos periodos cálidos. De este modo, los autores llegaron a la conclusión de que la disminución en la calcificación de algunos grupos taxonómicos (e.g., CCAs, briozoarios y poliquetos) puede ser compensada por otros (e.g., balanos), y de este modo, mantener la acreción positiva de esclerobiontes en los ecosistemas arrecifales durante eventos de estrés térmico. Asimismo, Orrante-Alcaraz et al. (2023), evaluaron la existencia de un patrón temporal en la calcificación de esclerobiontes en dos ecosistemas arrecifales diferentes en el Parque Nacional Isla Isabel en Nayarit, México. Los autores determinaron que no se presentó un patrón estacional claro en la calcificación secundaria en ambos sitios durante el estudio. Sin embargo, encontraron una variación en el ensamblaje de esclerobiontes, pero no en la tasa de calcificación, lo que sugiere que los grupos de calcificadores cambian durante el año, lo que podría compensar la ausencia de algunos grupos y mantener

de este modo la acreción positiva en el ecosistema. También, los autores mencionan que la calcificación puede variar de acuerdo con el microhábitat, debido a las condiciones ambientales que se presentan en ellos. Respecto a lo anterior, los autores reportan para los sitios de estudio, una mayor diversidad en los microambientes críticos, protegidos de la sedimentación y depredadores, que en los expuestos, en ambos sitios. Asimismo, denotan la disminución en la calcificación por parte de los esclerobiontes en el periodo de 2014 y 2015-2016, debido al efecto del ENSO que propició una anomalía en la temperatura oceánica de 2.9°C por encima de la media, lo que afectó a los ecosistemas coralinos durante el estudio.

## 1.2 Justificación

Los estudios recientes sobre el futuro de los arrecifes de coral frente a los cambios globales han dirigido la atención en la estimación del balance de carbonatos de los arrecifes coralinos, haciendo particular énfasis en la producción de carbonato por calcificadores secundarios (Alvarado Rodríguez et al., 2023; Orrante-Alcaraz et al., 2023; Perry y Hepburn, 2008; Vargas-Ángel et al., 2015). Esto se debe a que los calcificadores secundarios son componentes esenciales en los procesos de acreción en el ecosistema arrecifal aportando  $\text{CaCO}_3$  al sistema (Goreau et al., 1979; Mallela, 2007; Mallela y Perry, 2007; Sheppard et al., 2010). Por lo que el incluir a este grupo en estudios de arrecifes permite tener una visión completa del estado del ecosistema e identificar un futuro escenario ante problemáticas como la acidificación de los océanos y el calentamiento global.

El PNIM representa un modelo adecuado para estudios sobre calcificación secundaria debido a que se encuentra en una zona que presenta alta diversidad de especies coralinas y una geomorfología que le confiere una gran variedad de microhábitats para las distintas especies asociadas (CONANP, 2007; Glynn et al., 2017). Este trabajo representa una contribución al conocimiento del aporte de  $\text{CaCO}_3$  de los calcificadores secundarios en arrecifes del Pacífico mexicano, permitiendo evaluar cómo este aporte puede ser influenciado por factores ambientales y la temporalidad, aspectos clave para proyectar la respuesta futura del ecosistema frente a escenarios de cambio global.

## 1.3 Hipótesis

- 1.3.1. La distribución y crecimiento de las comunidades incrustantes están determinados por variables como la luz, sedimentación y turbidez, asociadas al tipo de hábitat (expuesto o

críptico). Por lo que, se espera que los organismos dependientes de la luz (como CCAs) dominen zonas expuestas, mientras que los organismos que prefieren ambientes protegidos como briozoarios y poliquetos, predominen en zonas crípticas.

1.3.2. El cambio en el ensamblaje de organismos incrustantes en los microhábitats arrecifales se relaciona con la disminución del espacio libre para colonizar y las interacciones interespecíficas que ocurren a través de procesos de sucesión ecológica en el ecosistema. De este modo, se espera que las superficies experimentales estén dominadas inicialmente por organismos solitarios de crecimiento rápido (e.g., balanos) y posteriormente, conforme avance la sucesión las especies coloniales como los briozoarios aumenten progresivamente su presencia.

## 1.4 Objetivos

### 1.4.1 Objetivo general

Evaluar el aporte de  $\text{CaCO}_3$  de organismos incrustantes mediante el uso de unidades CAUs durante tres periodos de inmersión (6, 12 y 18 meses) en un arrecife en Islas Marietas.

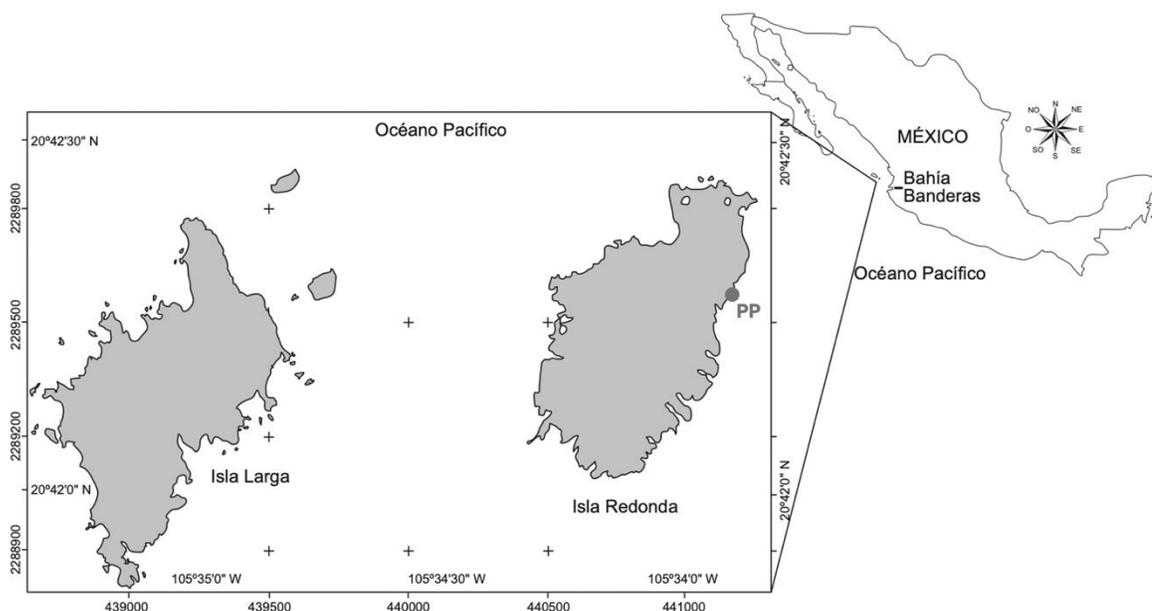
### 1.4.2 Objetivos específicos

- Cuantificar las tasa de calcificación de organismos incrustantes durante tres periodos de inmersión (6, 12 y 18 meses) en Islas Marietas.
- Evaluar el efecto de la superficie (expuesta o críptica) sobre la cobertura y la producción de  $\text{CaCO}_3$  de organismos incrustante.
- Comparar la tasa de calcificación de los organismos incrustantes a nivel de ensamblaje.
- Estimar las variables ambientales y el posible efecto sobre el ensamblaje de organismos incrustantes en las unidades CAUs.

## Capítulo 2. Metodología

### 2.1 Área de estudio

El área de estudio y ubicación de las unidades experimentales (CAUs) se localiza dentro y al norte de del Parque Nacional Islas Marietas (PNIM), específicamente en el sitio Plataforma Pavonas (PP) ( $20^{\circ}40'35''$ - $20^{\circ}41'45''$  N,  $105^{\circ}33'30''$ - $105^{\circ}38'10''$  O; Figura 1) frente a las costas mexicanas del estado de Nayarit. El cuál esta conformado por dos islas volcánicas: Isla Larga (IL) e Isla Redonda (IR), separadas por un canal de agua de un kilómetro, así como por dos islotes y bajos rocosos (CONANP , 2007). Las comunidades coralinas presentes en el PNIM se encuentran dominadas por corales del género *Pocillopora* y en menor medida del género *Porites* y *Pavona* (Hernández-Zulueta, 2017).



**Figura 1.** Mapa del área de estudio y ubicación de las unidades experimentales CAUs: Plataforma Pavonas (PP). Modificado de Cornejo-Ortega y Chávez-Dagostino (2014).

El PNIM se ubica dentro de la región del Pacífico Central Mexicano (PCM), región que es considerada de gran importancia por su riqueza de especies de coral, debido a que se encuentra en una zona de convergencia inter-tropical que genera condiciones mixtas de gran variabilidad durante el año (Hernández-Zulueta, 2017; López-Pérez et al., 2012); que es influenciada por la convergencia de tres corrientes marinas, la Corriente de California, que transporta agua fría del norte, la corriente costera mexicana, que

proporciona aguas cálidas del sur, y la masa de agua del golfo de California, que transporta agua cálida y con salinidad alta (CONANP, 2007; Cosain-Díaz et al., 2021; Pantoja et al., 2012; Pennington et al., 2006); lo que, en combinación con fuertes vientos del noroeste propicia un ambiente de surgencias estacionales que en consecuencia incrementa las tasas de suministro de nutrientes en el agua y genera niveles altos de productividad primaria (López-Sandoval et al., 2009; Pennington et al., 2006). Asimismo, eventos interanuales como el ENSO resultan en una fuente importante de variabilidad en las condiciones ambientales de la región (Pennington et al., 2006). El promedio mensual de la temperatura oceánica superficial en la zona es de 26.4 °C, y varía estacionalmente de 23.3°C en invierno hasta 30°C en verano (De La Lanza y Cáceres, 1994).

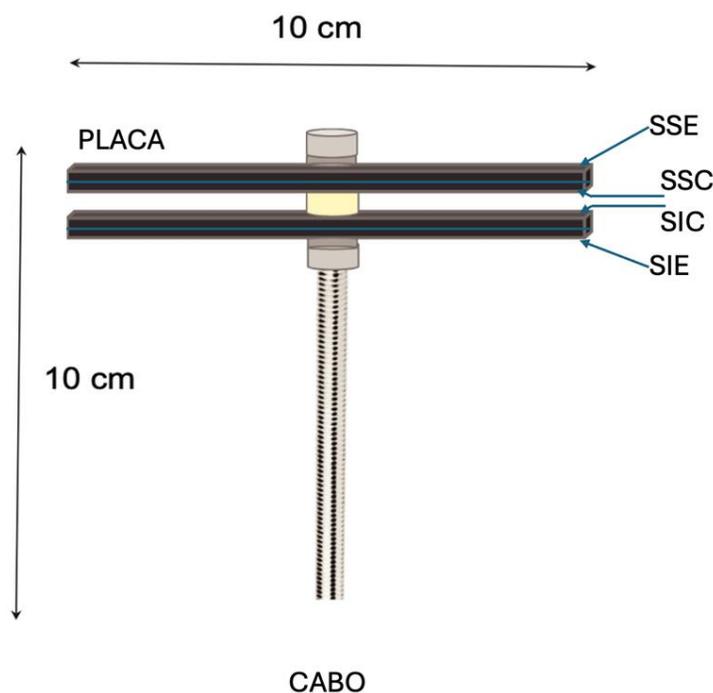
## **2.2 Despliegue de unidades de acreción arrecifal (CAUs) y recolecta de organismos incrustantes**

La comunidad de organismos incrustantes y su aporte en tasa de calcificación en el sitio de estudio fue evaluada mediante el uso de unidades de acreción arrecifal (CAUs) (Price et al., 2012; Vargas-Ángel et al., 2015). Mismas que emplean la metodología de “baldosas de asentamiento” para recolectar una población representativa de una comunidad marina (Field et al., 2007; Johnson et al., 2022), y brindar información sobre el funcionamiento de los ecosistemas y la estructura de sucesión de la comunidad (Johnson et al., 2022). Las unidades CAUs están conformadas por cuatro superficies de PVC de 100 cm<sup>2</sup> (10 x 10 cm<sup>2</sup>) (Price et al., 2012) separadas por pares a 1cm de distancia (Figura 2). Cada superficie representa un microhábitat diferente, incluyendo espacios de hábitat crípticos y expuestos, que simulan características reales que se presentan en la estructura arrecifal e influyen en la distribución y el crecimiento de las comunidades incrustantes (Mallela, 2007). Es así como, cada superficie cuadrada representa cuatro diferentes microhábitats:

1. Superficie Superior Expuesta (SSE): se encuentra orientada hacia arriba, y representa aquellos microhábitats que se encuentran completamente expuestos a variables como la luz, sedimentación y turbulencia del agua.
2. Superficie Superior Críptica (SSC): se encuentra debajo de la SSE orientada hacia abajo, y representa aquellos microhábitats que se encuentran protegidos de variables como la luz, sedimentación y turbulencia del agua.

3. Superficie Inferior Crítica (SIC): se encuentra frente a la SSC orientada hacia arriba, y representa aquellos microhábitats que se encuentran protegidos de la luz y la turbulencia del agua, pero potencialmente expuestos a la sedimentación por flujo horizontal.

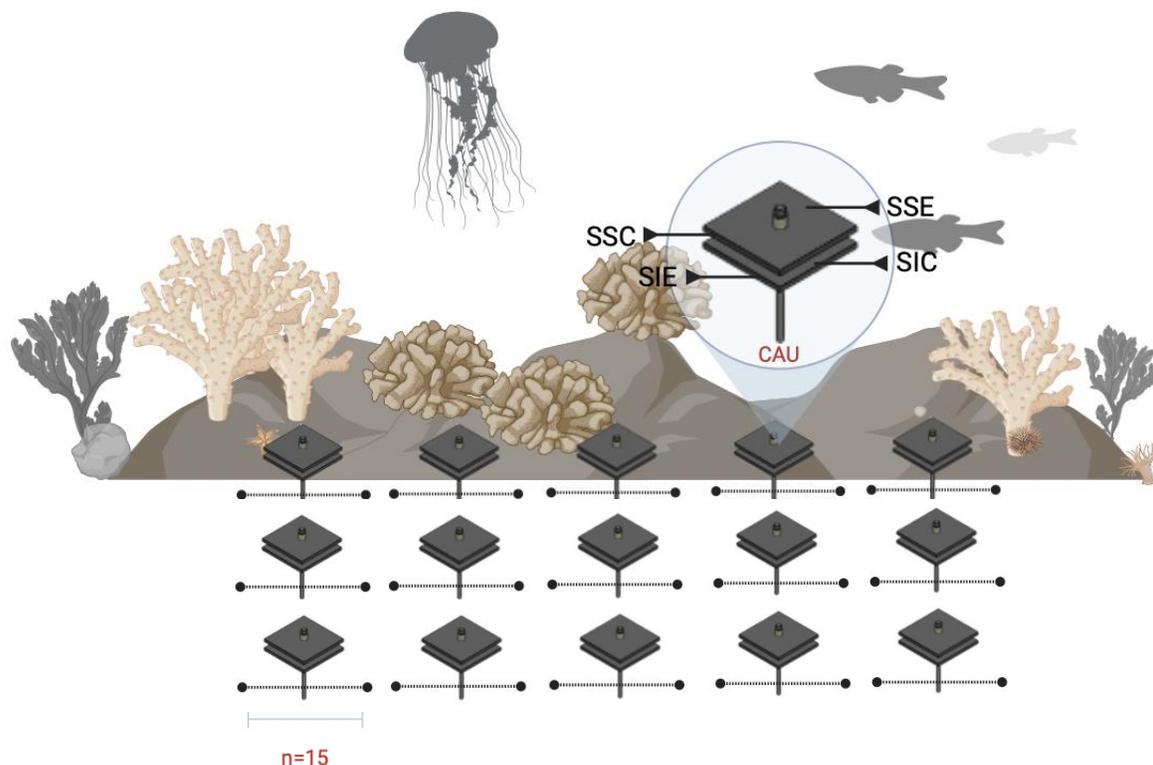
4. Superficie Inferior Expuesta (SIE): se encuentra por debajo de la SIC orientada hacia abajo, y representa aquellos microhábitats protegidos de la luz directa y la sedimentación, pero que se encuentran expuestos a la turbulencia del agua.



**Figura 2.** Esquema de unidad experimental de acreción arrecifal (CAUs). Modificado de Johnson et al. (2022).

De este modo, fueron desplegadas y procesadas 15 CAUs en el sitio de estudio en noviembre del 2022, a 6 m de profundidad, modificando el método planteado por Price et al., (2012). Donde se utilizaron CAUs conformadas por cuatro superficies cuadradas de PVC ( $10 \times 10 \text{ cm}^2$ ) armadas en pares y separadas por 1 cm de distancia, orientadas dos hacia arriba simulando hábitats expuestos y dos orientadas hacia abajo imitando hábitats críticos; y ensambladas en un tramo de 20 cm de varilla roscada inoxidable de 3/8" (Figura 3). Estas fueron situadas en el sitio de muestreo a 30 cm encima del fondo marino fijadas de forma individual en un tramo de 40 cm de varilla inoxidable de 3/8" con una abrazadera para cable metálico de 3/8" previamente clavada aproximadamente a 20 cm dentro del sustrato rocoso y asegurado con plastilina

epóxica MPT P 100 (Figura. 3). Posteriormente, fueron recuperadas en grupos de 5 unidades ( $n=5$ ) después de 6, 12 y 18 meses de exposición. Se utilizaron bolsas plásticas (Ziploc ©) para almacenar las CAUs (separando cada superficie) para minimizar la pérdida de organismos incrustantes o material calcificado durante el transporte, posteriormente fueron almacenadas en hieleras, y transportadas al laboratorio de Arrecifes y Biodiversidad (ARBIOLAB) del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE), para su procesamiento.



**Figura 3.** Esquema de diseño experimental en campo del despliegue de unidades de acreción arrecifal (CAUs) ( $n=15$ ) en el ecosistema arrecifal. Mismas, que fueron recuperadas en grupos de 5 unidades ( $n=5$ ) después de 6, 12 y 18 meses de exposición (figuras CAUs modificadas de Vargas-Ángel et al., 2015).

### 2.3 Determinación de la tasa de calcificación de esclerobiontes

Individualmente, cada superficie de las CAUs fue sumergida en una solución de hipoclorito de sodio comercial diluido con agua en una relación 1:1 durante 48 horas, para retirar la materia orgánica y blanquear las estructuras calcáreas. Posteriormente, se enjuagaron con agua potable y se secaron en un horno a 60°C durante 48 horas. La identificación y separación del material calcáreo a nivel de grupos taxonómicos: Balanos (Ba), Briozoarios (Bri), Moluscos (Mol), Algas coralinas incrustantes (CCA),

Foraminíferos (Fora) y Poliquetos (Poli) se realizó mediante el raspado de las superficies con pinzas y la observación con un microscopio estereoscópico. Posterior a ello, se pesó el carbonato depositado por cada grupo taxonómico en una balanza analítica ( $\pm 0,001$  g). El resultado fue utilizado para calcular la tasa de calcificación ( $\text{g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ días}^{-1}$ ) para cada grupo, dividiendo el carbonato o calcimasa (g) por el área de la superficie de PVC ( $0.01 \text{ m}^2$ ) y el tiempo (años con equivalencia en días) de inmersión de las CAUs. Se realizaron las conversiones correspondientes de g – kg y días – años para expresar la tasa de calcificación en  $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ .

$$\text{Calcification rate (kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ y}^{-1}) = \frac{w}{a \cdot t} \quad (1)$$

Donde  $w$  = peso seco de carbonato (kg),  $a$  = área de superficie de la CAU ( $\text{m}^2$ ),  $t$  = tiempo de inmersión de las CAUs (años con equivalencia en días).

## 2.4 Determinación de la cobertura de esclerobiontes

Para determinar el porcentaje (%) de cobertura a nivel de grupos taxonómicos, cada superficie de las CAUs fue fotodocumentada posterior a su procesamiento en laboratorio (blanqueado, enjuagado, secado). Las imágenes obtenidas fueron procesadas en CoralNet (recurso web para análisis de imágenes bénticas; Figura A2) (Beijbom et al., 2015), mediante el método de muestreo aleatorio estratificado, técnica de muestreo que permitió distinguir grupos homogéneos (estratos) que fueron clasificados en una de las 6 categorías establecidas: 1) Balanos, 2) Briozoarios, 3) Moluscos, 4) Algas coralinas incrustantes (CCA), 5) Foraminíferos, 6) Poliquetos; y seleccionar una muestra aleatoria simple de cada uno de ellos, mediante la superposición de 100 puntos aleatorios en las imágenes, lo que aseguró una representación proporcional de los diferentes grupos dentro del muestreo. La suma total de los puntos de una misma categoría representó el porcentaje de cobertura en cada superficie.

## 2.5 Caracterización ambiental

Se caracterizó la variación temporal de la temperatura superficial del mar (TSM), la concentración de clorofila a (Chl-a) como proxy de la productividad primaria y el coeficiente de atenuación difusa ( $K_d-490$ ) para determinar la turbidez y penetración de la luz en el sitio de estudio. Los datos se obtuvieron de

imágenes satelitales del satélite MODIS-Aqua de la base de datos Giovanni (<https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/>) de la Administración Nacional de la Aeronáutica y del Espacio (NASA). Las imágenes representaron promedios mensuales (noviembre de 2022 a mayo de 2024) con una resolución espacial de 4 km. Finalmente, se obtuvo la media y desviación estándar mensual y por el tiempo de inmersión de las CAUs (6, 12 y 18 meses).

## 2.6 Análisis estadístico

Se realizaron pruebas de normalidad (Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianzas (Bartlett). Tras verificar los supuestos, en los casos donde estos no se cumplieron, se llevaron a cabo pruebas no paramétricas de dos vías con el estadístico Scheirer Ray Hare (Scheirer et al., 1976) para determinar posibles diferencias en la tasa de calcificación total de esclerobiontes en los periodos de inmersión de las CAUs (6, 12 y 18 meses) y las superficies (SSE, SSC, SIC, y SIE), y verificar posibles interacciones entre estos factores (PxS). Asimismo, con la tasa de calcificación a nivel de grupo taxonómico (balanos, moluscos, briozoarios, CCA, poliquetos, foraminíferos) y función (cementantes, no cementantes) en las superficies y periodo de inmersión de las CAUs. En los casos donde se presentaron diferencias, se realizaron pruebas post hoc no paramétricas de Dunn's Test (IC=95%) para identificar cuales grupos diferían entre sí. En los casos donde los supuestos se cumplieron, se realizaron ANOVA's de 1 o 2 vías respectivamente; y de presentarse diferencias significativas se realizaron pruebas post hoc de Tukey HSD.

Los datos de cobertura de esclerobiontes expresada en porcentaje fueron analizados a nivel de grupo taxonómico (balanos, moluscos, briozoarios, CCA, poliquetos, foraminíferos) y función (cementantes, no cementantes) siguiendo el mismo procedimiento realizado para los datos de tasas de calcificación. En donde se evaluaron posibles diferencias en la cobertura de esclerobiontes en los diferentes periodos de inmersión de las CAUs (6, 12 y 18 meses) y las superficies (SSE, SSC, SIC, y SIE), y posibles interacciones entre estos factores (PxS). Los análisis estadísticos se realizaron usando el software R Studio (R Development Core Team, 2008).

## Capítulo 3. Resultados

---

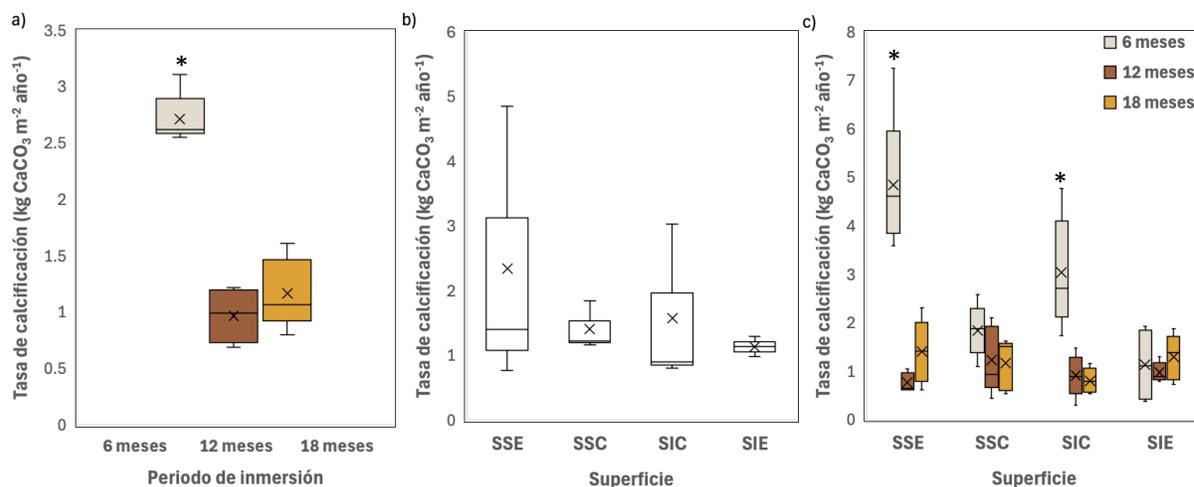
### 3.1 Tasa de calcificación neta

Se cuantificó la tasa de calcificación ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) total durante los tres periodos de inmersión (6, 12 y 18 meses) de las unidades CAUs en Islas Marietas. Considerando en conjunto a todos los grupos que conforman a los esclerobiontes (balanos, briozoarios, moluscos, CCA, poliquetos y foraminíferos), se obtuvo una tasa de calcificación máxima de  $2.72 \pm 0.22 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  a los 6 meses y mínima de  $0.97 \pm 0.23 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  a los 12 meses de exposición de las unidades CAUs, mostrando una tendencia a la disminución en la tasa de calcificación a los 12 meses y un posterior aumento de la misma a los 18 meses ( $1.17 \pm 0.31 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) (Tabla 1; Figura 4).

**Tabla 1.** Tasa de calcificación neta ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) (promedio  $\pm$  SD) en los diferentes periodos de inmersión de las CAUs (6, 12, 18 meses) en Islas Marietas.

Periodo (mes)	Tasa de calcificación ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ )
	Islas Marietas
<b>6</b>	$2.72 \pm 0.223$
<b>12</b>	$0.97 \pm 0.237$
<b>18</b>	$1.17 \pm 0.309$

De acuerdo con el análisis Scheirer Ray Hare, la tasa de calcificación de esclerobiontes fue diferente por periodo ( $H= 19.737$ ,  $df=2$ ,  $p < 0.001$ ), estas diferencias se presentaron entre los 6-12 y 6-18 meses ( $Z=-4.22$ ,  $p < 0.001$ ;  $Z=-3.29$ ,  $p = 0.002$ ) (Tabla A8, Tabla 11). Por otro lado, la tasa de calcificación de esclerobiontes en las superficies de las CAUs no fue diferente entre sí ( $H= 2.0155$ ,  $df=3$ ,  $p = 0.569$ ). Sin embargo, la tasa de calcificación de esclerobiontes en las superficies fue diferente entre periodos. Estas diferencias fueron identificadas entre los 6-12 meses para la SSE ( $H= 10.5$ ,  $df=2$ ,  $p = 0.005$ ) y entre los 6-12 y 6-18 para la SIC ( $H= 9.42$ ,  $df=2$ ,  $p = 0.009$ ). Asimismo, se obtuvo una calcificación neta mayor en las superficies expuestas ( $1.74 \pm 1.54 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) en comparación con las superficies crípticas ( $1.5 \pm 0.83 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) a lo largo del estudio (Tabla 18; Figura 13).



**Figura 4.** 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). Las cruces representan la media. Diferencias significativas se indican con un asterisco. SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Críptica, SIC=Superficie Inferior Críptica, SIE=Superficie Inferior Expuesta.

Continuando con el análisis por superficies, se registró la tasa de calcificación más alta en la SSE a los 6 meses ( $4.84 \pm 1.41$  kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>) seguida de la SIC ( $3.03 \pm 1.14$  kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>) en el mismo periodo. La más baja se registró en la SSE a los 12 meses ( $0.76 \pm 0.19$  kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>) seguida de la SIC ( $0.81 \pm 0.43$  kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>) a los 18 meses (Tabla 2; Figura 4). De acuerdo con el análisis Scheirer Ray Hare, la tasa de calcificación entre superficies no fue diferente ( $H=2.01$ ,  $df=3$ ,  $p=0.56$ ), asimismo, no se presentó interacción entre el período de inmersión y las superficies sobre la tasa de calcificación de esclerobiontes ( $H=11.05$ ,  $df=6$ ,  $p=0.08$ ) (Tabla 8).

**Tabla 2.** Tasa de calcificación (kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>) (promedio  $\pm$  SD) por superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Críptica, SIC=Superficie Inferior Críptica, SIE=Superficie Inferior Expuesta) en los diferentes periodos de inmersión de las CAUs (6, 12, 18 meses) en Islas Marietas.

Superficie	Periodo (mes)	Tasa de calcificación (kg CaCO <sub>3</sub> m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )
		Islas Marietas
SSE	6	4.848 $\pm$ 1.413
	12	0.765 $\pm$ 0.191
	18	1.406 $\pm$ 0.574
SSC	6	1.846 $\pm$ 0.537
	12	1.226 $\pm$ 0.682
	18	1.168 $\pm$ 0.433
SIC	6	3.034 $\pm$ 1.143
	12	0.906 $\pm$ 0.430
	18	0.808 $\pm$ 0.437
SIE	6	1.137 $\pm$ 0.714
	12	0.979 $\pm$ 0.208
	18	1.291 $\pm$ 0.468

### 3.2 Tasa de calcificación a nivel de grupos taxonómicos

Como resultado de la tasa de calcificación de cada uno de los grupos de esclerobiontes, se encontró que los balanos presentaron la mayor tasa de calcificación durante el estudio, con un aporte de  $1.19 \pm 0.22$  kg  $\text{CaCO}_3$   $\text{m}^{-2}$   $\text{año}^{-1}$ , seguido por los moluscos con  $0.14 \pm 0.12$  kg  $\text{CaCO}_3$   $\text{m}^{-2}$   $\text{año}^{-1}$  y los briozoarios con  $0.12 \pm 0.06$  kg  $\text{CaCO}_3$   $\text{m}^{-2}$   $\text{año}^{-1}$ . Por su parte, las CCAs tuvieron un menor aporte de carbonato con  $0.09 \pm 0.04$  kg  $\text{CaCO}_3$   $\text{m}^{-2}$   $\text{año}^{-1}$ , seguido por los poliquetos con  $0.06 \pm 0.03$  kg  $\text{CaCO}_3$   $\text{m}^{-2}$   $\text{año}^{-1}$  y foraminíferos con  $0.002 \pm 0.003$  kg  $\text{CaCO}_3$   $\text{m}^{-2}$   $\text{año}^{-1}$  (Tabla 3).

**Tabla 3.** Tasa de calcificación (kg  $\text{CaCO}_3$   $\text{m}^{-2}$   $\text{año}^{-1}$ ) y cobertura neta de esclerobiontes (%) (promedio  $\pm$  SD) a nivel de grupo taxonómico en Islas Marietas.

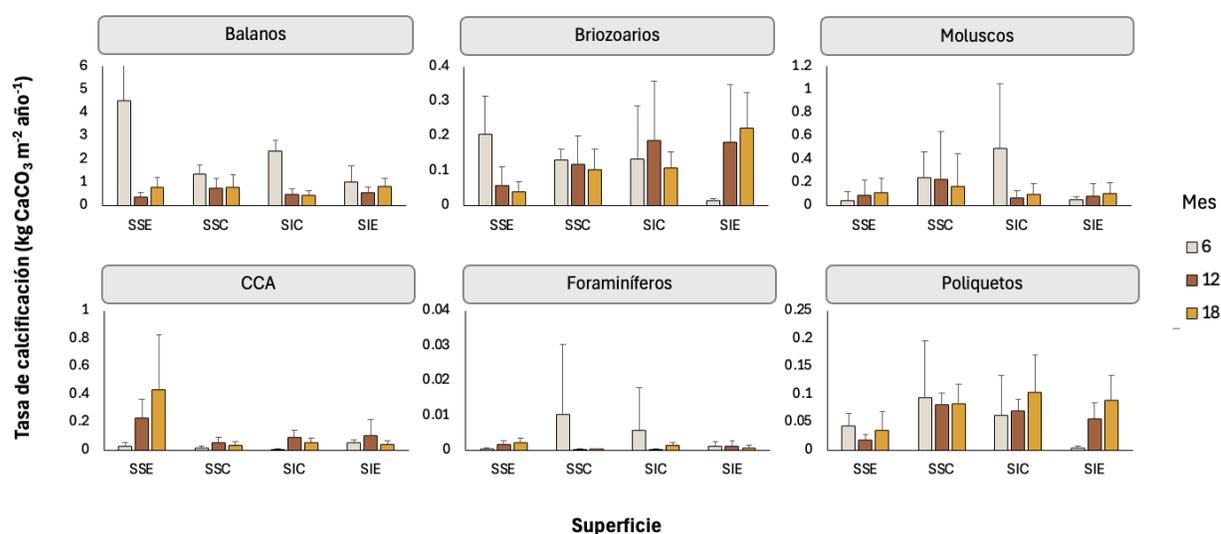
Grupo	Tasa de calcificación (kg $\text{CaCO}_3$ $\text{m}^{-2}$ $\text{año}^{-1}$ )	Cobertura (%)
	Islas Marietas	
<b>Balanos</b>	1.19 $\pm$ 0.22	34.29 $\pm$ 27.34
<b>Briozoarios</b>	0.12 $\pm$ 0.06	30.89 $\pm$ 26.83
<b>Moluscos</b>	1.14 $\pm$ 0.12	5.18 $\pm$ 8.67
<b>CCA</b>	0.09 $\pm$ 0.05	24.41 $\pm$ 26.59
<b>Foraminíferos</b>	0.002 $\pm$ 0.003	0.12 $\pm$ 0.4
<b>Poliquetos</b>	0.06 $\pm$ 0.03	5.1 $\pm$ 5.88

Con respecto a la calcificación de cada uno de los grupos taxonómicos en las diferentes superficies, se encontró que los balanos presentaron la mayor tasa de calcificación en la SSE ( $1.89 \pm 2.29$  kg  $\text{CaCO}_3$   $\text{m}^{-2}$   $\text{año}^{-1}$ ), seguido por las CCAs ( $0.23 \pm 0.2$  kg  $\text{CaCO}_3$   $\text{m}^{-2}$   $\text{año}^{-1}$ ) en la misma superficie; mientras que, los briozoarios ( $0.14 \pm 0.04$  kg  $\text{CaCO}_3$   $\text{m}^{-2}$   $\text{año}^{-1}$ ), y moluscos ( $0.22 \pm 0.24$  kg  $\text{CaCO}_3$   $\text{m}^{-2}$   $\text{año}^{-1}$ ), presentaron la mayor tasa de calcificación en la SIC (Tabla 4).

**Tabla 4.** Tasa de calcificación (kg  $\text{CaCO}_3$   $\text{m}^{-2}$   $\text{año}^{-1}$ ) (promedio  $\pm$  DS). Ba=Balanos, Bri=Briozoarios, Mol=Moluscos, CCA=Algas coralinas incrustantes, Fora=Foraminíferos, Poli=Poliquetos, en cada superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Críptica, SIC=Superficie Inferior Críptica, SIE=Superficie Inferior Expuesta) en Islas Marietas.

Superficie	Tasa de calcificación (kg $\text{CaCO}_3$ $\text{m}^{-2}$ $\text{año}^{-1}$ )					
	Balanos	Briozoarios	Moluscos	CCA	Foraminíferos	Poliquetos
<b>SSE</b>	1.89 $\pm$ 2.29	0.1 $\pm$ 0.09	0.08 $\pm$ 0.04	0.23 $\pm$ 0.2	0.001 $\pm$ 0.0009	0.03 $\pm$ 0.01
<b>SSC</b>	0.96 $\pm$ 0.34	0.12 $\pm$ 0.01	0.21 $\pm$ 0.04	0.03 $\pm$ 0.02	0.003 $\pm$ 0.006	0.08 $\pm$ 0.007
<b>SIC</b>	1.09 $\pm$ 1.08	0.14 $\pm$ 0.04	0.22 $\pm$ 0.24	0.05 $\pm$ 0.04	0.002 $\pm$ 0.003	0.08 $\pm$ 0.02
<b>SIE</b>	0.80 $\pm$ 0.23	0.14 $\pm$ 0.11	0.08 $\pm$ 0.03	0.07 $\pm$ 0.03	0.00009 $\pm$ 0.0002	0.05 $\pm$ 0.04

Por otro lado, foraminíferos ( $0.003 \pm 0.006 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y poliquetos ( $0.08 \pm 0.007 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) presentaron la mayor tasa de calcificación en la SSC (Tabla 4, Figura 5). La tasa de calcificación de las CCAs ( $H=10.85$ ,  $df=3$ ,  $p=0.01$ ) y poliquetos ( $H=13.16$ ,  $df=3$ ,  $p=0.004$ ) fue diferente entre las superficies; estas diferencias se presentaron entre la SSE-SSC y SSE-SIC ( $Z=-2.98$ ,  $p = 0.01$ ;  $Z=-2.57$ ,  $p = 0.05$ ) ( $Z=3.13$ ,  $p = 0.01$ ;  $Z=2.68$ ,  $p = 0.04$ ) para ambos grupos respectivamente.



**Figura 5.** Tasa de calcificación neta ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) (promedio  $\pm$  SD) de cada grupo taxonómico (balanos, briozoarios, moluscos, CCA, foraminíferos, poliquetos) en cada superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Críptica, SIC=Superficie Inferior Críptica, SIE=Superficie Inferior Expuesta) y tiempo de inmersión de las CAUs (6, 12 y 18 meses) en Islas Marietas.

En el caso del análisis temporal, la tasa de calcificación de las CCAs ( $H=18.54$ ,  $df=2$ ,  $p<0.001$ ), poliquetos ( $H=6.39$ ,  $df=2$ ,  $p=0.04$ ) y balanos ( $H=25.65$ ,  $df=2$ ,  $p<0.001$ ) fue diferente entre periodos; estas diferencias se encontraron entre los 6-12 y 6-18 meses para las CCA ( $Z=4.12$ ,  $p < 0.001$ ;  $Z=3.12$ ,  $p = 0.005$ ) y balanos ( $Z=-4.81$ ,  $p < 0.001$ ;  $Z=-3.76$ ,  $p < 0.001$ ); y 6-18 meses para poliquetos ( $Z=2.51$ ,  $p = 0.03$ ) (Tabla 5). Por su parte, la tasa de calcificación de briozoarios ( $H=27.91$ ,  $df=6$ ,  $p<0.001$ ) y foraminíferos ( $H=20.64$ ,  $df=6$ ,  $p=0.002$ ) presentó interacción entre el periodo y la superficie (Tabla 14). Finalmente, la tasa de calcificación de los moluscos ( $H=1.78$ ,  $df=2$ ,  $p=0.41$ ;  $H=3.69$ ,  $df=3$ ,  $p=0.29$ ) no fue diferente entre periodos y superficies.

**Tabla 5.** Tasa de calcificación ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y cobertura de esclerobiontes (%) (promedio  $\pm$  SD) a nivel de grupo taxonómico en los diferentes periodos de inmersión de las CAUs (6, 12, 18 meses) en Islas Marietas.

Grupo taxonómico	Periodo (mes)	Tasa de calcificación	Cobertura
		( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ )	(%)
Islas Marietas			
<b>Balanos</b>	6	2.312 $\pm$ 0.291	58.79 $\pm$ 17.13
	12	0.541 $\pm$ 0.108	8.28 $\pm$ 10.92
	18	0.710 $\pm$ 0.261	35.81 $\pm$ 23.7
<b>Briozoarios</b>	6	0.120 $\pm$ 0.0701	10.05 $\pm$ 8.89
	12	0.136 $\pm$ 0.081	40.46 $\pm$ 29.37
	18	0.118 $\pm$ 0.043	42.14 $\pm$ 24.61
<b>Moluscos</b>	6	0.204 $\pm$ 0.161	10.46 $\pm$ 12.12
	12	0.113 $\pm$ 0.135	3.49 $\pm$ 5.98
	18	0.118 $\pm$ 0.068	1.57 $\pm$ 2.18
<b>CCA</b>	6	0.025 $\pm$ 0.005	16.51 $\pm$ 17.89
	12	0.120 $\pm$ 0.034	40.43 $\pm$ 33.43
	18	0.142 $\pm$ 0.104	16.28 $\pm$ 18.73
<b>Foraminíferos</b>	6	0.004 $\pm$ 0.007	0.080 $\pm$ 0.36
	12	0.0008 $\pm$ 0.0003	0.13 $\pm$ 0.43
	18	0.001 $\pm$ 0.0004	0.13 $\pm$ 0.42
<b>Poliquetos</b>	6	0.051 $\pm$ 0.040	4.08 $\pm$ 5
	12	0.056 $\pm$ 0.015	7.18 $\pm$ 7.48
	18	0.077 $\pm$ 0.029	4.044 $\pm$ 4.42

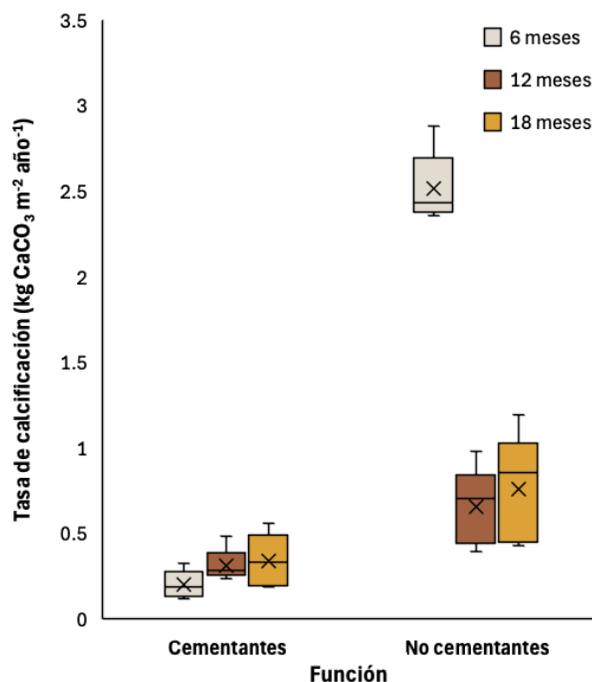
### 3.3 Tasa de calcificación por función

Considerando la función que desempeñan los grupos de esclerobiontes en el ecosistema arrecifal, se agrupó el aporte de carbonato de CCAs, briozoarios, poliquetos y foraminíferos como cementantes; y balanos y moluscos como no cementantes. De esta forma, la tasa de calcificación entre grupos cementantes y no cementantes fue diferente entre sí ( $H=50.953$ ,  $df=1$ ,  $p<0.001$ ), y se identificó interacción entre la función y periodo sobre la tasa de calcificación ( $H=14.416$ ,  $df=2$ ,  $p<0.001$ ) (Tabla 12; Tabla 13). Sin embargo, la tasa de calcificación no fue diferente entre periodos ( $H=0.995$ ,  $df=2$ ,  $p=0.607$ ) ni superficies ( $H(3)=0.74$ ,  $p=0.86$ ) para ambos grupos (cementantes y no cementantes) (Tabla 6, Figura 7; Tabla 12).

**Tabla 6.** Tasa de calcificación ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y cobertura de esclerobiontes (%) (promedio  $\pm$  DS) por función en los diferentes periodos de inmersión de las CAUs (6, 12, 18 meses) en Islas Marietas.

Grupo taxonómico	Periodo (mes)	Tasa de calcificación	Cobertura
		( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ )	(%)
Islas Marietas			
<b>Cementantes</b>	6	0.20 $\pm$ 0.08	7.68 $\pm$ 11.88
	12	0.31 $\pm$ 0.09	22.05 $\pm$ 28.96
	18	0.34 $\pm$ 0.15	15.65 $\pm$ 22.53
<b>No cementantes</b>	6	2.51 $\pm$ 0.21	34.63 $\pm$ 28.52
	12	0.65 $\pm$ 0.23	5.89 $\pm$ 9.03
	18	0.76 $\pm$ 0.32	18.69 $\pm$ 24.01

A pesar de ello, se observa una tendencia al aumento en la tasa de calcificación por parte de cementantes entre periodos (6, 12 y 18 meses), y una disminución en la tasa de calcificación por parte de no cementantes entre periodos (Tabla 6, Figura 6).



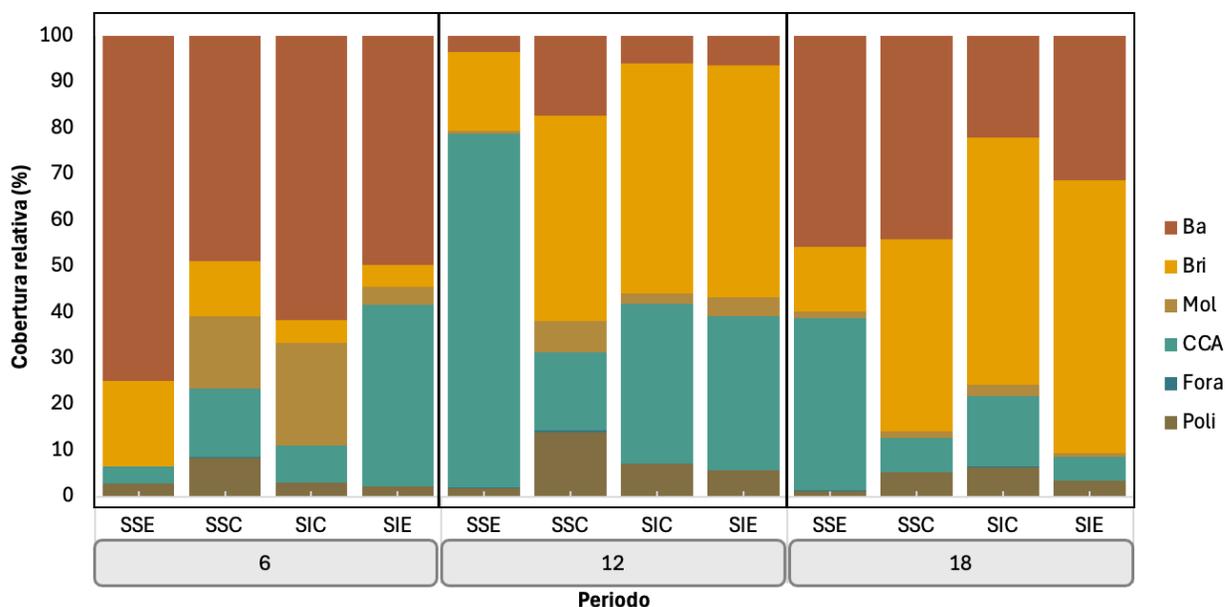
**Figura 6.** Diagrama de caja y bigotes que muestra la tasa de calcificación promedio de esclerobiontes por función (kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>) (promedio ± SD) y periodo de inmersión de CAUs (6, 12 y 18 meses). Las diferencias significativas se indican con un asterisco.

### 3.4 Cobertura de esclerobiontes

La cobertura de los esclerobiontes en las CAUs estuvo dominada por balanos con un promedio general de  $34.3 \pm 27.3$  %, con la mayor cobertura en la SSE (74.8%) a los 6 meses y la menor en la SSE (3.4%) a los 12 meses, seguido de los briozoarios con un promedio general de  $30.9 \pm 26.8$  % con la mayor cobertura en la SIE (59.2%) a los 18 meses y la menor en la SIE (4.7%) a los 6 meses; y en menor medida las CCAs con un promedio general de  $24.4 \pm 26.6$  %, con la mayor cobertura en la SSE (76.7%) a los 12 meses y la menor en la SSE (3.7%) a los 6 meses (Tabla 7, Figura 7). Los balanos y moluscos presentaron una tendencia a disminuir su cobertura con el tiempo, por otra parte, los briozoarios, CCAs, foraminíferos y poliquetos presentaron una tendencia al aumento en su cobertura en las CAUs entre periodos (Tabla 5, Tabla 7, Figura 7).

**Tabla 7.** Cobertura relativa de esclerobiontes (%) (promedio  $\pm$  DS). Ba=Balanos, Bri=Briozoarios, Mol=Moluscos, CCA=Algas coralinas incrustantes, Fora=Foraminíferos, Poli=Poliquetos, en cada superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Críptica, SIC=Superficie Inferior Críptica, SIE=Superficie Inferior Expuesta) y período de inmersión de las CAUs (6,12 y 18 meses) en Islas Marietas.

Periodo (mes)	Superficie	Cobertura (%)					
		Balanos	Briozoarios	Moluscos	CCA	Foraminíferos	Poliquetos
6	SSE	74.85 $\pm$ 12.35	18.61 $\pm$ 12.65	0	3.75 $\pm$ 2.79	0	2.79 $\pm$ 6.24
	SSC	48.85 $\pm$ 9.4	11.92 $\pm$ 4.28	15.86 $\pm$ 8.26	14.75 $\pm$ 8.15	0.32 $\pm$ 0.72	8.3 $\pm$ 4.52
	SIC	61.73 $\pm$ 15.47	4.99 $\pm$ 4.53	22.12 $\pm$ 14.94	8.09 $\pm$ 14.22	0	3.08 $\pm$ 4.01
	SIE	46.76 $\pm$ 18.87	4.71 $\pm$ 3.59	3.89 $\pm$ 3.15	39.47 $\pm$ 17.04	0	2.17 $\pm$ 3.61
12	SSE	3.45 $\pm$ 1.43	17.11 $\pm$ 21.77	0.76 $\pm$ 1.09	76.7 $\pm$ 23.25	0.22 $\pm$ 0.48	1.77 $\pm$ 1.81
	SSC	17.33 $\pm$ 16.47	44.63 $\pm$ 22.66	6.68 $\pm$ 7.32	17.03 $\pm$ 12.24	0.33 $\pm$ 0.74	14 $\pm$ 9.96
	SIC	5.94 $\pm$ 10.85	49.91 $\pm$ 30.12	2.35 $\pm$ 3.94	34.56 $\pm$ 29.91	0	7.24 $\pm$ 5.39
	SIE	6.43 $\pm$ 5.81	50.21 $\pm$ 35.64	4.19 $\pm$ 8.68	33.44 $\pm$ 35.95	0	5.73 $\pm$ 6.11
18	SSE	45.84 $\pm$ 28.18	13.98 $\pm$ 11.74	1.51 $\pm$ 1.8	37.31 $\pm$ 26.2	0.23 $\pm$ 0.52	1.13 $\pm$ 1.62
	SSC	44.09 $\pm$ 32.16	41.68 $\pm$ 32.54	1.48 $\pm$ 1.24	7.34 $\pm$ 3.53	0	5.4 $\pm$ 6.74
	SIC	22.07 $\pm$ 16.55	53.68 $\pm$ 8.97	2.37 $\pm$ 3.83	15.33 $\pm$ 10.95	0.31 $\pm$ 0.69	6.24 $\pm$ 2.96
	SIE	31.26 $\pm$ 9.68	59.25 $\pm$ 8.81	0.93 $\pm$ 1.34	5.15 $\pm$ 6.31	0	3.41 $\pm$ 4.07



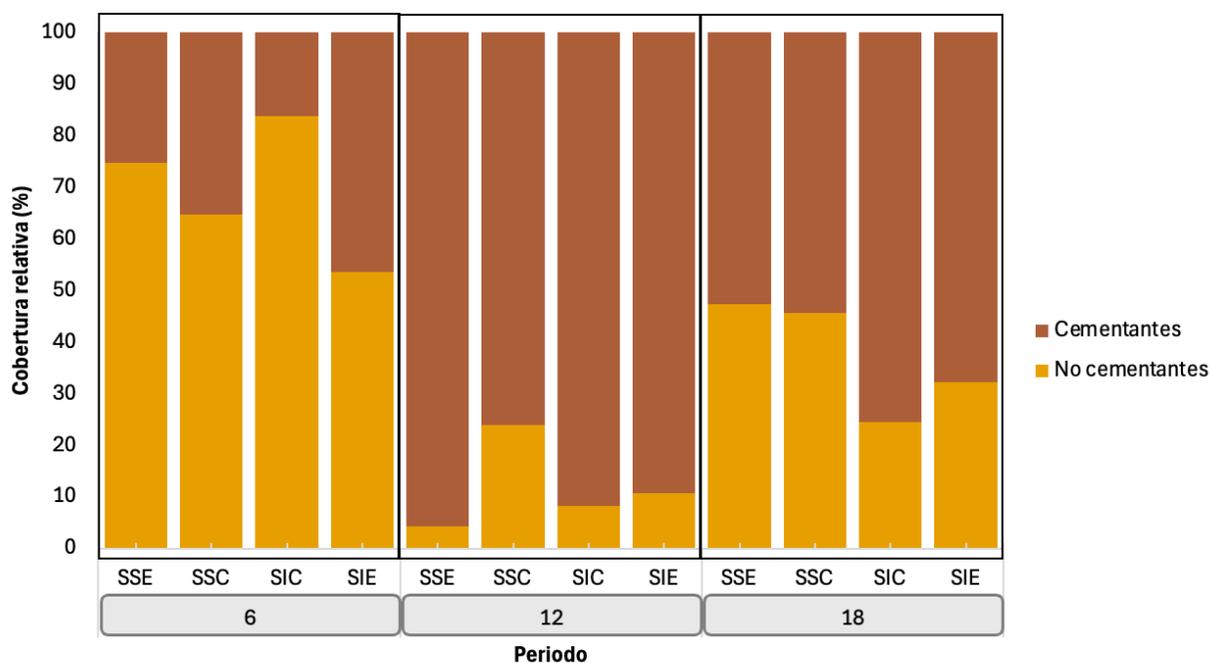
**Figura 7.** Cobertura relativa de esclerobiontes (%). Ba=Balanos, Bri=Briozoarios, Mol=Moluscos, CCA=Algas coralinas incrustantes, Fora=Foraminíferos, Poli=Poliquetos, en cada superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Críptica, SIC=Superficie Inferior Críptica, SIE=Superficie Inferior Expuesta) y período de inmersión de las CAUs (6,12 y 18 meses) en Islas Marietas.

La cobertura de los moluscos ( $H=9.55$ ,  $df=3$ ,  $p=0.02$ ) y poliquetos ( $H=14.98$ ,  $df=3$ ,  $p<0.001$ ) fue diferente entre las superficies de la CAUs. Por otro lado, la cobertura de los balanos ( $H=36.060$ ,  $df=2$ ,  $p<0.001$ ), briozoarios ( $H=18.32$ ,  $df=2$ ,  $p<0.001$ ), moluscos ( $H=6.11$ ,  $df=2$ ,  $p=0.04$ ) y CCAs ( $H=9.98$ ,  $df=2$ ,  $p=0.006$ ) fue diferente entre periodos. De igual forma, se identificó interacción entre la superficie y el periodo sobre la

cobertura de briozoarios ( $H=13.24$ ,  $df=6$ ,  $p=0.03$ ) y CCAs ( $H=23.42$ ,  $df=6$ ,  $p<0.001$ ) (Tabla 15). No obstante, los foraminíferos no presentaron diferencia entre su cobertura entre superficies y/o periodos.

### 3.5 Cobertura por función

De acuerdo con la función que desempeñan en el ecosistema arrecifal (i.e. cementantes, no cementantes) los grupos que conforman a los esclerobiontes, se realizó una ANOVA de dos vías para analizar el efecto de la función y el periodo sobre la cobertura de esclerobiontes. Se presentaron diferencias significativas en la interacción entre los efectos de la función y el periodo sobre la cobertura ( $F(2, 354) = 25.173$ ,  $p < 0.001$ ) (Tabla 16; Tabla 17). El análisis simple de cada factor demostró que la función y el periodo no tuvieron un efecto estadísticamente significativo de manera individual sobre la cobertura ( $F(1, 354) = 3.438$ ,  $p = 0.06$ ;  $F(2, 354) = 0$ ,  $p = 1$ ).



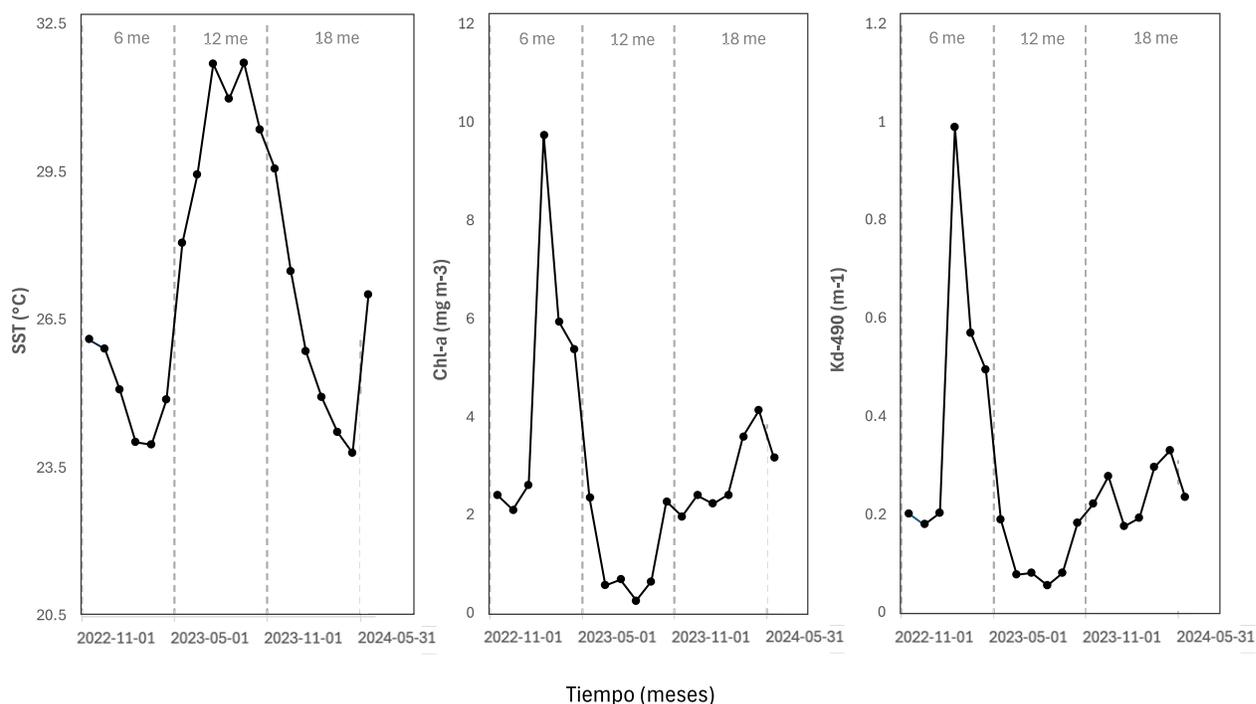
**Figura 8.** Cobertura relativa de esclerobiontes (%) por función (cementantes, no Cementantes), en cada superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Crítica, SIC=Superficie Inferior Crítica, SIE=Superficie Inferior Expuesta) y período de inmersión de las CAUs (6,12 y 18 meses) en Islas Marietas.

Para el caso particular de los cementantes, su cobertura fue diferente entre periodos ( $H=8.81$ ,  $df=2$ ,  $p=0.01$ ); las diferencias fueron identificadas entre los 6 -12 meses ( $z=2.95$ ,  $p=0.009$ ). De igual forma, la cobertura de los no cementantes fue diferente entre periodos ( $H=21.14$ ,  $df=2$ ,  $p<0.001$ ). Estas diferencias

fueron identificadas entre los 6 -12 meses ( $z=-4.59, p<0.001$ ) y 6 -18 meses ( $z=-2.39, p=0.04$ ). (Tabla 6; Tabla 17; Figura 8).

### 3.6 Caracterización ambiental

La temperatura superficial del mar (TSM) fue diferente entre los periodos de inmersión de las CAUs ( $H=10.99, df=2, p=0.004$ ), el valor más alto se presentó a los 12 meses de inmersión de las CAUs ( $30.4 \pm 1.4$  °C) y el más bajo a los 6 meses ( $25.1 \pm 0.9$  °C) (Figura 9). Asimismo, la concentración de Chl-a fue diferente entre los periodos de inmersión de las CAUs ( $H=8.96, df=2, p=0.01$ ), con el valor más alto a los 18 meses de inmersión ( $2.86 \pm 0.8$  mg m<sup>-3</sup>); y una visible tendencia al aumento entre periodos. De igual forma, los valores del coeficiente de atenuación difusa (Kd-490) fueron diferentes entre periodos de inmersión ( $H=9.65, df=2, p=0.008$ ), con el valor más alto a los 6 meses de inmersión de las CAUs ( $0.44 \pm 0.32$  m<sup>-1</sup>) que fue disminuyendo en periodos posteriores.



**Figura 9.** Promedios mensuales: Temperatura Superficial del Mar – SST(°C), Clorofila a – Chl-a (mg m<sup>-3</sup>) y Coeficiente de atenuación difusa – Kd-490 (m<sup>-1</sup>); en Islas Marietas durante los periodos de inmersión (6, 12 y 18 meses) (Noviembre 2022-Mayo 2024).

## Capítulo 4. Discusión

---

Se registró en promedio, una tasa de calcificación neta de esclerobiontes de  $1.62 \pm 0.83$  kg de  $\text{CaCO}_3$  por metro cuadrado por año ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) en el PNIM durante los 18 meses del estudio. Esta tasa es aproximadamente 64% más alta que la reportada por Pareja-Ortega et al., (2025) en Yelapa, Jalisco ( $1.04 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y 25% más baja a lo reportado por Alvarado-Rodríguez et al., (2022) en Zihuatanejo, Guerrero ( $2.15 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) en el Pacífico sur mexicano. Los grupos que más carbonato aportaron fueron organismos heterótrofos filtradores, principalmente balanos con  $1.19 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , y moluscos con  $0.14 \text{ kg CaCO}_3$ ; los cuales representan, respectivamente, el  $\approx 73.4\%$  y el  $8.6\%$  del total de carbonato por esclerobiontes en el PNIM. En relación con lo anterior, Alvarado-Rodríguez et al. (2019) mencionan que para sitios con una alta productividad como en el Pacífico central mexicano, la disponibilidad de alimento (materia orgánica particulada), entre otras condiciones (e.g., alta sedimentación, materia orgánica disuelta), beneficia a este tipo de organismos (heterótrofos filtradores). En el caso particular del PNIM, las condiciones ambientales presentes como, surgencias estacionales, alta turbidez y productividad biológica (CONANP, 2007; Hernández-Zulueta, 2017; Reyes-Bonilla, 2003) generan un entorno favorable para los organismos heterótrofos filtradores (Enochs et al., 2021; Mallela, 2013), lo que explicaría el mayor aporte por parte de balanos y moluscos, y la tasa de calcificación baja observada en grupos sensibles a la luz y sedimentación como briozoarios ( $0.12 \pm 0.06 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), CCAs ( $0.09 \pm 0.04 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), poliquetos ( $0.06 \pm 0.03 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y foraminíferos ( $0.002 \pm 0.003 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ).

Al comparar las tasas de calcificación de esclerobiontes entre las superficies de las unidades experimentales, se encontró una calcificación neta mayor en las superficies expuestas ( $1.74 \pm 1.54 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) en comparación con las superficies crípticas ( $1.5 \pm 0.83 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) a lo largo del estudio. Con valores de calcificación en superficies expuestas más altos a los 6 meses ( $2.99 \pm 2.62 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y menores a los 12 meses ( $0.87 \pm 1.51 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) (Tabla A11; Figura A12), lo que coincide con la tasa de calcificación obtenida por balanos, los cuales calcificaron en promedio  $2.31 \pm 0.29 \text{ kg CaCO}_3$  por metro cuadrado por año ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) a los 6 meses y  $0.54 \pm 0.1 \text{ kg CaCO}_3$  por metro cuadrado por año ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) a los 12 meses del estudio. Estos organismos presentan una tasa de crecimiento rápida al inicio de su ciclo de vida, la cual decae exponencialmente conforme llegan a la etapa adulta (Crisp y Bourget, 1985; Jackson, 1977). Lo anterior concuerda con lo reportado por Alvarado-Rodríguez et al., (2022), en arrecifes con alta sedimentación en el Pacífico mexicano, quienes obtuvieron una mayor producción de  $\text{CaCO}_3$  en unidades de acreción a los 6 meses, y una disminución a los 15 meses

de experimentación, lo cual relacionaron con el rápido crecimiento de los balanos al inicio del estudio, seguido de una disminución exponencial con el tiempo.

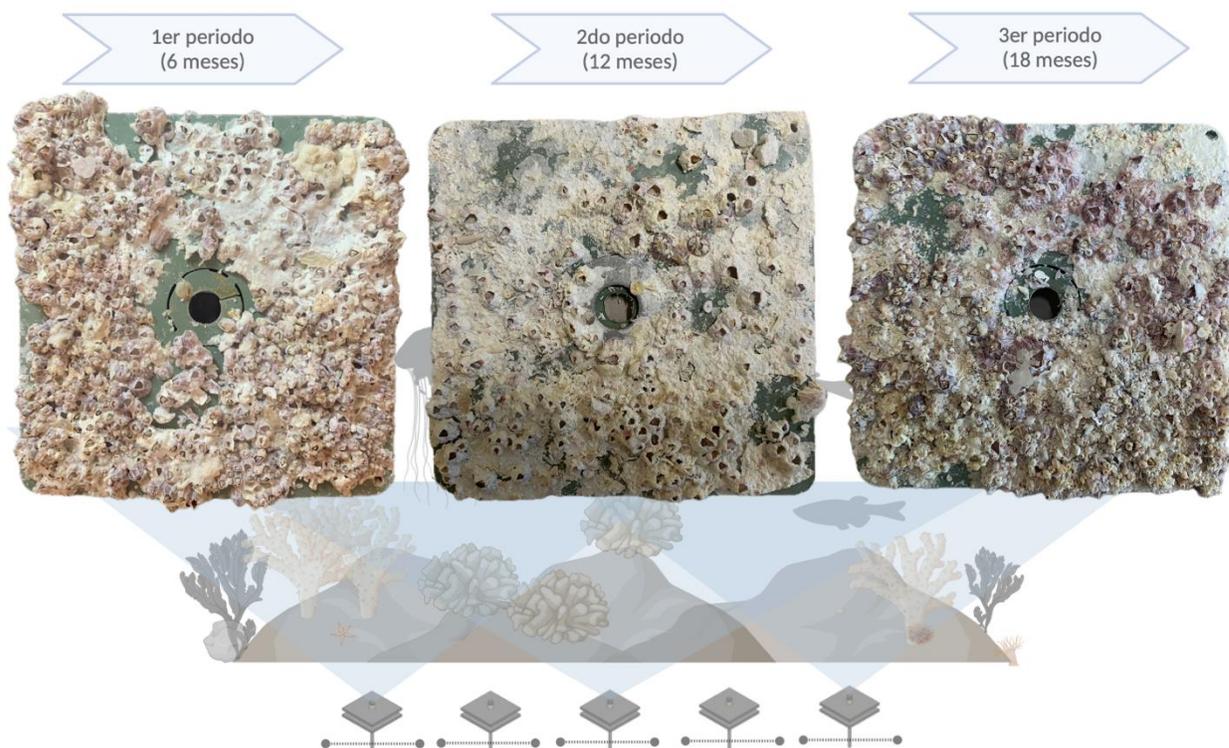
En contraste, posterior a los 6 meses del estudio se observó un aumento en la calcificación de las CCAs, los briozoarios y foraminíferos en superficies expuestas. Sin embargo, solo el aporte de carbonato por parte de las CCAs fue diferente entre periodos ( $H=18.54$ ,  $df=2$ ,  $p<0.001$ ). Lo anterior puede estar relacionado con que, a medida que avanza la sucesión de la comunidad en las unidades experimentales, el espacio libre en el sustrato disminuye, lo que implica que los organismos compitan por espacio y se produzca un sobrecrecimiento de especies entre sí (Jackson, 1977; Mallela, 2013). Sin embargo, a pesar de que la tasa de calcificación y la cobertura (76.7%) por parte de las CCAs aumentó a los 12 meses, principalmente en las superficies expuestas, esta no fue, en proporción, mayor que aquella aportada por balanos a los 6 meses, por lo que se reportó una disminución en la tasa de calcificación neta a los 12 meses del estudio ( $0.97 \pm 0.23 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ).

La diferencia en el aporte de carbonato de los distintos grupos de organismos incrustantes, en superficies expuestas o crípticas puede deberse a la aparente afinidad de los grupos por ciertas condiciones ambientales particulares a escala espacial reducida (Pareja-Ortega et al., 2025). Por ejemplo, la calcificación por parte de las CCAs se relaciona positivamente con los ambientes con una alta exposición a la luz y una baja sedimentación (superficies orientadas hacia arriba; SSE-SIE). Por otro lado, los balanos, poliquetos, briozoarios, foraminíferos y moluscos, presentan una mayor afinidad por hábitats protegidos y con poca exposición a la luz y los sedimentos, pero suficientemente expuestas a corrientes (superficies orientadas hacia abajo; SSC-SIC) (Mallela, 2013; Perry y Hepburn, 2008). Conjuntamente, los grupos de heterótrofos filtradores como los balanos (y algunos moluscos) pueden verse beneficiados por la sedimentación de los ambientes expuestos (Crisp y Bourget, 1985; Jackson, 1977; Mallela, 2013); es así que, el ensamblaje de organismos incrustantes puede variar de acuerdo con los diferentes microhábitats (e.g., expuestos, crípticos), y a su vez, la calcificación en cada microhábitat varía y, además, es dependiente de las condiciones específicas de cada microhábitat (Mallela, 2013). O bien, dicho de otra manera, la producción de carbonato de calcio en los diferentes microhábitats (e.g., expuesto, críptico) está dada por las diferentes configuraciones del ensamblaje de la comunidad de esclerobiontes, que, a su vez, pueden variar significativamente dependiendo de la orientación del sustrato y el impacto de los sedimentos (Alvarado-Rodríguez et al., 2019, 2022; Mallela, 2013; Pareja-Ortega et al., 2025).

En el PNIM, los grupos de esclerobiontes heterótrofos, como los balanos, dominaron en todas las superficies experimentales de las CAUs, con un mayor aporte de carbonato de calcio en las superficies

expuestas, seguido de organismos fotosintéticos (CCAs) en el mismo tipo de superficie. Por otro lado, en las superficies crípticas, los moluscos y briozoarios presentaron un mayor aporte de carbonato (Tabla 4). A pesar de las diferencias en la tasa de calcificación de los grupos en cada superficie, el aporte total de carbonato por parte de los esclerobiontes en las superficies no fue diferente entre sí en ninguno de los periodos (Tabla 8). Esto a pesar de que, la tasa de calcificación en la SSE y SIC varió entre periodos. En relación con lo anterior, Nava et al., (2022) mencionan que, ante los cambios en las condiciones ambientales (e.g., aumentos de temperatura), el ensamblaje y la tasa de calcificación de los esclerobiontes cambia, presentándose un fenómeno que denomina “efecto de compensación”; es decir, la disminución en la tasa de calcificación de algunos grupos puede ser compensada por el aumento o una mayor tasa de calcificación de otros. El efecto de compensación también ha sido observado por Pareja-Ortega et al., (2025) en ecosistemas del Golfo de California y del Pacífico central mexicano, por lo que, aparentemente, es un fenómeno común entre las comunidades de esclerobiontes del Pacífico. En el caso particular del PNIM, la disminución en la tasa de calcificación de algunos grupos (e.g., balanos a los 12 y 18 meses) fue compensada con el aumento de otros grupos (e.g., CCAs a los 12 y 18 meses). Sin embargo, esto no fue sinónimo de que la tasa de calcificación neta fuera estable a lo largo del experimento, ya que, a pesar de que las CCAs aumentaron su tasa de calcificación a los 6 meses, esta no representó la mayor cantidad de carbonato en las CAUs. Esto se debe a que la contribución relativa al carbonato secundario difiere significativamente entre grupos taxonómicos (Orrante-Alcaraz et al., 2023). De igual forma, es necesario considerar que, características como el grosor y la densidad del esqueleto calcáreo son fundamentales para el proceso de acreción arrecifal, por ende, el rápido crecimiento lineal no equivale necesariamente a mayores tasas de calcificación (Mallela, 2013) (Figura 10).

Adicionalmente, los grupos de organismos coloniales como los briozoarios y las CCAs presentan una ventaja competitiva sobre grupos de organismos solitarios como los balanos y los moluscos, esto debido a sus diferentes estrategias de reproducción, ya que algunas especies solitarias se reproducen solo de manera sexual, lo que conlleva un gasto energético mayor y un crecimiento lento, mientras que, las especies con forma de crecimiento colonial presentan otras estrategias de reproducción asexual que son más rápidas en comparación a las estrategias sexuales, como, por ejemplo, la gemación y fisión; de este modo al tener un crecimiento más acelerado, los grupos coloniales sobrecrecen a los otros competidores y dominan el sustrato disponible, en ocasiones obstruyendo completamente sus estructuras e impidiendo que puedan alimentarse, lo que ocasiona el deceso de organismos solitarios (Jackson, 1977; Mallela, 2013). Lo anterior, podría explicar por qué la cobertura de los briozoarios y las CCAs aumentó después de los 6 meses del experimento (40.46%; 40.43%, respectivamente), y, por otro lado, los balanos y moluscos presentaron una tendencia a disminuir su cobertura con el tiempo (8.28%; 3.49%, respectivamente).

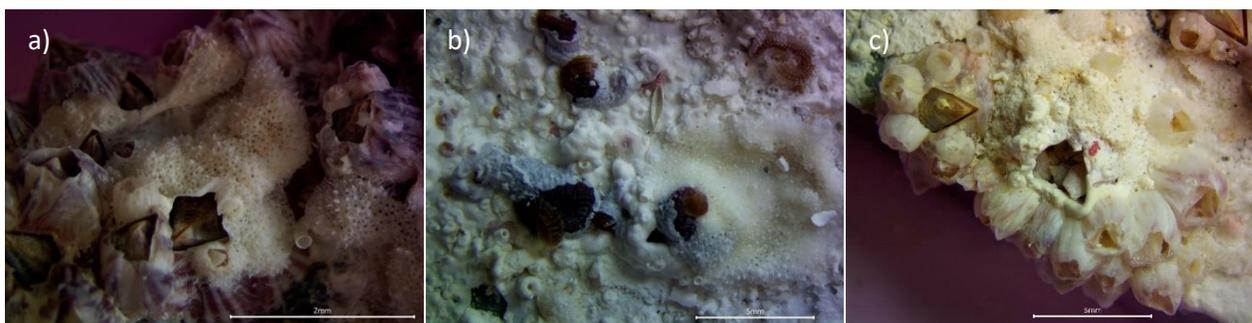


**Figura 10.** Cambios en el ensamblaje de organismos incrustantes en la Superficie Superior Expuesta (SSE) de las CAUs durante los tres periodos de inmersión (6, 12 y 18 meses). Se observa la dominancia por parte de los balanos en las superficies a los 6 meses, y una posterior sustitución en la dominancia por parte de las CCAs (12 meses). En la última fase del experimento se aprecia nuevamente dominancia por parte de los balanos (18 meses) (figuras CAUs modificadas de Vargas-Ángel et al., 2015).

La cobertura de cada grupo incrustante en los diferentes periodos de experimentación es reflejo de los cambios en el ensamblaje de la comunidad de organismos incrustantes a lo largo del estudio, así como el reflejo de diferentes momentos en el proceso de sucesión ecológica (Mallela, 2013; Pareja-Ortega et al., 2025; Perry y Hepburn, 2008). La cobertura global de esclerobiontes en las CAUs estuvo dominada por balanos con un promedio general de  $34.3 \pm 27.3$  %. Sin embargo, la cobertura de balanos disminuyó progresivamente con el tiempo y fueron sustituidos por grupos coloniales como, los briozoarios y las CCAs, cuya cobertura presentó una tendencia a incrementar conforme pasó el tiempo. Esto corresponde con que, los grupos de mayor cobertura sean las CCAs y los briozoarios a los 12 meses de experimentación en las superficies expuestas.

La abundancia (cobertura) por los grupos de organismos incrustantes en el sustrato depende de la forma de crecimiento de los mismos (mayor en formas de crecimiento laminares, que en los tubulares), y sus tasas de crecimiento (más altas en formas coloniales que en solitarias), lo que les permite un constante

crecimiento lateral (e.g., briozoarios > balanos) (Jackson, 1977; Nandakumar et al., 1993). Además, está influenciada por interacciones ecológicas, como la competencia por el espacio, que puede favorecer el crecimiento excesivo o la depredación (El Hedeny et al., 2021; Perry y Hepburn, 2008). Los aspectos biológicos y ecológicos antes mencionados fueron observados en distintas etapas de crecimiento vertical y acreción de carbonato en las CAUs: colonización en etapas tempranas por parte de CCA, briozoarios balanos y poliquetos, competencia por espacio y sobrecrecimiento por parte de CCA's, briozoarios y poliquetos sobre balanos y moluscos; y mortalidad por sobrecrecimiento por parte de briozoarios sobre balanos (Figura 11). Estas dinámicas biológicas y ecológicas podrían explicar por qué los taxones que más contribuyeron a la producción de carbonato (balanos y moluscos) no fueron los que presentaron una mayor cobertura (CCA y briozoarios) en los mismos periodos analizados (Pareja-Ortega et al., 2025).



**Figura 11.** Cambios en el ensamblaje de organismos incrustantes durante distintas etapas de sucesión ecológica en las unidades experimentales en los diferentes periodos de inmersión (6, 12, 18 meses). Sobrecrecimiento de organismos coloniales (briozoarios) sobre solitarios (balanos) durante el primer periodo (a). Competencia por espacio y dominancia de CCA sobre el sustrato en el segundo periodo (b). Durante el último periodo se observó nuevamente un cambio en el ensamblaje, de nuevo con presencia de balanos sobrecreciendo otros organismos (c).

La tasa de calcificación y la configuración del ensamblaje de organismos incrustantes reportados, podría estar relacionado con las condiciones ambientales presentes en la región del Pacífico central mexicano como, por ejemplo, la variabilidad estacional en la transparencia del agua, tasas de sedimentación altas, surgencias estacionales, una alta presión parcial de  $\text{CO}_2$  y la consecuente disminución en el pH del agua, así como, el bajo estado de saturación de carbonatos en el agua resultante, que propician una baja consolidación de arrecifes en la región (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Glynn et al., 2017; Hernández-Zulueta, 2017; Manzello et al., 2008). Otra de las posibles explicaciones a este fenómeno es que la abundancia y la calcificación de organismos cementantes (principalmente las CCAs) es baja en comparación con otras áreas de desarrollo arrecifal. En relación con lo anterior, se ha reportado que el aporte de carbonato secundario para esta región está dado, en su mayoría, por grupos de heterótrofos

incrustantes (Alvarado Rodríguez et al., 2023), principalmente por grupos como, balanos y moluscos, que no contribuyen en los procesos de cementación de la estructura arrecifal y en cambio, presentan mayor aporte a la generación de sedimentos arrecifales (Enochs et al., 2021; Goreau et al., 1979; Mallela, 2013; Mallela y Perry, 2007; Perry y Hepburn, 2008; Stearn, 1977). Autores como, Alvarado-Rodríguez et al., (2022) y Pareja-Ortega et al., (2025) atribuyen estos resultados a la baja transparencia en la columna de agua y menor incidencia de luz relacionado con la alta sedimentación presente en la región, lo que parece beneficiar a organismos heterótrofos como los balanos. Aunado a lo anterior, Alvarado-Rodríguez et al., (2019, 2022) reportan que la mayor calcificación se presentó en superficies expuestas, similar a lo reportado en este estudio. De acuerdo con nuestros resultados, la tasa de calcificación de esclerobiontes alcanzó sus valores máximos a los 6 meses y posteriormente estos disminuyeron a los 12 y 18 meses, atribuido principalmente al aporte de balanos y el clímax en su tasa de crecimiento. Similar a lo reportado por Alvarado-Rodríguez et al., (2022) y Pareja-Ortega et al., (2025) en el Pacífico central mexicano.

Con respecto al efecto de la variación ambiental sobre el ensamblaje de esclerobiontes y su tasa de calcificación resultante, se encontró que, las condiciones ambientales durante el estudio presentaron un aumento en la temperatura superficial del mar de 5°C durante el segundo periodo de inmersión (12 meses), con respecto a la temperatura inicial de 25°C ± 0.9; seguido de una disminución progresiva de la temperatura durante el siguiente periodo (18 meses). Lo anterior, coincidió con los resultados obtenidos de la concentración de Chl-a ( $1.15 \pm 0.9 \text{ mg m}^{-3}$ ) y del coeficiente de atenuación de la luz (Kd-490) ( $0.11 \pm 0.05 \text{ m}^{-1}$ ) en el segundo periodo, los cuales mostraron una disminución en sus valores con respecto al primer periodo (6 meses) (Chl-a,  $4.7 \pm 2.9 \text{ mg m}^{-3}$ ; Kd-490,  $0.44 \pm 0.3 \text{ m}^{-1}$ ). Esto se relaciona con una turbidez baja y una mayor penetración de la luz en el ecosistema, lo que resulta favorecedor para organismos fotosintéticos y sensibles a los sedimentos como las CCAs y briozoarios, lo que coincide con los aportes de carbonato y cobertura observados en nuestros resultados (ver Figuras 5; Figura 7). Lo anterior ha sido observado en estudios previos en el Caribe (Mallela, 2007, 2013) en arrecifes con alta sedimentación y, además coincide con otros estudios que se han realizado en el Pacífico Oriental Tropical, como el de Orrante-Alcaraz et al., (2023), quienes denotan que, durante los fenómenos ambientales de incremento de la temperatura oceánica (como, El Niño-Oscilación del Sur), el crecimiento de los organismos calcificadores puede verse limitado, ya sea por estrés metabólico o el incremento en la bioerosión. Por otro lado, Nava et al., (2022), quienes evaluaron el efecto de El Niño-Oscilación del Sur (ENSO, por sus siglas en inglés) en el ensamblaje de esclerobiontes durante un evento ocurrido entre 2025-2016, señalan que, los factores ambientales, tales como, el rápido incremento de la temperatura superficial del océano causada por fenómenos como El Niño-Oscilación del Sur, puede afectar negativamente a grupos sensibles a cambios de temperatura como las CCAs, las cuales ven disminuido su

metabolismo y calcificación al ser expuestas a temperaturas por encima del óptimo ambiental (26-28 °C). Por otro lado, el incremento de temperatura puede resultar benéfico para grupos como los balanos, que debido a su alta tolerancia a cambios de temperatura, ven aumentado su metabolismo y con ello, presentan un incremento sustancial en su calcificación durante el periodo más cálido. Por lo cual, la disminución en la calcificación de algunos grupos taxonómicos (e.g., CCA, briozoarios y poliquetos) puede ser compensada (efecto de compensación) por otros (e.g., balanos) y de este modo mantener la acreción positiva de esclerobiontes en los ecosistemas arrecifales durante eventos de estrés térmico.

El aumento en el metabolismo, que favorece el crecimiento y producción de carbonato de los organismos calcificadores por condiciones de incremento de temperaturas cálidas, y bajas concentraciones de Chl-a y turbidez, observado por otros autores (Orrante-Alcaraz et al., 2023) en el Pacífico mexicano. Fue observado en las tasas de calcificación obtenidas en el estudio, para briozoarios y CCAs a los 6 meses, sin embargo, esto no fue así para los balanos y moluscos, cuyo aporte de carbonato disminuyó a los 12 meses de exposición de las CAUs. Lo que puede estar relacionado al posible pastoreo de organismos incrustantes por parte de invertebrados y peces (Hermosillo-Nuñez et al., 2015; Jackson, 1977), ya que se ha reportado el aumento en la bioerosión por parte de estos organismos durante periodos de aumento de temperatura relacionado con el fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur (Orrante-Alcaraz et al., 2023) (Figura 12).



**Figura 12.** Evidencia de desprendimiento de organismos y sobrecrecimiento de organismos incrustantes en Superficie Superior Expuesta (SSE) el segundo periodo de inmersión (12 meses) de las CAUs. Círculos rojos indican sitios de desprendimiento.

A través de la cuantificación de las tasas de calcificación y la estimación de la cobertura de los grupos incrustantes, se han identificado algunas de las preferencias específicas de cada grupo taxonómico por ciertas condiciones del sustrato, lo que permite, a su vez, identificar los posibles patrones de calcificación a lo largo del tiempo. Sin embargo, es importante señalar que las contribuciones de los esclerobiontes a la formación y mantenimiento de la estructura arrecifal a nivel de grupo taxonómico han sido poco documentadas, con un enfoque predominante en las CCAs, en arrecifes con condiciones “óptimas”, a diferencia de las presentadas en este estudio en arrecifes marginales, lo que brinda una visión de cómo se desempeñan los organismos incrustantes en ambientes altamente sedimentados.

Basándonos en estudios ecológicos previos sobre las interacciones biológicas de los esclerobiontes, los cuales se han centrado principalmente en las etapas de sucesión y en los factores ambientales (e.g., disponibilidad de luz y turbulencia del agua) que influyen en la distribución y morfología de las especies (Alvarado Rodríguez et al., 2023; Alvarado-Rodríguez et al., 2019; Mallela, 2007, 2013; Orrante-Alcaraz et al., 2023; Pareja-Ortega et al., 2025) sugerimos que las investigaciones futuras evalúen no solo la dinámica de la colonización y el crecimiento de estos organismos, sino también su impacto en la estabilidad estructural (e.g., su función como cementantes, no cementantes) y funcionalidad de los ecosistemas arrecifales. Esto permitiría una comprensión más integral de su papel en la producción de carbonato y en la resiliencia de los arrecifes ante el cambio ambiental. Asimismo, sugerimos que, cuando el objetivo sea identificar interacciones y fases en la sucesión temprana en el ambiente arrecifal, se considere la disminución en el tiempo de exposición de las CAUs a un (1) año, con periodos de recambio de sustratos constantes (e.g., cada 6 meses) (e.g., Orrante-Alcaraz et al., 2023) para evitar posible pérdida de carbonato por pastoreo y/o fenómenos ambientales que conlleven a posibles sobre estimaciones.

## Capítulo 5. Conclusiones

---

La evaluación del aporte de  $\text{CaCO}_3$  por parte de organismos incrustantes mediante el uso de unidades de acreción arrecifal (CAUs) durante tres periodos de inmersión (6, 12 y 18 meses) en el PNIM, permitió identificar claramente el comportamiento ecológico y las preferencias ambientales específicas de cada grupo incrustante que delimitan su distribución en el ecosistema arrecifal. Así bien, al obtener la tasa de calcificación de manera particular para cada grupo de esclerobiontes (CCA, briozoarios, balanos, moluscos, poliquetos y foraminíferos), permitió conocer el aporte de carbonato, y el papel que estos desempeñan en la consolidación del ecosistema arrecifal. En ambientes altamente sedimentados con poca penetración de la luz, como en el caso del PNIM, se observa una clara dominancia de organismos heterótrofos filtradores, principalmente balanos y moluscos; lo que aunado a condiciones como, surgencias estacionales, alta presión parcial de  $\text{CO}_2$ , bajo pH del agua, y bajo estado de saturación de carbonatos en el agua, propician un ambiente de baja consolidación arrecifal en comparación con lo reportado en arrecifes del Caribe mexicano que presentan mayor aporte por parte de CCAs, las cuales desempeñan un papel importante como cementadores en toda la estructura arrecifal.

La cuantificación de la producción de carbonato a nivel de superficies (expuestas, crípticas), permitió identificar la distribución del carbonato producido por los esclerobiontes en la estructura arrecifal del PNIM. Como resultado se obtuvo, una mayor calcificación neta en las superficies expuestas en comparación con las superficies crípticas a lo largo del estudio, lo que se relacionó con la alta calcificación de los balanos que presentaron una aparente afinidad por ambientes expuestos a la sedimentación. También, se presentó un aporte considerable de material calcáreo por parte de CCAs en superficies expuestas en algunos periodos del experimento. Por otro lado, las superficies crípticas estuvieron dominadas por grupos como briozoarios, poliquetos y moluscos, dada su afinidad por ambientes pocos sedimentados y de baja exposición, con un bajo aporte de carbonato. De este modo, el ensamblaje de organismos incrustantes en zonas expuestas estuvo predominado por organismos dependientes de la luz como las CCAs, en etapas tardías del experimento. Mientras que, los organismos que prefieren ambientes protegidos de oleaje y sedimentación, como los briozoarios, poliquetos y moluscos predominaron en zonas crípticas. Sin embargo, los organismos heterótrofos filtradores como los balanos también predominaron ambientes expuestos a la luz y sedimentos.

La aproximación utilizada en este estudio nos permitió observar las distintas etapas de sucesión y colonización de organismos incrustantes en el ecosistema arrecifal, de este modo, se identificó la

dominancia de los balanos durante la primera etapa de asentamiento en las superficies experimentales, seguido de, un sobrecrecimiento de organismos coloniales (briozoarios) sobre solitarios (balanos), y la subsecuente competencia por espacio y dominancia de CCAs sobre el sustrato en las etapas finales del experimento.

Existen pocos estudios acerca del aporte de carbonato de los grupos incrustantes en los ecosistemas arrecifales, en los cuales se toman en cuenta solamente ciertos grupos (e.g., CCAs, briozoarios, foraminíferos). Y son aún más limitados los reportes que toman en cuenta la función de los distintos grupos en el ecosistema arrecifal (e.g., cementantes, no cementantes) (e.g., Pareja-Ortega et al., 2025). Por lo que este trabajo permite un acercamiento inicial al estudio de la funcionalidad de los organismos incrustantes en el ecosistema arrecifal.

## Literatura citada

- Alvarado Rodríguez, J. F., Héctor Nava, Rafael A. Cabral-Tena, C. Orión Norzagaray-López, & Luis E. Calderon-Aguilera. (2023). Contribution of heterotrophs to secondary calcification in marginal reefs of the Mexican Pacific. *Hidrobiológica*, 33(2), 169–178. <https://doi.org/10.24275/UVOS4166>
- Alvarado-Rodríguez, J. F., Calderon-Aguilera, L. E., Cabral-Tena, R. A., Norzagaray-López, C. O., Nava, H., Peiffer, L., & Fernández-Aldecoa, R. G. (2022). High sclerobiont calcification in marginal reefs of the eastern tropical Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 557, 151800, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2022.151800>
- Alvarado-Rodríguez, J. F., Nava, H., & 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*, 99(7), 1495–1505. <https://doi.org/10.1017/S0025315419000638>
- Bastos, A. C., Moura, R. L., Moraes, F. C., Vieira, L. S., Braga, J. C., Ramalho, L. V., Amado-Filho, G. M., Magdalena, U. R., & Webster, J. M. (2018). Bryozoans are Major Modern Builders of South Atlantic Oddly Shaped Reefs. *Scientific Reports*, 8(1), 9638, 1-11. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27961-6>
- Beijbom, O., Edmunds, P. J., Roelfsema, C., Smith, J., Kline, D. I., Neal, B. P., Dunlap, M. J., Moriarty, V., Fan, T.-Y., Tan, C.-J., Chan, S., Treibitz, T., Gamst, A., Mitchell, B. G., & Kriegman, D. (2015). Towards Automated Annotation of Benthic Survey Images: Variability of Human Experts and Operational Modes of Automation. *PLOS ONE*, 10(7), e0130312. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130312>
- Björk, M., Mohammed, S. M., Björklund, M., & Semesi, A. (1995). Coralline Algae, Important Coral-reef Builders Threatened by Pollution. *Ambio*, 24(7–8), 502–505. <http://www.jstor.org/stable/4314397>
- Carriquiry, J. D., & Reyes-Bonilla, H. (1997). Community structure and geographic distribution of the coral reefs of nayarit, mexican pacific. *Ciencias Marinas*, 23(2), 77–96. <https://doi.org/10.7773/cm.v23i2.793>
- Choi, D. R. (1984). Ecological succession of reef cavity-dwellers (coelobites) in coral rubble. *Bulletin of Marine Science*, 35(1), 72–79. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/1984/00000035/00000001/art00007>
- Comisión nacional De Áreas naturales Protegidas (CONANP). (2007). Programa de Conservación y Manejo Parque Nacional Islas Marietas. En *Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales* (p. 155). [https://www.conanp.gob.mx/que\\_hacemos/pdf/programas\\_manejo/marietas.pdf](https://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/pdf/programas_manejo/marietas.pdf)
- Cornejo-Ortega, J. L., & Chávez-Dagostino, R. M. (2014). La huella de carbono de la observación de ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en las islas Marietas, Nayarit, México. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 30(1), 121–130. [https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S0188-49992014000100011&script=sci\\_arttext](https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S0188-49992014000100011&script=sci_arttext)
- Cosain-Díaz, J. A., Tortolero-Langarica, J. de J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Bautista-Guerrero, E., Antuna-Roman, D. M., Salazar-Silva, P., & Cupul-Magaña, A. L. (2021). Bioerosión interna en

corales masivos asociados a las comunidades arrecifales del Pacífico nororiental tropical: Efecto de factores intrínsecos y extrínsecos. *Ciencias Marinas*, 47(1). <https://doi.org/10.7773/cm.v47i1.3047>

- Crisp, D. J., & Bourget, E. (1985). *Growth in Barnacles* (pp. 199–244). [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60052-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60052-8)
- Cupul-Magaña, A., Aranda-Mena, O. S., Medina-Rosas, P., & Vizcaíno-ochoa, V. (2000). Comunidades coralinas de las islas Marietas, Bahía de Banderas. *Jalisco-Nayarit, México. Mexicoa*, 1, 15–22. <https://www.researchgate.net/publication/297711560> Comunidades coralinas de las islas Marietas Bahía de Banderas
- De La Lanza E., G., & Cáceres, C. (1994). *Lagunas costeras y el litoral mexicano*. Universidad Autónoma de Baja California Sur. <http://etzna.uacam.mx/epomex/redmanejo/pdf/biblioteca/Alvarez-Arellano%20A.%20D.y%20%20J.%20Gaitn%20Morn.pdf>
- El Hedeny, M., Rashwan, M., Richiano, S., Al Farraj, S., & Al Basher, G. (2021). Epi- and endobiont faunal communities on an Egyptian Mediterranean rocky shore: species composition and their competition for space. *Journal of Oceanology and Limnology*, 39(1), 198–207. <https://doi.org/10.1007/s00343-020-9281-8>
- 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., & Aronson, R. B. (2021). Upwelling and the persistence of coral-reef frameworks in the eastern tropical Pacific. *Ecological Monographs*, 91(4). <https://doi.org/10.1002/ecm.1482>
- Fagerstrom, J. A. (1991). Reef-building guilds and a checklist for determining guild membership. *Coral Reefs*, 10(1), 47–52. <https://doi.org/10.1007/BF00301908>
- Field, S. N., Glassom, D., & 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), 279–289. <https://doi.org/10.1007/s00338-006-0191-9>
- Glynn, P. W., Alvarado, J. J., Banks, S., Cortés, J., Feingold, J. S., Jiménez, C., Maragos, J. E., Martínez, P., Maté, J. L., Moanga, D. A., Navarrete, S., Reyes-Bonilla, H., Riegl, B., Rivera, F., Vargas-Ángel, B., Wieters, E. A., & Zapata, F. A. (2017). *Eastern Pacific Coral Reef Provinces, Coral Community Structure and Composition: An Overview* (pp. 107–176). [https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4\\_5](https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4_5)
- Goreau, T. F., Goreau, N. I., & Goreau, T. J. (1979). Corals and Coral Reefs. *Scientific American*, 241(2), 124–137. <http://www.jstor.org/stable/24965267>
- Hermosillo-Nuñez, B., Rodríguez-Zaragoza, F., Ortiz, M., Galván-Villa, C., Cupul-Magaña, A., & Ríos-Jara, E. (2015). Effect of habitat structure on the most frequent echinoderm species inhabiting coral reef communities at Isla Isabel National Park (Mexico). *Community Ecology*, 16(1), 125–134. <https://doi.org/10.1556/168.2015.16.1.14>
- Hernández-Zulueta, J., Rodríguez-Zaragoza, F. A., Araya, R., Vargas-Ponte, O., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L., Díaz-Pérez, L., Ríos-Jara, E., & Ortiz, M. (2017). Multi-scale analysis of hermatypic coral assemblages at Mexican central Pacific. *Scientia Marina*, 81, 91–102. <http://dx.doi.org/10.3989/scimar.04371.12A>

- Jackson, J. B. C. (1977). Competition on Marine Hard Substrata: The Adaptive Significance of Solitary and Colonial Strategies. *The American Naturalist*, 111(980), 743–767. <https://doi.org/10.1086/283203>
- Johnson, M. D., Price, N. N., & 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*, 13(7), 1436–1446. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13867>
- 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., & Luna-Salguero, B. M. (2012). Coral communities and reefs from Guerrero, Southern Mexican Pacific. *Marine Ecology*, 33(4), 407–416. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00505.x>
- López-Sandoval, D., Lara-Lara, J., Lavín, M., Álvarez-Borrego, S., & Gaxiola-Castro, G. (2009). Primary productivity observations in the eastern tropical Pacific off Cabo Corrientes, Mexico. *Ciencias Marinas*, 35(2), 169–182. <https://doi.org/10.7773/cm.v35i2.1530>
- 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), 775–785. <https://doi.org/10.1007/s00338-007-0260-8>
- Mallela, J. (2013). Calcification by Reef-Building Sclerobionts. *PLoS ONE*, 8(3), e60010. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060010>
- Mallela, J., & Perry, C. T. (2007). Calcium carbonate budgets for two coral reefs affected by different terrestrial runoff regimes, Rio Bueno, Jamaica. *Coral Reefs*, 26(1), 129–145. <https://doi.org/10.1007/s00338-006-0169-7>
- Manzello, D. P., Kleypas, J. A., Budd, D. A., Eakin, C. M., Glynn, P. W., & 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*, 105(30), 10450–10455. <https://doi.org/10.1073/pnas.0712167105>
- Moberg, F., & Folke, C. (1999). Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, 29(2), 215–233. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00009-9](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00009-9)
- Nandakumar, K., Tanaka, M., & Kikuchi, T. (1993). Interspecific competition among fouling organisms in Tomioka Bay, Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 94, 43–50. <https://doi.org/10.3354/meps094043>
- Nava, H., Alvarado-Rodríguez, J. F., Cárdenas-Alvarado, M. Á., Magaña-Sánchez, I., & 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*, 169(8), 106. <https://doi.org/10.1007/s00227-022-04083-2>
- Orrante-Alcaraz, J. M., Carballo, J. L., & Yáñez, B. (2023). Seasonal net calcification by secondary calcifiers in coral reefs of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Marine Biology*, 170(2), 16. <https://doi.org/10.1007/s00227-022-04158-0>
- Pantoja, D., Marinone, S., Parés-Sierra, A., & Gómez-Valdivia, F. (2012). Numerical modeling of seasonal and mesoscale hydrography and circulation in the Mexican Central Pacific. *Ciencias Marinas*, 38(2), 363–379. <https://doi.org/10.7773/cm.v38i2.2007>

- Pareja-Ortega, S., Cabral-Tena, R. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Álvarez-Filip, L., Calderon-Aguilera, L. E., Avilés-Chávez, J. A., Negrete-Aranda, R., & Cupul-Magaña, A. L. (2025). The Roles of Secondary Calcifiers in Reef Construction and Maintenance in Coral and Rocky Reefs of the Mexican Pacific. *Marine Ecology*, 46(2). <https://doi.org/10.1111/maec.70015>
- Pennington, J. T., Mahoney, K. L., Kuwahara, V. S., Kolber, D. D., Calienes, R., & Chavez, F. P. (2006). Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2–4), 285–317. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.012>
- Perry, C. T., & 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), 106–144. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2007.08.006>
- Price, N. N., Martz, T. R., Brainard, R. E., & Smith, J. E. (2012). Diel Variability in Seawater pH Relates to Calcification and Benthic Community Structure on Coral Reefs. *PLoS ONE*, 7(8), e43843. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043843>
- Reyes-Bonilla, H. (2003). Coral reefs of the Pacific coast of México. In *Latin American Coral Reefs* (pp. 331–349). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-044451388-5/50015-1>
- Scheirer, C. J., Ray, W. S., & Hare, N. (1976). The Analysis of Ranked Data Derived from Completely Randomized Factorial Designs. *Biometrics*, 32(2), 429. <https://doi.org/10.2307/2529511>
- Scoffin, T. P. (1992). Taphonomy of coral reefs: a review. *Coral Reefs*, 11(2), 57–77. <https://doi.org/10.1007/BF00357423>
- Sheppard, C. R. C., Davy, S. K., & Pilling, G. M. (2010). *The Biology of Coral Reefs*. Oxford University Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/gi.1262>
- Stearn, C. W. , S. T. P. , & M. W. (1977). Calcium carbonate budget of a fringing reef on the West Coast of BarbadosPart I—zonation and productivity. *Bulletin of Marine Science*, 27(3), 479–510. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/1977/00000027/00000003/art00008#>
- Taylor, P. D. (2005). Bryozoans and palaeoenvironmental interpretation. *Journal of The Palaeontological Society of India*, 50, 1–11. <https://doi.org/https://doi.org/10.1177/0971102320050201>
- Taylor, P. D., & Wilson, M. A. (2003). Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth-Science Reviews*, 62(1–2), 1–103. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(02\)00131-9](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(02)00131-9)
- Teichert, S., Steinbauer, M., & Kiessling, W. (2020). A possible link between coral reef success, crustose coralline algae and the evolution of herbivory. *Scientific Reports*, 10(1), 17748. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73900-9>
- Vargas-Ángel, B., Richards, C. L., Vroom, P. S., Price, N. N., Schils, T., Young, C. W., Smith, J., Johnson, M. D., & Brainard, R. E. (2015). Baseline Assessment of Net Calcium Carbonate Accretion Rates on U.S. Pacific Reefs. *PLOS ONE*, 10(12), e0142196. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142196>

## Anexos

**Tabla 8.** Resultados de prueba Scheirer-Ray-Hare (comparación de medianas) entre los factores superficie y periodo y la tasa de calcificación de esclerobiontes en Islas Marietas.

Efectos para TC	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Valor H	Valor P	
Superficie	3	614.7	2.0155	0.56919	
Periodo	2	6019.9	19.7374	0.00005	***
Superficie:Periodo	6	3371.2	11.0530	0.08675	
Residuales	48	7989.2			

Diferencias significativas se indican con:  $\approx 0$  (\*\*\*),  $\approx 0.001$  (\*\*) y  $\approx 0.01$  (\*)

**Tabla 9.** Resultados de prueba Kruskal-Wallis (comparación de medianas) para comparar el efecto del periodo (6, 12 y 18 meses) en la tasa de calcificación de esclerobiontes en Islas Marietas.

Factor	Chi-square	df	Valor p	
Periodo	19.737	2	<0.001	**

Diferencias significativas se indican con:  $\approx 0$  (\*\*\*),  $\approx 0.001$  (\*\*) y  $\approx 0.01$  (\*)

**Tabla 10.** Resultados de prueba Kruskal-Wallis (comparación de medianas) para comparar el efecto de la superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Críptica, SIC=Superficie Inferior Críptica, SIE=Superficie Inferior Expuesta) en la tasa de calcificación de esclerobiontes en Islas Marietas.

Factor	Chi-square	df	Valor p
Superficie	2.0155	3	0.5692

Diferencias significativas se indican con:  $\approx 0$  (\*\*\*),  $\approx 0.001$  (\*\*) y  $\approx 0.01$  (\*)

**Tabla 11.** Resultados de prueba Dunn (comparación por pares de medianas) de la tasa de calcificación de esclerobiontes por periodos (6, 12 y 18 meses) en Islas Marietas.

Periodo	Valor Z	Valor p	Valor p ajustado	
12 - 18	-0.9325182	$3.510688 \times 10^{-01}$	1	
12 - 6	-4.2280193	$2.357575 \times 10^{-05}$	<0.001	**
18 - 6	-3.2955012	$9.824630 \times 10^{-04}$	0.002	*

Diferencias significativas se indican con:  $\approx 0$  (\*\*\*),  $\approx 0.001$  (\*\*) y  $\approx 0.01$  (\*)

**Tabla 12.** Resultados de prueba Scheirer-Ray-Hare (comparación de medianas) entre los factores función y periodo y la tasa de calcificación de esclerobiontes en Islas Marietas.

Efectos para TC	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Valor H	Valor P	
Función	1	82478	68.163	<0.001	***
Periodo	2	765	0.632	0.60782	
Función:Periodo	2	13951	11.530	0.00074	***
Residuales	114	46796			

Diferencias significativas se indican con:  $\approx 0$  (\*\*\*),  $\approx 0.001$  (\*\*) y  $\approx 0.01$  (\*)

**Tabla 13.** Resultados de prueba Dunn (comparación por pares de medianas) de la tasa de calcificación de esclerobiontes por función (i.e. cementantes, no cementantes) en Islas Marietas.

Periodo	Valor Z	Valor p	Valor p ajustado	
C - NC	-7.138149	<0.001	<0.001	***

Diferencias significativas se indican con:  $\approx 0$  (\*\*\*),  $\approx 0.001$  (\*\*) y  $\approx 0.01$  (\*)

**Tabla 14.** Resultados de prueba Scheirer-Ray-Hare (comparación de medianas) entre los factores superficie y periodo y la tasa de calcificación de los grupos de esclerobiontes en Islas Marietas.

Grupo	Factor	Scheirer Ray Hare					
		Grados de libertad	Suma de cuadrados	Valor H	Valor P		
<b>Balanos</b>	Periodo	2	7825.6	25.6677	<0.001	***	
	Superficie	3	211.0	0.6918	0.87513		
	Periodo:Superficie	6	2894.8	9.4911	0.14778		
	Residuales	48	7063.6				
<b>Briozoarios</b>	Periodo	2	24.7	0.0810	0.96032		
	Superficie	3	457.3	1.4992	0.68245		
	Periodo:Superficie	6	8512.6	27.9103	0.0010		**
	Residuales	48	9000.4				
<b>Moluscos</b>	Periodo	2	543.7	1.7826	0.41012		
	Superficie	3	1126.2	3.6925	0.29665		
	Periodo:Superficie	6	2742.7	8.9925	0.17400		
	Residuales	48	13582.4				
<b>CCA</b>	Periodo	2	5665.7	18.541	<0.001	***	
	Superficie	3	3310.1	10.853	0.0125548		*
	Periodo:Superficie	6	3141.0	10.299	0.112622		
	Residuales	48	5888.7				
<b>Foraminíferos</b>	Periodo	2	678.9	2.2286	0.32814		
	Superficie	3	545.8	1.7918	0.61672		
	Periodo:Superficie	6	6288.7	20.6438	0.00213		**
	Residuales	48	10459.6				
<b>Poliquetos</b>	Periodo	2	1951.3	6.3877	0.040809		
	Superficie	3	4015.5	13.1657	0.004292		**
	Periodo:Superficie	6	2761.8	9.0550	0.170510		
	Residuales	48	9266.4				

Diferencias significativas se indican con:  $\approx 0$  (\*\*\*),  $\approx 0.001$  (\*\*) y  $\approx 0.01$  (\*)

**Tabla 15.** Resultados de prueba Scheirer-Ray-Hare (comparación de medianas) entre los factores superficie y periodo y la cobertura de los grupos de esclerobiontes en Islas Marietas.

Grupo	Factor	Scheirer Ray Hare				
		Grados de libertad	Suma de cuadrados	Valor H	Valor P	
<b>Balanos</b>	Periodo	2	10996.9	36.060	<0.001	**
	Superficie	3	610.1	2.001	0.57228	
	Periodo:Superficie	6	1204.9	3.951	0.68330	
	Residuales	48	5180.6			
<b>Briozoarios</b>	Periodo	2	5587.2	18.3208	<0.001	**
	Superficie	3	1234.9	4.0492	0.256201	
	Periodo:Superficie	6	4038.4	13.2422	0.039348	*
	Residuales	48	7132.5			
<b>Moluscos</b>	Periodo	2	1694.7	6.1133	0.047046	*
	Superficie	3	2650.2	9.5599	0.022703	*
	Periodo:Superficie	6	2438.0	8.7944	0.185478	
	Residuales	48	9573.1			
<b>CCA</b>	Periodo	2	3045.7	9.9878	0.00678	**
	Superficie	3	968.4	3.1757	0.36532	
	Periodo:Superficie	6	7143.7	23.4266	<0.001	**
	Residuales	48	6833.7			
<b>Foraminíferos</b>	Periodo	2	27.1	0.3867	0.82420	
	Superficie	3	166.2	2.3714	0.49898	
	Periodo:Superficie	6	333.7	4.7614	0.57476	
	Residuales	48	3608.0			
<b>Poliquetos</b>	Periodo	2	782.8	2.6263	0.26897	
	Superficie	3	4466.4	14.9849	0.00183	**
	Periodo:Superficie	6	1190.9	3.9955	0.67728	
	Residuales	48	11145.4			

Diferencias significativas se indican con:  $\approx 0$  (\*\*\*) ,  $\approx 0.001$  (\*\*) y  $\approx 0.01$  (\*)

**Tabla 16.** Resultados de prueba ANOVA (comparación de medias) entre los factores función y periodo y la cobertura de esclerobiontes en Islas Marietas.

Efectos para TC	Grados de libertad	Suma de cuadrados	MS	Valor F	Valor P	
<b>Periodo</b>	2	0	0	0.00	1	
<b>Función</b>	1	1699	1699	3.438	0.0646	
<b>Periodo:Función</b>	2	24881	12441	25.173	<0.001	***
<b>Residuales</b>	354	174948	494			

Diferencias significativas se indican con:  $\approx 0$  (\*\*\*) ,  $\approx 0.001$  (\*\*) y  $\approx 0.01$  (\*)

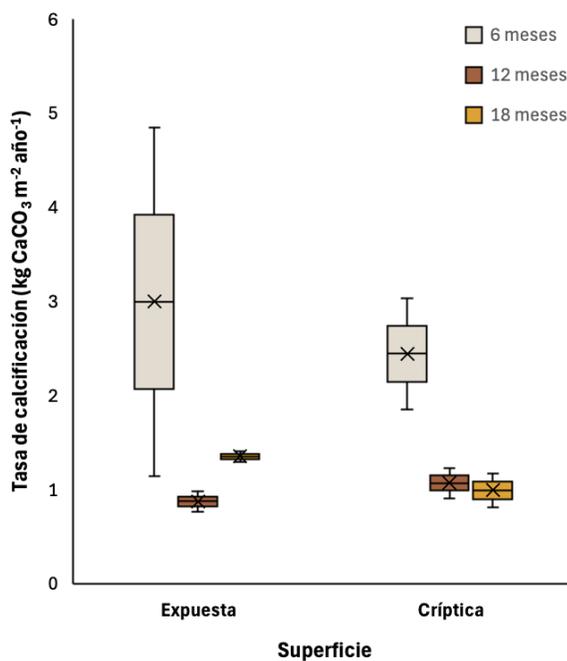
**Tabla 17.** Resultados de prueba post hoc Tukey HSD para comparaciones múltiples, de la cobertura de esclerobiontes por función (i.e. cementantes, no cementantes) y periodo (6, 12 y 18 meses) en Islas Marietas.

(I-J) Efectos	Diferencia de medias (I-J)	Sig.	Intervalo de confianza al 95%	
			Límite inferior	Límite superior
<b>12:C-6C</b>	14.370979	0.0007592	4.2991488	24.442808
<b>18:C-6:C</b>	7.968950	0.2104232	-2.1028801	18.040779
<b>6:NC-6:C</b>	26.948248	0.0000000	14.6128258	39.283669
<b>12:NC-6:C</b>	-1.793709	0.9983875	-14.1291312	10.541712
<b>18:NC-6:C</b>	11.010348	0.1107201	-1.3250733	23.345770
<b>18:C-12:C</b>	-6.402029	0.4532952	-16.4738586	3.669801
<b>6:NC-12:C</b>	12.577269	0.0427249	0.2418473	24.912691
<b>12:NC-12:C</b>	-16.164688	0.0027651	-28.5001097	-3.829266
<b>18:NC-12:C</b>	-3.360630	0.9706722	-15.6960519	8.974792
<b>6:NC-18:C</b>	18.979298	0.0001993	6.6439762	31.314720
<b>12:NC-18:C</b>	-9.762659	0.2101535	-22.0980808	2.572763
<b>18:NC-18:C</b>	3.041399	0.9811016	-9.2949229	15.376821
<b>12:NC-6:NC</b>	-28.741957	0.0000002	-42.9856752	-14.498239
<b>18:NC-6:NC</b>	-15.937899	0.0182301	-30.1816174	-1.694181
<b>18:NC-12:NC</b>	12.804058	0.1059789	-1.4396603	27.047776

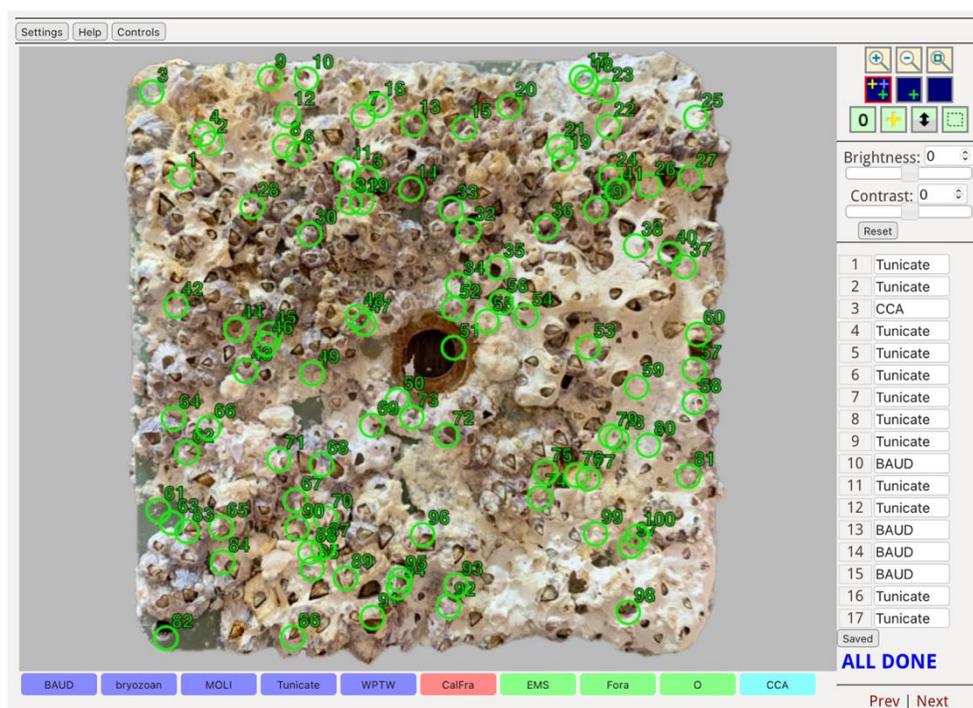
Diferencias significativas se indican con:  $\approx 0$  (\*\*\*) ,  $\approx 0.001$  (\*\*) y  $\approx 0.01$  (\*)

**Tabla 18.** Tasa de calcificación ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) en superficies expuestas y crípticas en los periodos (6, 12 y 18 meses) de inmersión de las CAU's en Islas Marietas.

Superficie	Periodo (mes)	Tasa de calcificación ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ )
		Islas Marietas
<b>Expuesta</b>	6	2.99±2.62
	12	0.87±0.15
	18	1.34±0.08
<b>Críptica</b>	6	2.44±0.84
	12	1.07±0.23
	18	0.99±0.25



**Figura 13.** Tasa de calcificación (kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>) en superficies expuestas y crípticas en los periodos (6, 12 y 18 meses) de inmersión de las CAUs en Islas Marietas.



**Figura 14.** Representación de superposición de puntos para determinar el porcentaje (%) de cobertura de cada grupo taxonómico (balanos briozoarios, moluscos, CCA, foraminíferos, poliquetos), mediante el uso del recurso web CoralNet.