

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**



**Doctorado en Ciencias
en Ecología Marina**

**Funcionalidad geoecológica de arrecifes del Pacífico mexicano:
Estado del balance de CaCO_3 para dos arrecifes en el Pacífico
mexicano**

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

Presenta:

Sandra Pareja Ortega

Ensenada, Baja California, México
2025

Tesis defendida por
Sandra Pareja Ortega

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Director de tesis

Dr. Lorenzo Álvarez Filip

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera

Dra. Raquel Negrete Aranda



Dr. 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 **Sandra Pareja Ortega** como requisito parcial para la obtención del grado de Doctora en Ciencias en Ecología Marina

Funcionalidad geoecológica de arrecifes del Pacífico mexicano: Estado del balance de CaCO_3 para dos arrecifes en el Pacífico mexicano

Resumen aprobado por:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Director de tesis

Las funciones geo-ecológicas de un arrecife incluyen la capacidad de acumular y construir verticalmente una estructura tridimensional compleja, que promueva la conservación de la biodiversidad, el mantenimiento de la biomasa de peces y la protección costera. El estado de estas funciones es evaluado mediante la cuantificación del balance de CaCO_3 , el cual involucra, tanto los procesos de construcción arrecifal (calcificación) como los procesos de remoción (erosión). Con el objetivo de aportar conocimiento sobre el estado actual del balance de CaCO_3 y de la funcionalidad desde una perspectiva geo-ecológica de arrecifes del Pacífico mexicano (1) se realizó una amplia búsqueda de información sobre los estudios relacionados con el balance de carbonatos en sistemas arrecifales del Pacífico Oriental Tropical (POT), (2) se cuantificó la tasa producción de CaCO_3 por los calcificadores secundarios y (3) se estimó el presupuesto neto de CaCO_3 para arrecifes de Isla Espíritu Santo (IES), Islas Marietas (IM) y Yelapa (Yel), Pacífico mexicano. Se identificaron pocos estudios con estimaciones de las tasas de bioerosión de diferentes taxones, lo que limita las estimaciones de los balances netos de carbonatos en todo el POT. La tasa de calcificación promedio de los calcificadores secundarios fue mayor en IM ($1.85 \pm 0.94 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) seguido por IES ($1.01 \pm 0.57 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) y Yel ($1.04 \pm 0.43 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$). Los calcificadores secundarios que mayormente contribuyen a la formación y mantenimiento de la estructura arrecifal fueron responsables del 13.3% y 28.7% del carbonato producido en Yelapa e IES respectivamente. Los balances netos de carbonatos fueron de $10.06 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en IM, seguido por IES con $8.95 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, lo que indica que estos arrecifes se encuentran en estado de acreción, es decir, los procesos de producción de CaCO_3 son mayores a los procesos de bioerosión. Con esto, se determinó que la funcionalidad geo-ecológica de los arrecifes coralinos de IES e IM se conservan al momento de la toma de datos y con ello, los servicios ecosistémicos que brindan a la sociedad (e.g. recurso pesquero, provisión de alimentos y protección costera). Mientras que, Yelapa presentó un presupuesto neto de carbonatos negativo con $-0.7 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, debido a una escasa producción de carbonatos primarios que no hace frente a los procesos de erosión. Esta comunidad coralina no construye arrecife debido a la ausencia de corales del género *Pocillopora* y una reducida contribución de organismos cementantes. Las funciones geo-ecológica aquí no se identifican, aunque se sugiere que puede ser un productor de sedimentos, pero se requieren estudios sobre este componente.

Palabras clave: calcificación, esclerobiontes, bioerosión, estructura física

Abstract of the thesis presented by **Sandra Pareja Ortega** as a partial requirement to obtain the Doctor of Science degree in Marine Ecology

Geoecological functionality of reefs in the Mexican Pacific: State of the CaCO₃ budget for two reefs in the Mexican Pacific

Abstract approved by:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Thesis Director

The geo-ecological functions of a reef include the capacity to accumulate and vertically build a complex three-dimensional structure that promotes biodiversity conservation, fish biomass maintenance, and coastal protection. The status of these functions is assessed by quantifying the CaCO₃ budget, which involves both reef building (calcification) and removal (erosion) processes. In order to contribute knowledge about the current state of the CaCO₃ budget and functionality from a geo-ecological perspective of reefs in the Mexican Pacific (1), a broad search for information on studies related to carbonate budget in reef systems of the Eastern Tropical Pacific (ETP) was carried out, (2) the rate of CaCO₃ production by secondary calcifiers was quantified, and (3) the net CaCO₃ budget for the reefs Espiritu Santo Island (IES), Marietas Islands (IM), and Yelapa (Yel), Mexican Pacific, was estimated. Few studies were identified with estimated bioerosion rates for different taxa, limiting estimates of net carbonate balances across the ETP. The average calcification rate of secondary calcifiers was highest at IM ($1.85 \pm 0.94 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$), followed by IES ($1.01 \pm 0.57 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$), and Yel ($1.04 \pm 0.43 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$). The secondary calcifiers that contribute most to the formation and maintenance of reef structure were responsible for 13.3% and 28.7% of the carbonate produced at Yelapa and IES, respectively. The net carbonate budgets were $10.06 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ in IM, followed by IES with $8.95 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, indicating that these reefs are in a state of accretion, meaning that CaCO₃ production processes greater than bioerosion processes. With this, it was determined that the geo-ecological functionality of the coral reefs of IES and IM were preserved at the time of data collection, and thus, the ecosystem services they provide to society (e.g., fisheries resources, food supply, and coastal protection). Yelapa, on the other hand, had a negative net carbonate budget of $-0.7 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, due to low primary carbonate production that cannot cope with erosion. This coral community does not build reefs due to the absence of *Pocillopora* sp. corals and a reduced contribution of cementing organisms. The geo-ecological functions here are not identified, although it is suggested that it may be a sediment producer but studies on this component are required.

Keywords: calcification, sclerobionts, bioerosion, physical structure

Dedicatoria

A mi familia y a todos los que me han apoyado en este camino.

Agradecimientos

Agradezco al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE), y al posgrado de Ecología Marina por aceptarme y permitirme realizar el Doctorado, brindándome los recursos y el entorno académico y científico necesarios para el desarrollo de esta investigación.

A la Secretaría de Ciencias, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por el apoyo económico recibido a lo largo de cuatro años.

Al Dr. Rafael A. Cabral-Tena por darme la oportunidad, la confianza y libertad para llevar a cabo esta investigación, así mismo, por todos sus consejos y apoyo tanto en lo profesional como en lo personal.

A los integrantes de mi comité, Dr. Luis E. Calderón Aguilera, Dr. Lorenzo Álvarez Filip, Dra. Raquel Negrete Aranda, por sus observaciones y comentarios que contribuyeron al fortalecimiento de esta investigación y a mi crecimiento profesional.

A mi familia, por su amor incondicional, confianza y apoyo constante. Este logro también les pertenece

A mis amigos mexicanos Adán, Alexis, Karla, Claudia, Liz y a los colombianos Saris y José, gracias por estar presentes en momentos de dificultad y de alegría.

Finalmente agradezco a la vida, a este hermoso país y a todas las personas que me acogieron y me acompañaron durante este proceso, por cada palabra de aliento, cada enseñanza, por su generosidad y apoyo en mi crecimiento profesional y personal.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas	xi
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Estado de conocimiento sobre el balance de Carbonatos en sistemas arrecifales del Pacífico Oriental Tropical	2
1.1.1 ¿Qué es el balance de carbonatos?.....	3
1.1.2 ¿Cómo se cuantifica el balance de CaCO_3 ?	5
1.1.3 Objetivo de la revisión.....	5
1.2 Contribución de los esclerobiontes al balance de carbonato de calcio en los arrecifes de Isla Espíritu Santo y Yelapa, Pacífico mexicano	6
1.3 Balance de Carbonato calculado a partir del enfoque basado en censos en los arrecifes de Isla Espíritu Santo, Isla Marietas y Yelapa, Pacífico mexicano.....	7
1.4 Preguntas de Investigación	9
1.5 Hipótesis.....	9
1.6 Objetivos	10
1.6.1 Objetivos generales	10
1.6.2 Objetivos específicos.....	10
Capítulo 2. Metodología.....	12
2.1 Área de estudio	12
2.2 Estado de conocimiento sobre el balance de Carbonatos en sistemas arrecifales del Pacífico Oriental Tropical	16
2.2.1 Criterios de Inclusión:.....	16

2.2.2	Búsqueda de referencias:.....	17
2.3	Contribución de los esclerobiontes al balance de carbonato de calcio en los arrecifes de Isla Espíritu Santo y Yelapa, Pacífico mexicano	18
2.3.1	Tasa de calcificación de esclerobiontes	18
2.3.2	Cobertura de esclerobiontes.....	19
2.3.3	Caracterización ambiental.....	20
2.3.4	Análisis de datos.....	20
2.4	Balance de Carbonato calculado a partir del enfoque basado en censos en los arrecifes de Isla Espíritu Santo, Isla Marietas y Yelapa, Pacífico mexicano.....	21
2.4.1	Trabajo de campo.....	21
2.4.2	Producción bruta de CaCO_3	21
2.4.3	Bioerosión	23
2.4.4	Producción Neta de CaCO_3	25
2.4.5	Análisis de datos.....	25
Capítulo 3.	Resultados	26
3.1	Estado de conocimiento sobre el balance de Carbonatos en sistemas arrecifales del Pacífico Oriental Tropical	26
3.1.1	Desarrollo histórico y geográfico de los componentes del balance de CaCO_3 en el POT .	26
3.1.2	Producción de carbonatos.....	27
3.1.3	Bioerosión	30
3.1.4	Balance de carbonatos	36
3.2	Contribución de los esclerobiontes al balance de carbonato de calcio en los arrecifes de Isla Espíritu Santo y Yelapa, Pacífico mexicano	36
3.2.1	Tasa de calcificación general.....	36
3.2.2	Tasa de calcificación a nivel de grupos taxonómicos.....	38
3.2.3	Cobertura de esclerobiontes.....	40
3.2.4	Caracterización ambiental.....	43
3.3	Balance de Carbonato calculado a partir del enfoque basado en censos en los arrecifes de Isla Espíritu Santo, Isla Marietas y Yelapa, Pacífico mexicano.....	43

3.3.1	Producción bruta de CaCO_3	44
3.3.2	Bioerosión	45
3.3.3	Producción Neta de CaCO_3	52
Capítulo 4.	Discusión.....	54
4.1	Estado de conocimiento sobre el balance de Carbonatos en sistemas arrecifales del Pacífico Oriental Tropical	54
4.2	Contribución de los esclerobiontes al balance de carbonato de calcio en los arrecifes de Isla Espíritu Santo y Yelapa, Pacífico mexicano	55
4.3	Balance de Carbonato calculado a partir del enfoque basado en censos en los arrecifes de Isla Espíritu Santo, Isla Marietas y Yelapa, Pacífico mexicano.....	60
Capítulo 5.	Conclusiones	70
	Literatura citada	72
	Anexos	97

Lista de figuras

Figura	Página
Figura 1. Representación de los elementos que se consideran en la cuantificación de la producción neta de carbonatos con el método del reef budget basado en censos, el cual permite tener una aproximación del estado de las funciones geo-ecológicas de los arrecifes coralinos. El crecimiento arrecifal - acreción, es dependiente de los procesos de calcificación, cementación y litificación. Se cuantifica la calcificación coralina (e. g., <i>Pocillopora</i> sp.) y la calcificación secundaria (e. g., Algas coralinas incrustantes-ACC, briozoos). Por otro lado, la remoción arrecifal - erosión, es dependiente de los procesos de bioerosión, erosión física y disolución química. Con el reefbudget se cuantifica la bioerosión de erizos (e. g., <i>Diadema</i> sp. y <i>Eucidaris</i> sp.) peces (e. g., Scaridae y Balistidae) y la endobioerosión (e. g., esponjas y bivalvos). Las funciones geo-ecológicas que se evalúan incluyen la capacidad de acumular y construir verticalmente una estructura tridimensional compleja, que favorece la conservación de la biodiversidad (aprovisionamiento de hábitats y refugio), el mantenimiento de la biomasa de peces y la protección costera, así como, la producción de arena para la formación de playas.....	4
Figura 2. Área de estudio. A) Isla Espíritu Santo, ubicada en Baja California Sur y frente a la Bahía de La Paz, Golfo de California. B) Yelapa e C) Islas Marietas, ubicadas en Bahía de Banderas, Pacífico mexicano.	15
Figura 3. Diagrama que representa el proceso de la revisión sistemática realizada	16
Figura 4. Delimitación del Pacífico Oriental Tropical, según Spalding (2007): área incluida en la revisión sistemática de información generada sobre los presupuestos de carbonatos.....	17
Figura 9. Tasa de calcificación promedio de esclerobiontes ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) (promedio $\pm$ SD). A) y C) esclerobiontes totales, B) y D) esclerobiontes sin balanos y moluscos. Para cada sitio (Yelapa: A y B, IES: C y D) y tiempo de inmersión de las CAUs (6, 12, 18 y 24 meses).....	37
Figura 10. Tasa de calcificación ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) (promedio $\pm$ SD) de cada grupo taxonómico (Balanos, Moluscos, Briozoos, Poliquetos, ACC, Foraminíferos) en cada superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC= Superficie Superior Críptica; SIC= Superficie Inferior Críptica; SIE= Superficie Inferior Expuesta), tiempo de inmersión de las CAUs (6, 12, 18 y 24 meses) y sitio: A) Yelapa, B) Isla Espíritu Santo (IES).	40
Figura 11. Cobertura relativa de esclerobiontes (%) 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, 18 y 24 meses) en cada sitio: A) Yelapa, B) Isla Espíritu Santo-IES.	41
Figura 12. Gráficos del escalado multidimensional no métrico (nMDS) con datos de tasas de calcificación ($\text{kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) (A y B) y datos de cobertura (%) (C y D) de los diferentes grupos de calcificadores incrustantes. A y C=Yelapa, B y D=IES, en los tiempos de despliegue de las CAUs = 6, 12, 18 y 24 meses y superficies (SSE=Superficie superior expuesta, SSC= Superficie superior críptica, SIC=Superficie inferior críptica, SIE=Superficie inferior expuesta).....	42

- Figura 13. Promedios mensuales de la Temperatura Superficial del Mar - TSM ($^{\circ}\text{C}$), Clorofila_a - Chl-a (mg m^{-3}) y Coeficiente de atenuación difusa - Kd-490 (m^{-1}) para Yelapa (línea azul) e Isla Espíritu Santo (línea negra) y tiempo de exposición de las CAUs (6, 12, 18 y 24 meses) 43
- Figura 14. Boxplots que representan los promedios de la tasa de bioerosión para cada taxon en cada arrecife. A) Macrobioerosión, B) Microbioerosión, C) Peces, D) Erizos. Mediana=Línea horizontal en las cajas, Media=Punto dentro de las cajas, Valores extremos=Puntos fuera de las cajas, SD=Líneas verticales. Se representan las diferencias significativas: ns=no significativo, $*P<0.05$, $**P<0.01$, $***P<0.001$. $G = \text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ 52
- Figura 15. Boxplots que representan los promedios totales en cada arrecife. A) Producción bruta, B) Bioerosión total, C) Balance o producción neta. Mediana=Línea horizontal en las cajas, Media=Punto dentro de las cajas, Valores extremos=Puntos fuera de las cajas, SD=Líneas verticales. Se representan las diferencias significativas: ns=no significativo, $*P<0.05$, $**P<0.01$, $***P<0.001$. $G = \text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ 53
- Figura 16. Representación del estado del balance de CaCO_3 para arrecifes del POT. Los vértices del triángulo corresponden a cada proceso clave (bioerosión, calcificación primaria y calcificación secundaria) y los diferentes estados del balance están representados por diferentes áreas dentro del espacio ternario. 1-3: este estudio, 4: Cabral-Tena et al., 2023, 5: Eakin, 1996; 6-7: Rodríguez-Ruano et al., 2023; 8-9: Medellín-Maldonado, 2024. (Adaptado de Perry et al., 2008) 65

Lista de tablas

Tabla	Página
Tabla 1. Tiempo de exposición de las CAUs en meses y días para Yelapa-Yel e Isla Espíritu Santo-IES.	18
Tabla 2. 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 tiempos de inmersión de las CAUs (6, 12, 18 y 24 meses) en Yelapa e Isla Espíritu Santo-IES.	39
Tabla 3. Resultados para cada elemento evaluado en los diferentes sitios dentro de cada arrecife (IES=Isla Espíritu Santo, IM=Islas Marietas, Yel=Yelapa). CO=Corralito, LB=La Ballena, LD=La Dispensa, LN=Las Navajas, RS=Roca Swann, SG=San Gabriel, CM=Cueva del Muerto, PA=Playa del Amor, PP=Plataforma Pavona, TA=Túnel Amarradero, ZR=Zona de Restauración, ZRs=Zona de Restauración sur, Bas=Basurero, LP=La Palmita. CCV=Cobertura de coral vivo (%), G = $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Promedios $\pm$ SD).....	46
Tabla 4. CCV= Cobertura de coral vivo (%) y Producción de CaCO_3 ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) para los tres géneros de coral más representativos en los arrecifes evaluados. (IES=Isla Espíritu Santo, IM=Islas Marietas, Yel=Yelapa). CO=Corralito, LB=La Ballena, LD=La Dispensa, LN=Las Navajas, RS=Roca Swann, SG=San Gabriel, CM=Cueva del Muerto, PA=Playa del Amor, PP=Plataforma Pavona, TA=Túnel Amarradero, ZR=Zona de Restauración, ZRs=Zona de Restauración sur, Bas=Basurero, LP=La Palmita (Promedio $\pm$ SD).	47
Tabla 5. CCV= Cobertura de coral vivo (%) y Producción de CaCO_3 ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) para las especies de Pocillopora sp. en los arrecifes evaluados. (IES=Isla Espíritu Santo, IM=Islas Marietas, Yel=Yelapa). CO=Corralito, LB=La Ballena, LD=La Dispensa, LN=Las Navajas, RS=Roca Swann, SG=San Gabriel, CM=Cueva del Muerto, PA=Playa del Amor, PP=Plataforma Pavona, TA=Túnel Amarradero, ZR=Zona de Restauración, ZRs=Zona de Restauración sur (Promedio $\pm$ SD).....	48
Tabla 6. Bioerosión ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) (Promedio $\pm$ SD) de los diferentes géneros de erizos registrados en Isla Espíritu Santo (IES), Islas Marietas (IM) y Yelapa (Yel). CO=Corralito, LB=La Ballena, LD=La Dispensa, LN=Las Navajas, RS=Roca Swann, SG=San Gabriel, CM=Cueva del Muerto, PA=Playa del Amor, PP=Plataforma Pavona, TA=Túnel Amarradero, ZR=Zona de Restauración, ZRs=Zona de Restauración sur, Bas=Basurero, LP=La Palmita (Promedio $\pm$ SD).	49
Tabla 7. Bioerosión ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) de las diferentes especies de peces registradas en los arrecifes evaluados (Promedio $\pm$ SD). (IES=Isla Espíritu Santo, IM=Islas Marietas, Yel=Yelapa). CO=Corralito, LB=La Ballena, LD=La Dispensa, LN=Las Navajas, RS=Roca Swann, SG=San Gabriel, CM=Cueva del Muerto, PA=Playa del Amor, PP=Plataforma Pavona, TA=Túnel Amarradero, ZR=Zona de Restauración, ZRs=Zona de Restauración sur, Bas=Basurero, LP=La Palmita (Promedio $\pm$ SD)....	51
Tabla 8. Balances de carbonatos reportados para el Pacífico Oriental Tropical. G = $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$	64
Tabla 9. Datos obtenidos en la revisión de literatura de los parámetros de crecimiento: Extensión lineal (cm año^{-1}) densidad esquelética (g cm^{-3}) y tasa de calcificación ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) para diferentes especies de corales escleractinios del POT	97

Tabla 10. Tasas de calcificación reportadas para el POT. LG=Las Gatas, IZ=Islote Zacatoso, LLI=La Llave, PNII=Parque Nacional Isla Isabel, IES=Isla Espíritu Santo, Yel=Yelapa, IM=Islas Marietas.....	105
Tabla 11. Tasas de bioerosión para las especies de erizos del POT	106
Tabla 12. Tasas de bioerosión de peces para el POT	108
Tabla 13. Tasas de bioerosión endolítica reportadas para el POT. PNII=Parque Nacional Islas Mariás	109
Tabla 14. Resultados de la prueba Scheirer Ray Hare y post hoc de Dunn's para la tasa de calcificación de esclerobiontes totales en Yelapa e Isla Espíritu Santo-IES. Se presentan las diferencias significativas resaltadas.....	110
Tabla 15. Resultados de la prueba Scheirer Ray Hare para la tasa de calcificación de los calcificadores incrustantes a nivel de grupo taxonómico en Yelapa e Isla Espíritu Santo-IES. Se presentan las diferencias significativas resaltadas.	111
Tabla 16. Resultados de la prueba Scheirer Ray Hare para la cobertura de los calcificadores incrustantes a nivel de grupo taxonómico en Yelapa e Isla Espíritu Santo-IES. Se presentan las diferencias significativas resaltadas.....	112
Tabla 17. Resultados de la prueba post hoc de Dunn's para la tasa de calcificación de los grupos taxonómicos en Yelapa.	113
Tabla 18. Resultados de la prueba post hoc de Dunn's para la tasa de calcificación de los grupos taxonómicos en Yelapa.	114
Tabla 19. Resultados de la prueba post hoc de Dunn's para el porcentaje de cobertura de los grupos taxonómicos en Yelapa.	115
Tabla 20. Resultados de la prueba post hoc de Dunn's para el porcentaje de cobertura de los grupos taxonómicos en Isla Espíritu Santo-IES.	116

Capítulo 1. Introducción

Los arrecifes coralinos son ecosistemas con una alta riqueza biológica y ofrecen una gran cantidad de bienes y servicios ambientales (Reyes-Bonilla et al., 2014), entre los cuales se incluye, su importancia en los ciclos biogeoquímicos a escala global, la crianza de peces e invertebrados, la protección de la línea de costa, la provisión de material para la formación de playas, entre otros (Moberg y Folk, 1999; Barbier et al., 2011). Los arrecifes de coral constituyen una pieza importante dentro del ciclo del carbono en los ecosistemas costeros, debido a que producen una gran cantidad de carbono en forma de: (1) materia orgánica; la cual es susceptible de transferirse a distintos niveles de la red trófica y de transportarse dentro y fuera de estos ecosistemas (Reyes-Bonilla et al., 2014) y (2), en forma de carbonato de calcio; producido por organismos calcificadores para la formación de sus esqueletos (Calderón-Aguilera et al., 2007; Álvarez-Filip et al., 2013; Norzagaray-López et al., 2015). De modo que, en estos ecosistemas habitan diferentes taxones que intervienen en la formación y mantenimiento de la estructura física del arrecife. Por un lado, se encuentran los responsables de la acreción del arrecife o los productores primarios de carbonatos (Vecsei, 2004; Perry et al., 2008; 2012), seguido por una variedad de organismos incrustantes calcáreos o productores secundarios de carbonatos o esclerobiontes (Taylor y Wilson, 2002, 2003; Morgan y Kench, 2014, Norzagaray-López et al., 2019, Alvarado-Rodríguez et al., 2019, 2021). Por otro lado, están los organismos responsables de la erosión de la estructura arrecifal o bioerosionadores endolíticos y de pastoreo (Peyrot-Clausade et al., 1999; Vogel et al., 2000; Perry et al., 2008; Perry y Hepburn, 2008; Tribollet y Golubic, 2011; Glynn y Manzello, 2015) (Figura 1). Estimar el aporte de cada uno de los elementos anteriormente mencionados, brinda la oportunidad de valorar cuantitativamente, el estado de las funciones geo-ecológicas que brinda un arrecife en un momento dado (Perry et al., 2008; Kuffner y Toth, 2016). Estas funciones incluyen la capacidad del arrecife para construir y acumular estructuras verticalmente en respuesta al aumento del nivel del mar (Kleypas et al., 2001; Kuffner y Toth, 2016; Perry et al., 2018b), la producción de arena necesaria para el mantenimiento de playas e islas arrecifales y el desarrollo de una estructura arrecifal compleja contribuyendo a la conservación de la biodiversidad y mantenimiento de la biomasa de peces (Perry et al., 2018b; Perry y Álvarez-Filip, 2018).

En el Pacífico Mexicano, la información disponible sobre la evaluación del estado geofuncional de diferentes arrecifes, está basada principalmente, en la cuantificación de la cantidad de CaCO_3 que se produce en el arrecife, para lo cual, se han estimado las tasas de crecimiento coralino, abundancia de corales y densidad de los esqueletos de las especies coralinas más comunes (e. g., Calderón-Aguilera et al., 2007; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 2009; Cabral-Tena et al. 2013; Norzagaray-López et al., 2013; 2014;

Tortolero-Langarica, 2017a; Medellín-Maldonado et al., 2016; Cabral-Tena et al., 2018). Sin embargo, el estado geofuncional de los arrecifes coralinos son el resultado de las contribuciones relativas a la acumulación de carbonatos que hacen tanto los corales como los esclerobiontes, y el papel clave que desempeñan los bioerosionadores. De manera que, en el Pacífico mexicano se tiene poca información sobre los presupuestos netos de CaCO_3 . A la fecha, se tiene conocimiento de un estudio realizado por Cabral-Tena et al. (2023) en el arrecife La Entrega en Huatulco. No se tiene información suficiente que permita determinar las condiciones de las funciones geo-ecológicas de las formaciones arrecifales del Pacífico mexicano, por lo que, es importante estimar: 1) cómo son las contribuciones de cada grupo de organismos (calcificadores y bioerosionadores) al balance CaCO_3 2) e identificar si existen diferencias a nivel espacial en la producción y bioerosión del CaCO_3 .

1.1 Estado de conocimiento sobre el balance de Carbonatos en sistemas arrecifales del Pacífico Oriental Tropical

El Pacífico Oriental Tropical (POT) presenta características consideradas como subóptimas para el desarrollo arrecifal en comparación con los arrecifes del Indo-pacífico y el Caribe. Esto, debido a la estrecha plataforma continental, alta productividad, aguas relativamente frías, bajo pH, baja Ω aragonita, alta pCO_2 (Manzello et al., 2008; Manzello, 2010; Sheppard et al., 2017; Glynn et al., 2017a) y la presencia de surgencias estacionales (Dana 1975, Glynn y Wellington, 1983, Glynn y Ault, 2000), que generan pulsos de nutrientes, aguas frías y mayor turbidez (Manzello et al., 2008). Adicionalmente, en los últimos años se ha presentado un incremento en la frecuencia e intensidad de las anomalías térmicas y El Niño -ENSO (Hoegh-Guldberg, 1999; Timmermann et al., 1999; Glynn, 2000; Hoegh-Guldberg et al., 2007; Lee y McPhaden, 2010), causando un efecto negativo en los corales constructores de arrecifes (e. g., disminución en las tasas de calcificación, Tortolero-Langarica et al., 2022) y en la biota marina asociada a estos ecosistemas (Glynn, 2000; Carriquiry et al., 2001; Reyes-Bonilla et al., 2002; Wang y Fiedler 2006; Baker et al., 2008; Lee y McPhaden, 2010). A pesar de ello, los arrecifes coralinos se mantienen en la región con una distribución desde el Golfo de California - México hasta Ecuador (Cortés et al., 2017).

El mantenimiento de los arrecifes de coral y su biodiversidad asociada dependen de la acumulación sostenida de carbonato de calcio a través del crecimiento coralino (calcificación) y desarrollo de esqueletos que generan estructuras tridimensionales complejas (Perry et al., 2008; Graham y Nash, 2013). Esta producción y acumulación de carbonato en la estructura del arrecife está controlada por las tasas relativas

y las interacciones entre una variedad de procesos de producción y erosión impulsados ecológica, física y químicamente (Perry et al., 2008; Montaggioni y Braithwaite, 2009). Conocer las tasas a las que operan cada uno de estos elementos (productores y bioerosionadores), permite la cuantificación del estado funcional del arrecife desde una perspectiva geomórfica, definido por la complejidad y la integridad estructural del arrecife, así como por la producción de carbonato y el potencial de crecimiento del arrecife (Perry et al., 2008; Álvarez-Filip et al., 2011; Graham y Nash, 2013; González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018).

1.1.1 ¿Qué es el balance de carbonatos?

En los arrecifes de coral habitan diferentes taxones que intervienen en la formación y mantenimiento de la estructura física del arrecife. Por un lado, se encuentran los corales escleractinios que aportan la mayor cantidad de CaCO_3 , siendo entonces, los productores primarios de carbonatos y los principales responsables de la acreción del arrecife (Vecsei, 2004; Perry et al., 2008; 2012). Adicionalmente, se encuentran una variedad de organismos incrustantes calcáreos como las algas coralinas costrosas (ACC), briozoos, gusanos verméticos, gusanos serpúlidos, foraminíferos y bivalvos denominados productores secundarios de carbonatos o esclerobiontes (Payri, 1997; Taylor y Wilson, 2002, 2003; Morgan y Kench, 2014; Norzagaray-López et al., 2019; Alvarado-Rodríguez et al., 2019; 2021). Por otro lado, están los organismos responsables de la erosión de la estructura arrecifal o bioerosionadores endolíticos y de pastoreo, como los peces loro, los erizos de mar, esponjas perforadoras y otros macroperforadores (Peyrot-Clausade et al., 1999; Vogel et al., 2000; Perry et al., 2008; Perry y Hepburn, 2008; Tribollet y Golubic, 2011; Glynn y Manzello, 2015). De manera que, el balance de carbonatos o acumulación neta de CaCO_3 , es la suma de la producción bruta de carbonatos por parte de los corales y los esclerobiontes, menos la remoción de carbonatos por erosión biológica, física o química (Chave et al., 1972; Calderón-Aguilera et al., 2007; Morgan, 2014; Perry et al., 2008; Montaggioni y Braithwaite, 2009) (Figura 1).

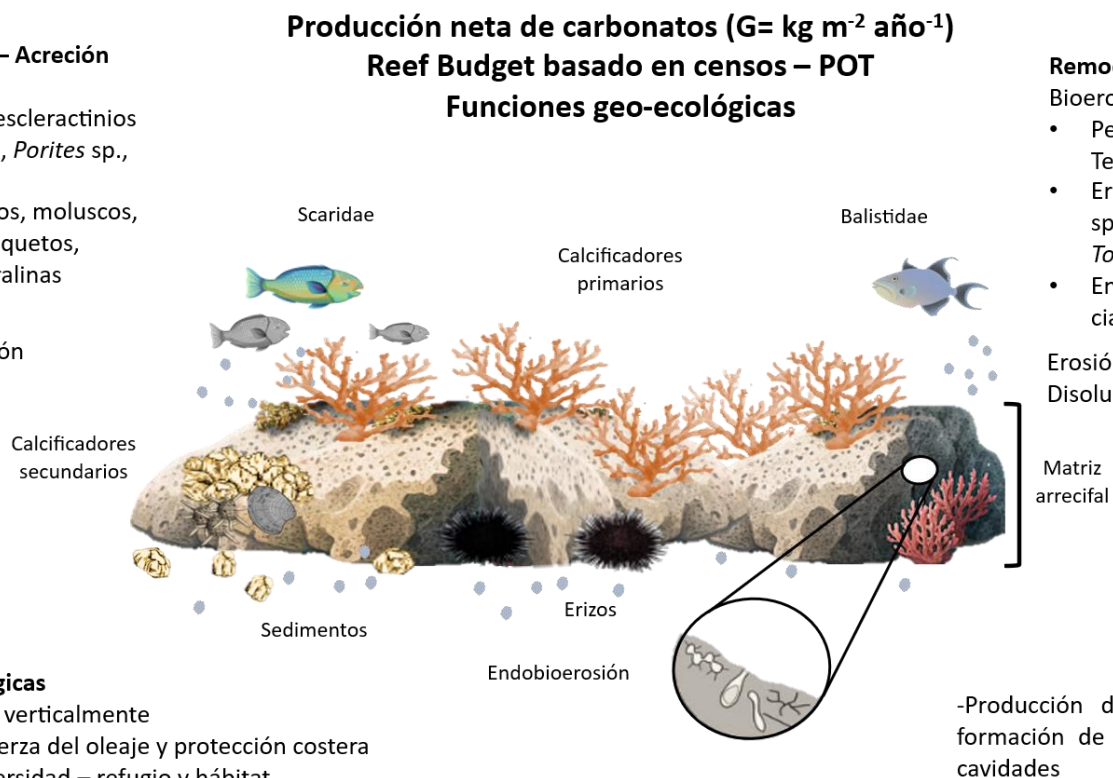
Crecimiento arrecifal – Acreción

Calcificación:

- Primaria: Corales escleractinios (ej. *Pocillopora* sp., *Porites* sp., *Pavona* sp.)
- Secundaria: Balanos, moluscos, foraminíferos, poliquetos, briozoos, algas coralinas incrustantes.

Proceso de cementación

Proceso de Litificación



Funciones geo-ecológicas

- Acumular estructura verticalmente
- Disminución de la fuerza del oleaje y protección costera
- Conservación de diversidad – refugio y hábitat

Figura 1. Representación de los elementos que se consideran en la cuantificación de la producción neta de carbonatos con el método del reef budget basado en censos, el cual permite tener una aproximación del estado de las funciones geo-ecológicas de los arrecifes coralinos. El crecimiento arrecifal - acreción, es dependiente de los procesos de calcificación, cementación y litificación. Se cuantifica la calcificación coralina (e. g., *Pocillopora* sp.) y la calcificación secundaria (e. g., Algas coralinas incrustantes-ACC, briozoos). Por otro lado, la remoción arrecifal - erosión, es dependiente de los procesos de bioerosión, erosión física y disolución química. Con el reefbudget se cuantifica la bioerosión de erizos (e. g., *Diadema* sp. y *Eucidaris* sp.) peces (e. g., Scaridae y Balistidae) y la endobioerosión (e. g., esponjas y bivalvos). Las funciones geo-ecológicas que se evalúan incluyen la capacidad de acumular y construir verticalmente una estructura tridimensional compleja, que favorece la conservación de la biodiversidad (aprovisionamiento de hábitats y refugio), el mantenimiento de la biomasa de peces y la protección costera, así como, la producción de arena para la formación de playas.

1.1.2 ¿Cómo se cuantifica el balance de CaCO_3 ?

Para la cuantificación de la contribución de cada grupo biológico al balance de carbonato, se han abordado diferentes perspectivas: (1) Hidroquímica, con la cual es posible medir la calcificación neta de la comunidad integrando las tasas de calcificación y disolución, basándose en los cambios en el pH, alcalinidad total y oxígeno en el agua sobre un arrecife (Takeshita et al., 2016, Vecsei 2004), (2) cuantificación por núcleos geológicos, refleja las tasas de acumulación de carbonatos a largo plazo, siendo el método menos empleado (Hubbard et al., 1990; Ryan et al., 2001) y (3) El enfoque basado en censos, el cual ha sido empleado con una mayor frecuencia en las últimas décadas (Mallela y Perry 2007; Perry et al., 2008; Perry et al., 2012; Browne et al., 2013; Januchowski-Hartley et al., 2017; Roik et al., 2018; Molina-Hernández et al., 2020; Lange et al., 2020, Medellín-Maldonado et al. 2023), debido a que, de forma rápida y sencilla permite cuantificar las tasas de producción de carbonato y erosión de los diferentes grupos funcionales o taxones del arrecife (Chave et al., 1972; Scoffin et al., 1980; Perry et al., 2012). Adicionalmente, proporcionan una medida de la “salud” de los arrecifes que va más allá de las evaluaciones del estado ecológico definido únicamente por las medidas de la cobertura de coral y la composición de la comunidad (Lange et al., 2020).

1.1.3 Objetivo de la revisión

Una revisión de la información generada sobre el balance de carbonatos en arrecifes a nivel global fue realizada por Lange et al. (2020), en el cual incluyen estudios para el Caribe, Océano Índico central, el Océano Índico occidental, el Mar Rojo y el Pacífico Oriental Tropical (POT). Con respecto al POT, son pocos los estudios que se conocen donde se integran los diferentes elementos para cuantificar la producción neta de CaCO_3 . Sin embargo, en las últimas décadas, se ha generado información relevante desde una perspectiva de la calcificación bruta o de la bioerosión de diferentes taxones. Por lo anterior, se consideró pertinente realizar una revisión de la información que se ha generado en los últimos años para esta región, con el objetivo de (1), recopilar los datos existentes sobre las tasas específicas a las que operan cada uno de los taxones que sustentan las estimaciones de los presupuestos de carbonatos, considerando el enfoque basado en censos (e. g., tasas de crecimiento coralino, tasas de calcificación y tasas de bioerosión de diferentes taxones), y (2), identificar vacíos de información que conlleven a proponer áreas de oportunidad para futuras investigaciones.

1.2 Contribución de los esclerobiontes al balance de carbonato de calcio en los arrecifes de Isla Espíritu Santo y Yelapa, Pacífico mexicano

Los calcificadores incrustantes dentro de los cuales se encuentran los briozoos, algas coralinas costrosas o incrustantes (ACC), foraminíferos, gusanos serpúlidos, balanos y moluscos verméticos, son denominados esclerobiontes (Taylor y Wilson, 2002, 2003) y son responsables de la producción secundaria de CaCO_3 en los arrecifes coralinos (Perry, 1999; Rasser y Riegl, 2002; Mallela, 2007; Perry y Hepburn, 2008; Morgan y Kench, 2014; Vargas-Ángel et al., 2015; Reis et al., 2016; Norzagaray-López et al., 2018). Algunos contribuyen con el mantenimiento y estabilidad del arrecife al cementarlo (Camoin y Montaggioni, 1994; Adey, 1998; Hamylton y Mallela, 2019) y promueven señales químicas que inducen el asentamiento de larvas de invertebrados, incluidos los corales (Heyward y Negri, 1999; Fabricius y De'ath, 2001; Harrington et al., 2004; Mason et al., 2011; Price et al., 2012; Gómez-Lemos et al., 2018).

Ante el constante cambio de las condiciones ambientales consideradas como óptimas para el desarrollo de los arrecifes de coral, se ha evidenciado una disminución de la producción de carbonatos por parte del crecimiento de los corales hermatípicos (Mallela, 2013; Morgan y Kench, 2014, 2017; Perry, et al., 2015; Manzello et al., 2017) llevando a considerar que los calcificadores incrustantes, están manteniendo el balance de carbonato en arrecifes costeros. (Mallela, 2013; Reis et al., 2016; Morgan y Kench, 2017; Alvarado-Rodríguez et al., 2019; Cornwall et al., 2023). En la región del Indo-Pacífico se ha reportado una calcificación entre 1-11% de la producida por los corales (Browne et al., 2013; Dee et al., 2021). Si bien cada grupo tiene un aporte individual, las estimaciones de las tasas de calcificación a nivel mundial se han realizado mayormente, considerando a todos los calcificadores incrustantes (e. g., Mallela 2007, 2018; Morgan y Kench, 2014; Vargas-Ángel et al., 2015; Roik et al., 2018; Dee et al., 2021; Randi et al., 2021) y cuantificando el porcentaje de cobertura a nivel de taxon (e. g., Fabricius y De'ath, 2001; Mallela, 2007, 2013; Vargas-Ángel et al., 2015; Mallela et al., 2017; Orrante-Alcaraz et al., 2023).

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 por grupo taxonómico en dos arrecifes con diferentes niveles de impacto antropogénico en Zihuatanejo-Guerrero, registrando la mayor tasa de calcificación de esclerobiontes en el sitio con mayor presión ambiental (mayor productividad, mayor turbidez, menor incidencia de luz). Asimismo, Alvarado-Rodríguez et al. (2022) evaluaron el efecto de diferentes sustratos artificiales (terracota y PVC) en la calcificación de esclerobiontes, pero no observaron una diferenciación clara en la preferencia de los esclerobiontes por el

tipo de sustrato. Nava et al. (2022), evaluaron el efecto del ENSO en los ensamblajes de esclerobiontes, señalando que la disminución en la calcificación de algunos grupos taxonómicos (e. g., poliquetos y briozoos) es compensada por el aumento de otros (e. g., balanos). Algo similar fue reportado por Orrante-Alcaraz et al. (2023) al evaluar el efecto de la estacionalidad en la calcificación secundaria considerando las incrustaciones en masa en Isla Isabel (PNII), reportando una variación en los ensamblajes de calcificadores, pero no en la tasa de calcificación (i. e., en la temporada de lluvias se presentó una disminución de la calcificación de briozoos y ACC, que fue compensado por el aumento de la calcificación de moluscos y poliquetos).

Estos antecedentes reflejan un vacío de información y falta de entendimiento de los patrones de calcificación de los esclerobiontes a nivel de grupos taxonómicos. Bajo la hipótesis de que la calcificación de los esclerobiontes varía según las características ambientales o de calidad de agua, comparamos dos sitios con condiciones contrastantes de turbidez, temperatura superficial del mar y concentración de clorofila_a. Con este trabajo: (1) brindamos información complementaria sobre la producción de carbonatos y patrones de calcificación a lo largo de 2 años para diferentes grupos de calcificadores incrustantes, (2) respondemos a la pregunta sobre ¿cómo contribuyen los esclerobiontes en la formación y/o mantenimiento de la estructura arrecifal en el Pacífico mexicano? y (3) resaltamos el papel que desempeña cada grupo de calcificador incrustante en la estructura arrecifal.

1.3 Balance de Carbonato calculado a partir del enfoque basado en censos en los arrecifes de Isla Espíritu Santo, Isla Marietas y Yelapa, Pacífico mexicano

El uso del enfoque basado en censos para la estimación de los balances de carbonatos ha sido empleado con una mayor frecuencia en las últimas décadas (Mallela y Perry 2007; Perry et al., 2008; Perry et al., 2012; Browne et al., 2013; Januchowski-Hartley et al., 2017, Roik et al., 2018, Molina-Hernández et al., 2020; Lange et al., 2020; Cabral-Tena et al., 2023). La razón principal de esto, es que los métodos basados en censos cuantifican la contribución de los diferentes taxones -calcificadores y erosionadores- a la producción neta de carbonato de calcio de origen biológico en el arrecife (Figura 1). A su vez, brinda una medida del estado del arrecife que va más allá de las evaluaciones basadas en las medidas de la cobertura de coral y la composición de la comunidad y permite predecir y modelar los estados del balance de carbonato a futuro y vincularlos con cambios en los servicios de los ecosistemas (Álvarez-Filip et al., 2013; Kennedy et al., 2013).

Las funciones y servicios que brindan los arrecifes de coral dependen del crecimiento activo de organismos calcificadores, principalmente de corales hermatípicos que son quienes mayormente contribuyen a la formación de la estructura física de los arrecifes, aportando gran cantidad de material calcáreo mediante el proceso de la calcificación (Sheppard et al., 2017), y de manera secundaria, por las algas calcáreas, foraminíferos, moluscos, equinodermos y otros invertebrados calcificadores (Moberg y Folke, 1999). La precipitación de carbonato constante promueve el crecimiento de las colonias de coral y, a su vez, el incremento de la cobertura coralina y de la matriz arrecifal (Gattuso et al., 1998). No obstante, estos procesos que son influenciados por las variables ambientales como la temperatura del mar (que debe ser mayor de 20°C) y la alcalinidad, la irradiación lumínica, la sedimentación, la concentración de nutrientes, el estado de saturación de aragonita (Aragonita) y el pH (Lough y Cooper, 2011; Medellín- Maldonado et al., 2016), se han visto afectados por el aumento en la frecuencia e intensidad de estas variables, e. g., en el POT, las anomalías térmicas y los eventos de El Niño-Oscilación Sur (ENSO), han provocado tasas de crecimiento lentas y pérdida de cobertura coralina, como consecuencia del estrés térmico (Glynn, 2000; Manzello, 2010; Tortolero-Langarica et al., 2016b; Glynn et al., 2017c).

En cuanto a los organismos bioerosionadores, sus abundancias se encuentran relacionadas principalmente con factores abióticos, la influencia antropogénica y climática, como, por ejemplo, la química del agua (i.e., acidificación del océano, surgencias), la eutrofización, la temperatura del mar y la irradiación lumínica (Tribollet y Golubic, 2011). La eutrofización puede incrementar los rangos de micro y macrobioerosión (Edinger et al., 2000), así como, la concentración de nutrientes y la sedimentación pueden tener efecto en la abundancia de ciertos organismos como esponjas y bivalvos (Tribollet y Golubic, 2005). Cuando la bioerosión es mayor a la calcificación, puede causar reducciones en la acreción coralina que pueden llevar a los arrecifes de la acumulación neta de CaCO_3 positiva, a un estado negativo de erosión neta y consecuentemente reducir la complejidad y funcionalidad ecológica de los ecosistemas arrecifales y amenazar con su permanencia a largo plazo (Van Hooidonk et al., 2014; Glynn y Manzello, 2015).

En el POT, la producción de CaCO_3 está estrechamente relacionada con la abundancia y calcificación del género *Pocillopora*, tanto que, se ha estimado que contribuye en un 91.56% a la producción de carbonato en zonas en donde es dominante. En este sentido, la disminución de la cobertura de coral *Pocillopora* sp. podría relacionarse con la pérdida de complejidad estructural del arrecife, comprometiendo aspectos de la funcionalidad, estabilidad y la biodiversidad asociada a estos ecosistemas (Cabral-Tena et al., 2018). Específicamente, en el Pacífico mexicano, en los últimos años se han realizado estimaciones de la producción bruta de carbonatos (e. g., Calderón-Aguilera et al., 2007; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 2009; Cabral-Tena et al., 2018, 2020; Norzagaray-López et al., 2014, 2024; Tortolero-Langarica, 2016a, 2017a,

2022; Medellín-Maldonado et al., 2016; Cabral-Tena et al., 2018; Alvarado-Rodríguez et al., 2019, 2021) y se han cuantificado tasas de bioerosión de algunos organismos (e. g., Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999; Herrera-Escalante et al., 2005; Nava y Carballo, 2008; Cosain-Díaz et al., 2021). Recientemente se publicó la primera estimación del balance de carbonatos siguiendo la metodología del Reef Budget, es decir, incluyendo la cuantificación de la calcificación primaria y la bioerosión en el arrecife La Entrega-Huatulco (Cabral-Tena et al., 2023), sin embargo, los valores utilizados para calcular diferentes procesos erosivos pertenecen a otras regiones del Pacífico, por lo que estas estimaciones, puede que no reflejen completamente el estado real de los arrecifes mexicanos. Lo anterior deja ver que existe un vacío de información sobre estos presupuestos de carbonatos en el Pacífico mexicano, por lo que, en este trabajo cuantificamos el balance neto de carbonatos con el enfoque basado en censos, lo que permitirá identificar la contribución de cada grupo de organismos (tanto calcificadores primarios como secundarios y los bioerosionadores) en el estado geofuncional de los arrecifes del Pacífico mexicano.

1.4 Preguntas de Investigación

1. ¿Cuál es el estado actual de conocimiento del balance de carbonatos en sistemas arrecifales del Pacífico Oriental Tropical?
2. ¿Cómo es la contribución de los esclerobiontes en la tasa de producción bruta de CaCO_3 en arrecifes con condiciones ambientales contrastantes -Yelapa e Isla Espíritu Santo-, Pacífico mexicano?
3. ¿Cuál es el estado de la producción neta de CaCO_3 , en los arrecifes de Yelapa, Islas Marietas e Isla Espíritu Santo Pacífico mexicano?

1.5 Hipótesis

Las condiciones ambientales de los arrecifes influyen en la composición de la estructura de los esclerobiontes, siendo estos relevantes en ambientes degradados (Alvarado-Rodríguez et al., 2019). Considerando que los arrecifes de Yelapa e Isla Espíritu Santo, se encuentran sometidos a presiones ambientales contrastantes, se espera que, la tasa de calcificación por esclerobiontes presente diferencias

significativas entre arrecifes, siendo mayor en arrecifes de Yelapa, donde se presenta una mayor productividad (Chl-a) y mayor turbidez en comparación con Isla Espíritu Santo.

Si la producción de CaCO_3 está estrechamente relacionada con la abundancia y calcificación del género *Pocillopora* (Cabral-Tena et al., 2018), siendo mayor en zonas donde es dominante, entonces, se espera que la producción de CaCO_3 sea mayor en Isla Espíritu Santo, donde se presentan condiciones ambientales que favorecen una mayor cobertura de *Pocillopora* sp., en comparación con Islas Marietas y Yelapa.

Dado que la producción neta de CaCO_3 , es la cuantificación de la contribución de diferentes grupos de productores y bioerosionadores, siendo positiva cuando la calcificación es mayor que la bioerosión, se espera que la producción neta de CaCO_3 sea mayor en Isla Espíritu Santo, en comparación con Islas Marietas y Yelapa.

1.6 Objetivos

1.6.1 Objetivos generales

1. Realizar una revisión sistemática de la información existente sobre los elementos que se incluyen en las estimaciones de los balances de carbonatos para el POT e identificar vacíos de información.
2. Identificar como contribuyen los esclerobiontes en la construcción y mantenimiento de la estructura física en sistemas arrecifales con condiciones ambientales contrastantes -Yelapa e Isla Espíritu Santo-, Pacífico mexicano, mediante la cuantificación de la producción bruta de CaCO_3
3. Determinar el estado de acreción o bioerosión de arrecifes con condiciones ambientales contrastantes -Isla Espíritu Santo, Islas Marietas y Yelapa-, en el Pacífico mexicano, mediante la cuantificación de la producción neta de CaCO_3 .

1.6.2 Objetivos específicos

1. Recopilar los datos existentes sobre las tasas específicas a las que operan cada uno de los taxones que sustentan las estimaciones de los balances de carbonatos, considerando el enfoque basado

en censos.

2. Cuantificar la tasa de calcificación por grupo taxonómico a nivel temporal (6, 12, 18 y 24 meses) y espacial (microhábitat y sitio).
3. Identificar, si existen, diferencias en la tasa de calcificación de los diferentes grupos taxonómicos entre fechas de muestreo, microhábitat y sitio.
4. Cuantificar la tasa de producción bruta de CaCO_3 (corales y algas coralinas incrustantes) en arrecifes de Isla Espíritu Santo, Islas Marietas y Yelapa, Pacífico mexicano.
5. Cuantificar la tasa de bioerosión de CaCO_3 en arrecifes de Isla Espíritu Santo, Islas Marietas y Yelapa, Pacífico mexicano.
6. Comparar la producción neta de CaCO_3 entre los arrecifes de Isla Espíritu Santo, Islas Marietas y Yelapa, Pacífico mexicano.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

El Pacífico mexicano (PM) es el límite norte de la distribución de los corales hermatípicos del Pacífico Oriental Tropical (Glynn y Ault, 2000). Es la región dentro del Pacífico Oriental Tropical (POT) con mayor riqueza de especies de corales (18-24 especies) (Reyes-Bonilla, 2003). Las formaciones arrecifales son de tipo franja o parches aislados que, ocupan una menor extensión espacial, comparados con las barreras arrecifales del Caribe mexicano (Reyes-Bonilla et al., 2014). Se desarrollan desde el Golfo de California hasta Oaxaca, en un gradiente de profundidad de hasta 25 m (Reyes-Bonilla, 2003; Medina-Rosas, 2015). Estas comunidades arrecifales están conformadas mayormente por corales del género *Pocillopora* en zonas someras (Cortés, 1997; Guzmán y Cortés, 1989), así como especies de coral masivo de *Porites* sp. y *Pavona* sp. en zonas más profundas (Glynn et al., 2017a). Los corales del POT se encuentran bajo la influencia de condiciones ambientales adversas, incluyendo rangos estacionales amplios de temperatura superficial que, a menudo se asocian con el blanqueamiento de corales y la mortalidad masiva, la alta incidencia de huracanes, la alta turbidez y concentración de nutrientes debido a eventos de afloramiento, pH y Ω aragonita naturalmente bajos, y $p\text{CO}_2$ alto (Manzello et al., 2008; Sheppard et al., 2017; Glynn et al., 2017a).

Esta investigación se realizó en Isla Espíritu Santo, ubicada al sur de Bahía de La Paz-Baja California Sur, en Islas Marietas en el extremo Norte de Bahía de Banderas-Nayarit (Figura 2), donde se presentan formaciones arrecifales importantes y representativas por su diversidad de especies y cobertura coralina, (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Reyes-Bonilla, 2003) y de manera contrastante, el sitio conocido como Yelapa (arrecife rocoso) del cual, hasta el momento, no se ha generado información que explore su formación arrecifal.

Bahía de La Paz: Es el cuerpo de agua costero más grande (80 km de largo y 35 km de ancho) y profundo (hacia el sur 10 m y al norte 450 m) del Golfo de California (Obeso-Nieblas et al., 2008). Está caracterizado por un intercambio dinámico de tres masas de agua: agua del Golfo de California, agua superficial ecuatorial y agua subsuperficial subtropical a través del canal de San Lorenzo y la boca de la bahía al noreste (Verdugo-Díaz et al., 2014). Presenta una variación estacional en la temperatura del mar, ocasionada por los cambios locales de los vientos y la radiación solar (Obeso-Nieblas et al., 2008). La

temperatura promedio anual es de 23°C (oscila entre 8°C en invierno y 37°C en verano) (CONANP, 2014). Al frente a las costas del municipio de La Paz, en el suroeste del Golfo de California se encuentra El Parque Nacional Zona Marina Archipiélago Espíritu Santo (PNZMAES), el cual se conforma por dos islas principales: La Partida en la parte norte y Espíritu Santo en la parte sur (CONANP, 2014), ubicado en las coordenadas 24°26'45.60" N y 110°22'34.90" W (Figura 2A), presenta un desarrollo arrecifal a manera de parches distribuidos discontinuamente en el oeste de la isla el cual es favorecido por una topografía que genera bahías protegidas aptas para el crecimiento coralino (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 2009). El mayor desarrollo arrecifal se presenta al suroeste del Archipiélago, con cobertura coralinas entre 70-40% en sitios como San Gabriel, Las Navajas y Roca Swann (Navarrete-Torices et al., 2023), dominados por corales del género *Pocillopora* (Reyes-Bonilla, 2003; Navarrete-Torices et al., 2023) y con una estructura arrecifal < 3 m de grosor (Reyes-Bonilla, 2003).

Yelapa se encuentra al sur de Bahía de Banderas en el estado de Jalisco (Figura 2B). Esta bahía está delimitada al norte por Punta Mita y al Sur por Cabo Corrientes y está influenciada por la masa de agua del Golfo de California (GC; en primavera), la Corriente de California (CC; todo el año), las Aguas Tropicales Superficiales (ATS; verano y otoño) (Portela et al., 2016). Hacia el sur de la bahía se ve influenciada por descargas estacionales de tres ríos (Cotler et al., 2010), lo cual, junto con eventos de surgencias estacionales y ondas internas introducen nutrientes que favorecen elevados valores de productividad marina durante la primavera-verano (Santamaría-del-Ángel et al., 2019). El promedio de la temperatura superficial del mar es de 26.4 °C con variaciones estacionales de 20-30 °C (Fiedler, 1992). Es un arrecife rocoso con presencia de corales del género *Porites* y colonias aisladas y pequeñas del género *Pocillopora*. Se desconoce la existencia de información publicada sobre la formación arrecifal de este sitio.

El Parque Nacional Islas Marietas: se ubica entre los 20° 42' 47" y 20° 41' 11" N y 105° 33'18" y 105° 33' 18" O, con una superficie de 1,400 ha. Se localizan en la Bahía de Banderas en el Océano Pacífico, frente a las costas del estado de Nayarit a 39 km de Puerto Vallarta, México (CONANP, 2007) (Figura 2C). Conformado por dos islas y varios islotes. Los parches de rocas, arena y pequeños arrecifes predominan entre 3 a 18 m alrededor de ambas islas (CONANP, 2007). Periódicamente se ve influenciada por anomalías de la temperatura del agua como ENSO, El Niño y La Niña que ocasionan eventos de blanqueamiento y mortalidad (Fiedler y Talley, 2006; Kessler, 2006; Wang y Fiedler, 2006). La temperatura superficial del agua varía de 22.2 °C en abril a 34.4 °C en agosto, la transparencia de agua se ve afectada por la presencia de zonas arenosas cercanas a los arrecifes y varía entre 2 m en septiembre a 9 m en diciembre, la salinidad es ligeramente modificada por el incremento en el aporte de agua dulce a la bahía por parte de los ríos y arroyos y oscila entre 36 ups en diciembre y 30.2 ups en septiembre (CONANP, 2007). Las Islas Marietas

se encuentran ubicadas en la zona de transición entre las regiones biogeográficas neártica y neotropical, con especies que se encuentran respectivamente en los límites sur y norte de su distribución. Asimismo, se localizan en una zona de confluencia de tres masas de agua, la Corriente de California, la Corriente Costera de Costa Rica y la masa de agua del Golfo de California (CONANP, 2007). La comunidad coralina con aproximadamente el 12% de cobertura de coral vivo (Norzagaray-López et al., 2019), presenta dominancia del coral *Pocillopora* sp. (Carriquiry et al., 2001), seguido por *Pavona* sp. Adicionalmente, es un área declarada por el gobierno mexicano como Parque Nacional en 2005 (CONANP, 2007), convirtiéndola en una zona turística popular que ha producido mayor estrés antropogénico debido a la sobre pesca, el rápido desarrollo humano costero, entre otros.

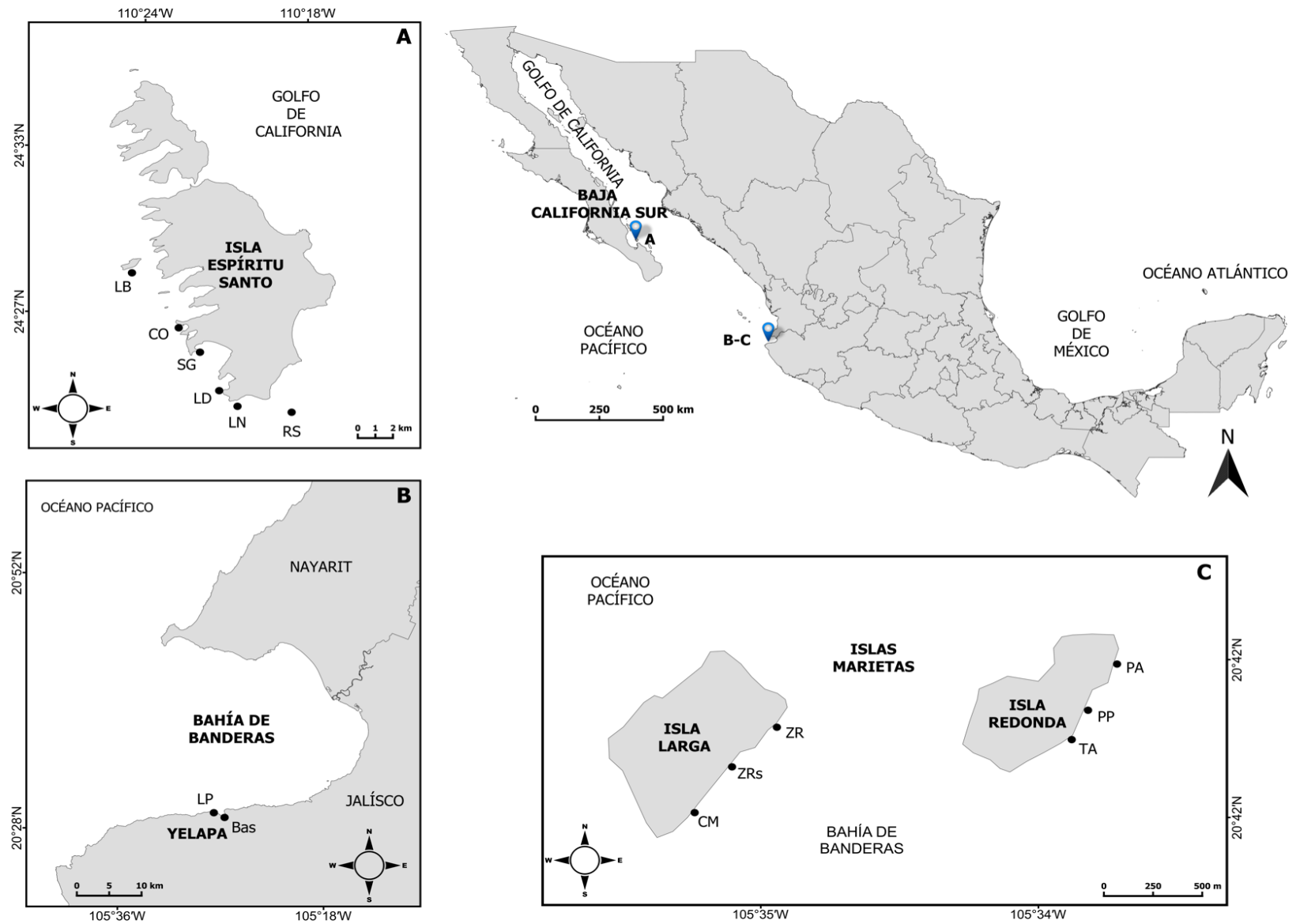


Figura 2. Área de estudio. A) Isla Espíritu Santo, ubicada en Baja California Sur y frente a la Bahía de La Paz, Golfo de California. B) Yelapa e C) Islas Marietas, ubicadas en Bahía de Banderas, Pacífico mexicano.

2.2 Estado de conocimiento sobre el balance de Carbonatos en sistemas arrecifales del Pacífico Oriental Tropical

La revisión sistemática de la información existente sobre los elementos que se incluyen en las estimaciones de presupuestos de carbonatos para el POT, se realizó siguiendo el método PRISMA 2020 (Preferred Reporting Items for Systematic reviews and Meta-Analyses, Page et al., 2022), el cual propone una lista de comprobación de requisitos para mejorar la calidad y la confiabilidad en la elaboración de revisiones sistemáticas en investigaciones científicas (Figura 3).

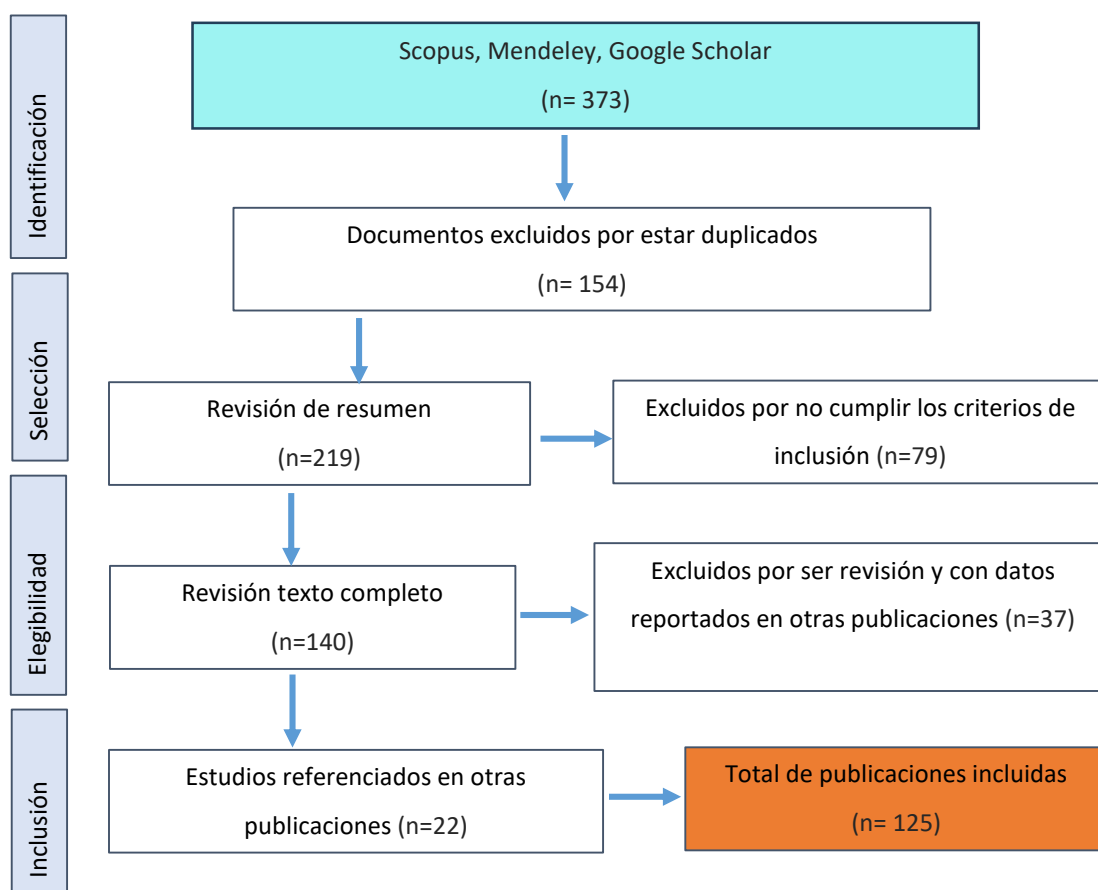


Figura 3. Diagrama que representa el proceso de la revisión sistemática realizada

2.2.1 Criterios de Inclusión:

Se incluyeron publicaciones generadas entre los años 1970-2024 para el POT, el cual abarca las Islas Revillagigedo, Clipperton, Pacífico Tropical Mexicano, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá,

Colombia e Islas Galápagos (Spalding et al., 2007) (Figura 4). La información de interés incluyó: la cobertura coralina, las tasas de calcificación de las especies de corales registradas en el POT, los parámetros de crecimiento coralino (densidad esquelética, extensión lineal), la calcificación secundaria (esclerobiontes), la producción bruta de CaCO_3 , las tasas de bioerosión de erizos, peces, bioerosión endolítica (macro y microbioerosión), densidad de peces y erizos bioerosionadores y el presupuesto neto de CaCO_3 .



Figura 4. Delimitación del Pacífico Oriental Tropical, según Spalding et al. (2007): área incluida en la revisión sistemática de información generada sobre los presupuestos de carbonatos.

2.2.2 Búsqueda de referencias:

Se revisaron las bases de datos de Scopus, Mendeley y Google Scholar utilizando las siguientes palabras clave: Carbonate and Coral Reef, Carbonate budget and Eastern Pacific, Bioerosion rate and Coral Reef, Coral Calcification. Adicionalmente, se incluyeron publicaciones referenciadas en los artículos que se revisaron y algunas tesis. Revisión y extracción de la información: Inicialmente se revisó el resumen de cada publicación para verificar que se cumplieran con los criterios de inclusión y decidir sobre la revisión completa del documento. Se construyó un conjunto de datos con aspectos como: grupo taxonómico estudiado, tema abordado, país, sitio, fecha de publicación, tasas de calcificación y tasas de bioerosión. Análisis de la información: con la información obtenida se realizaron análisis descriptivos con los cuales se pudo identificar temáticas mayormente estudiadas, así como, vacíos de información para el POT.

2.3 Contribución de los esclerobiontes al balance de carbonato de calcio en los arrecifes de Isla Espíritu Santo y Yelapa, Pacífico mexicano

2.3.1 Tasa de calcificación de esclerobiontes

Se utilizaron sustratos artificiales o unidades de acreción/calcificación (CAUs; Price et al., 2012; Alvarado-Rodríguez et al., 2019, 2022), las cuales están conformadas por cuatro superficies de PVC de 100 cm² (10 x 10 cm) y separadas por pares 1cm. Cada superficie representa un microhábitat diferente que simula algunas características reales que se presentan en la estructura arrecifal. La Superficie Superior Expuesta (SSE), orientada hacia arriba y completamente expuestas a la luz y a la acumulación de sedimentos. La superficie Superior Críptica (SSC), orientada hacia abajo y protegida de la luz directa y de los sedimentos. La Superficie Inferior Críptica (SIC), orientada hacia arriba y protegida de la radiación directa pero expuesta a la acumulación de sedimentos. La Superficie Inferior Expuesta (SIE), orientada hacia abajo y protegida de la luz directa y a la sedimentación (Price et al., 2012; Alvarado-Rodríguez et al., 2019). Las CAUs fueron desplegadas entre mayo-junio de 2021, a 6 m de profundidad, separadas del sustrato 10 cm y entre ellas 1 m. En total se expusieron 20 CAUs en cada sitio y se extrajeron cinco (n=5) aproximadamente cada 6 meses (n=4) (Tabla 1). Se utilizaron bolsas plásticas para retirar las CAUs (separando cada superficie) y se llevaron a congelar hasta su procesamiento en laboratorio.

Tabla 1. Tiempo de exposición de las CAUs en meses y días para Yelapa-Yel e Isla Espíritu Santo-IES.

Tiempo (meses)	Tiempo (días)	
	Yel	IES
6	158	153
12	419	329
18	531	517
24	746	716

Individualmente, cada superficie de la CAU fue sumergida en una solución de hipoclorito de sodio diluido con agua en una relación de 1:1 para retirar la materia orgánica y blanquear las estructuras calcáreas durante 24 horas. Posteriormente, se enjuagaron con agua potable y secaron en un horno a 60 °C durante 24-48 horas (e. g., Figura 5). La identificación y separación del material calcáreo a nivel de grupo

taxonómico: Briozoos, Algas coralinas costrosas (ACC), Foraminíferos, Moluscos, Poliquetos y Balanos, se realizó mediante la observación con un estereoscopio. Se pesó el carbonato depositado por cada grupo taxonómico en una balanza analítica ($\pm 0,001$ g). El resultado se dividió tanto por el área de la superficie de PVC (0.01 m^2) como por el tiempo (días) de inmersión de las CAUs para obtener la tasa de calcificación ($\text{g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ días}^{-1}$). Se realizaron las conversiones de g - kg y días - años para expresar la tasa de calcificación en $\text{kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$.

$$\text{Tasa de calcificación } (\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}) = \frac{p}{a \cdot t} \quad (1)$$

Donde p = peso seco de carbonato (kg), a = área de superficie de CAU (m^2), t = tiempo de inmersión de las CAUs (años).



Figura 5. Superficie Inferior Expuesta (SIE) de una CAU después de 12 meses de inmersión en la Isla Espíritu Santo - IES, cubierta principalmente por balanos y briozoos.

2.3.2 Cobertura de esclerobiontes

Para determinar el porcentaje (%) de cobertura a nivel de grupos taxonómicos, cada superficie de la CAU fue fotodocumentada después de ser blanqueada, enjuagada y secada. Las imágenes obtenidas fueron procesadas en CoralNet (recurso en la web para análisis de imágenes bénticas, Beijbom et al., 2015). Para esto, se superpusieron 100 puntos aleatorios y cada punto fue clasificado en una de las 7 categorías establecidas: 1) Algas coralinas incrustantes-ACC, 2) Poliquetos, 3) Moluscos, 4) Briozoos, 5) Balanos, 6)

Foraminíferos, 7) No colonizado-NC. La suma total de los puntos de una misma categoría representó el porcentaje de cobertura en cada superficie.

2.3.3 Caracterización ambiental

Para cada sitio, se caracterizó la variación temporal de la temperatura superficial del mar (TSM), la concentración de clorofila_a (Chl_a) y el coeficiente de atenuación difusa (Kd-490) como proxies de la productividad primaria y turbidez. Los datos se obtuvieron de imágenes satelitales del MODIS-Aqua de la base de datos OceanColor Web (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>) de la Administración Nacional de la Aeronáutica y del Espacio (NASA). Las imágenes representaron promedios semanales (abril de 2021 a junio de 2023) con una resolución espacial de 4km. Finalmente, se obtuvo la media y desviación estándar mensual y por el tiempo de inmersión de las CAUs siendo 6, 12, 18 y 24 meses.

2.3.4 Análisis de datos

Para identificar diferencias en la tasa de calcificación total de esclerobiontes entre sitios (IES, Yelapa) y tiempo de inmersión de las CAUs (6, 12, 18 y 24 meses), se realizaron una serie de pruebas no paramétricas con el estadístico Scheirer Ray Hare (Scheirer et al. 1976). Adicionalmente, se realizó el mismo análisis en cada sitio con la tasa de calcificación a nivel de grupo taxonómico en las superficies (SSE, SSC, SIC, SIE) y tiempo de inmersión de CAUs. Para identificar donde se encontraban las diferencias significativas se realizaron pruebas *post hoc* de Dunn's (IC=95%). Los datos de cobertura de esclerobiontes expresada en porcentajes fueron analizados a nivel de grupo taxonómico siguiendo el mismo procedimiento realizado para los datos de las tasas de calcificación. Para representar la configuración del ensamblaje de los esclerobiontes en las superficies y tiempo de inmersión de las CAUs en cada sitio, se realizó un escalado multidimensional no métrico (nMDS) mediante la construcción de una matriz de disimilitud de Bray-Curtis basada en los datos de tasas de calcificación y porcentaje de cobertura de los esclerobiontes a nivel de grupo taxonómico.

2.4 Balance de Carbonato calculado a partir del enfoque basado en censos en los arrecifes de Isla Espiritu Santo, Isla Marietas y Yelapa, Pacífico mexicano

2.4.1 Trabajo de campo

La toma de datos se realizó siguiendo la metodología Reef Budget en la versión para el POT versión 1.0 (Perry et al., 2024), usando tasas de calcificación y bioerosión reportadas para especies de la región (Eakin, 1996; Alvarado et al., 2017; López-Pérez y López-López, 2016; Medellín-Maldonado et al., 2016) y desarrollando el siguiente protocolo:

2.4.2 Producción bruta de CaCO_3

- Producción primaria de CaCO_3

Mediante el uso de transectos de 10 m de longitud ($n=5-12$, varió entre sitios) a 6 m de profundidad y con ayuda de 6 cuadrantes de 1m x 1m ($n=6$) se registró el porcentaje de cobertura de coral vivo (CCV) por especie, escombros y coral muerto por tratarse de sustratos vulnerables a la erosión (Perry et al., 2018a). Adicionalmente, con una cinta métrica y directamente debajo de la línea guía (transecto) se registró la longitud de la superficie (cm) cubierta por cada colonia de coral y la rugosidad de las mismas, cuantificando número de ramas y midiendo la longitud de cada una de ellas (colonias ramificadas). De acuerdo con la metodología Reef Budget, se tuvo en cuenta el tamaño y morfología de la colonia coralina, en la cuantificación de la producción de carbonato y se utilizaron las siguientes formulas:

Masivas

$$CPi = ((g + (x/\pi))^2 \pi - (x/\pi)^2 \pi) d \quad (2)$$

Submasivas

$$CPI = g.x.d \quad (3)$$

Incrustantes, Plato, foliosas

$$CPI = h(g.d) + 0.1g.x.d \quad (4)$$

Ramificadas, columnar

$$CPI = (x.c_a.g.d) + (x - c_a.x).0.1g.d \quad (5)$$

Donde,

CPI = carbonato producido por colonia i

g = tasa de crecimiento

x = longitud superficie de colonia

d = densidad del esqueleto

h = número de bordes de la colonia

c_a = proporción de las ramas axiales en crecimiento. Para esto se midió el tamaño de las colonias ramificadas y la longitud de las puntas en crecimiento de cada colonia.

-Para calcular la producción por transecto se usó la siguiente ecuación:

$$CP_j = \sum CP_1 + CP_2 + \dots + CP_n \quad (6)$$

-Para calcular la producción por arrecife se usó la siguiente ecuación:

$$G_{\text{prodj}} = CP_j / \left(\frac{10000}{l} \right) \quad (7)$$

Donde,

CP_j = carbonato producido por el transecto j

l = longitud del transecto.

Las tasas de crecimiento y densidad del esqueleto de las especies de coral se obtuvieron de Medellín-Maldonado et al. (2016).

$$CP_b = CP_c + CP_e \quad (8)$$

Donde,

CP_b = Producción bruta de CaCO_3

CP_c = Producción primaria de CaCO_3 (c=corales)

CP_e = Producción secundaria de CaCO_3 (e=esclerobiontes)

2.4.3 Bioerosión

- Bioerosión por erizos:

Se registró el número y tamaño de individuos (ancho de la testa) a lo largo de transectos de 25 m de longitud ($n=5-10$, varió según el sitio) examinando 1m a cada lado (25 x 2 m). Se identificaron los individuos a nivel de especie teniendo en cuenta las siguientes clases de tamaño: 21-40, 41-60, 61-80, 81-100 mm. Las tasas de bioerosión para diferentes especies se obtuvieron de publicaciones previas en el POT (Glynn, 1988; Herrera-Escalante et al., 2005; López-Pérez y López-López, 2016; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera,

1999) y posteriormente se utilizaron las siguientes ecuaciones para calcular la bioerosión para cada especie y clase de tamaño de erizos:

- Para *Diadema* spp. y *Centrostephanus* spp:

$$\text{Tasa de Bioerosión (g ind}^{-1} \text{ día}^{-1}) = 2 * 10^{-6} \cdot x^{3.3895} \quad (9)$$

- Para *Eucidaris* spp. y *Toxopneustes* spp:

$$\text{Tasa de Bioerosión (g ind}^{-1} \text{ día}^{-1}) = 2 * 10^{-6} \cdot x^{3.4367} \quad (20)$$

Donde,

x = diámetro (mm) de un erizo

- Bioerosión por peces:

Se realizaron observaciones en los transectos de 25 m de longitud y 2 m a cada lado del transecto (25 x 4 m), registrando la abundancia a nivel de especie, fase de vida y longitud total. Las clases de tamaño fueron: 11-20, 22-30, 31-40 y >41 cm. Las tasas de bioerosión para diferentes especies se obtuvieron de publicaciones previas en el POT (Glynn et al., 1972; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999; Palacios et al., 2014; Alvarado et al., 2017), posteriormente se utilizó la siguiente ecuación para calcular la bioerosión para cada especie y clase de tamaño de peces:

$$\text{Tasa de bioerosión (kg ind}^{-1} \text{ año}^{-1}) = v \cdot s_{prop} \cdot br \cdot d * 365 \quad (31)$$

Donde,

v = volumen de mordedura (cm³)

s_{prop} = proporción de mordeduras que dejan cicatriz

br = tasa de mordeduras (mordidas dia^{-1})

d = densidad del sustrato

- Macrobioerosión endolítica:

Se utilizaron datos publicados de la tasa de macrobioerosión por esponjas (Nava y Carballo, 2008; Carballo et al., 2013) y se estimó para el sustrato o área disponible para la bioerosión cuantificada en los transectos bentónicos. Esta área corresponde a todo el sustrato de carbonato muerto disponible para los organismos bioerosionadores, incluyendo lo cubierto por macroalgas o algas césped y coral vivo y excluyendo arena y rocas sin carbonato. Además de las esponjas y siguiendo el mismo método (estandarización con base en la disponibilidad del sustrato), también se consideraron las tasas de erosión de otros grupos macrobioerosionadores como gusanos poliquetos y bivalvos (Alvarado et al., 2017).

- Microbioerosión endolítica:

Se siguió el mismo método que para la macrobioerosión. Sin embargo, al no existir datos de microbioerosión en la región, se utilizaron las tasas del Indo-Pacífico (Perry et al., 2018a).

2.4.4 Producción Neta de CaCO_3

La producción neta de CaCO_3 (balance de carbonatos) se obtuvo mediante la diferencia entre la tasa de producción bruta y las tasas de bioerosión de cada grupo.

2.4.5 Análisis de datos

Se realizó inicialmente una organización de los datos y análisis descriptivos. Se verificaron los supuestos de normalidad con el test de Shapiro-wilk y homocedasticidad con el test de Bartlett. Se evaluó si existen diferencias de cada una de las variables (calcificación bruta, CCV, bioerosión por peces, erizos, macro y microbioerosión, presupuesto neto de carbonato) entre los diferentes sitios de cada arrecife y entre arrecifes (IES, IM y Yel). Para esto, se realizaron una serie de pruebas no paramétricas (Kruskal-Wallis) y paramétricas (ANOVA). Finalmente se realizaron pruebas de Dunn's o Tukey para identificar donde se encontraban las diferencias.

Capítulo 3. Resultados

3.1 Estado de conocimiento sobre el balance de Carbonatos en sistemas arrecifales del Pacífico Oriental Tropical

3.1.1 Desarrollo histórico y geográfico de los componentes del balance de CaCO_3 en el POT

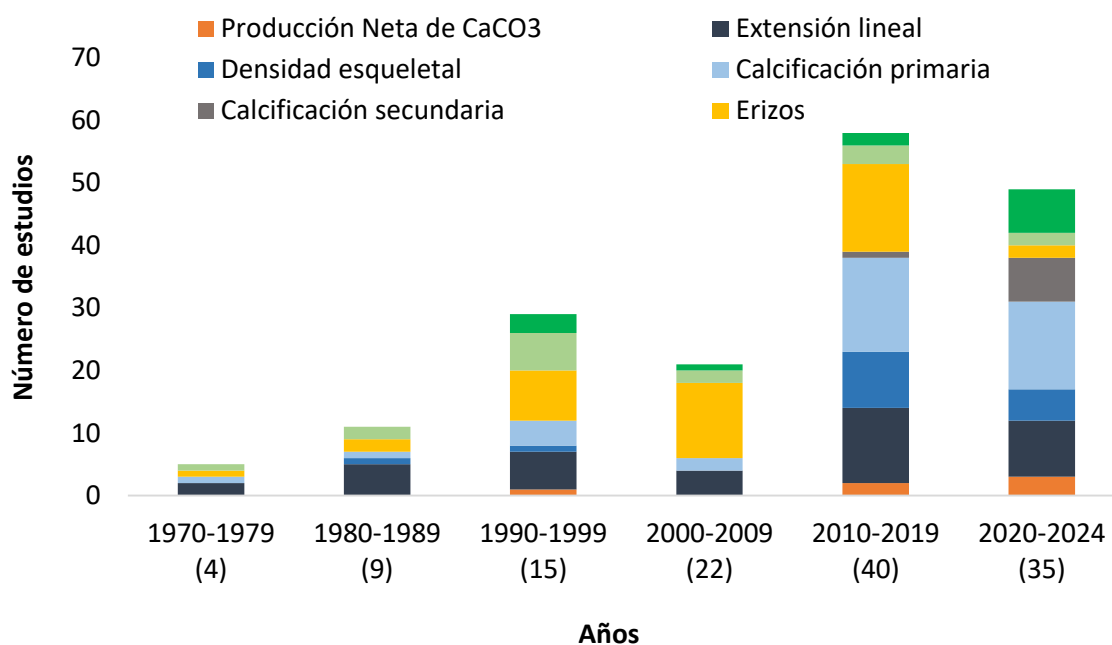


Figura 6. Resumen histórico del desarrollo de las diferentes temáticas en el Pacífico Oriental Tropical. Número de publicaciones con datos sobre: parámetros de crecimiento coralino (extensión lineal, densidad esquelética, tasa de calcificación coralina), tasas de calcificación secundaria (esclerobiontes), densidad y bioerosión de peces, erizos y endobioerosionadores y presupuestos netos de CaCO_3 . En paréntesis el número total de estudios para cada periodo. Nota: solo dos estudios reportan presupuestos netos considerando el aporte de todos los taxones involucrados.

En total, encontramos 125 publicaciones e identificamos que el >70% de los estudios se realizaron en las últimas dos décadas. Entre los años 1970s-1980s, los estudios fueron desarrollados en la región central de POT (Panamá, Costa Rica y Ecuador) abordando temas principalmente sobre el crecimiento coralino. Para los años 1990s-2000s el número de estudios sobre las temáticas de interés se triplicó. Durante estos años los estudios se enfocaron en la estructura y procesos de bioerosión de las poblaciones y peces y erizos. Se identificó el primer estudio que integra a diferentes taxones en las estimaciones del presupuesto neto de

CaCO₃. Para los años 2010s -2020s, continuó el interés por conocer los parámetros de crecimiento coralino incorporando el análisis del efecto de variables ambientales en las especies coralinas dominantes de arrecifes del POT. Igualmente, aumentó el estudio sobre erizos, pero con un enfoque particular en *Diadema mexicanum*. Durante esta última década se publicaron los primeros estudios sobre los presupuestos netos de carbonatos y la calcificación de otros calcificadores incrustantes (i. e., esclerobiontes) (Figura 6).

3.1.2 Producción de carbonatos

- Calcificación coralina

Durante el crecimiento coralino, se forman bandas de alta y baja densidad en el esqueleto de los corales, representando épocas de mayor o menor calcificación, como consecuencia de las condiciones ambientales del entorno donde se desarrollan (Knutson et al., 1972; Lough, 2010). Este patrón de bandas permite analizar los parámetros de crecimiento: (1) tasa de extensión esquelética (cm año⁻¹), (2) densidad esquelética (g CaCO₃ cm⁻³) y (3) tasa de calcificación (g CaCO₃ cm⁻² año⁻¹) (Dodge y Brass, 1984; Carricart-Ganivet et al., 2000; Carricart-Ganivet y Barnes, 2007). El estudio de estos parámetros en el POT se ha enfocado desde sus inicios a examinar estas teorías y a determinar las tasas de crecimiento para diferentes especies de coral que se encuentran bajo la influencia de condiciones ambientales particulares de esta región como lo son las surgencias, El Niño y la variación de temperaturas.

Los primeros estudios sobre la calcificación y crecimiento coralino para el POT fueron desarrollados en Panamá (Golfo de Panamá y Golfo de Chiriquí). Glynn y Stewart (1973) y Glynn (1977) estudiaron el efecto de la temperatura y las surgencias en la tasa de crecimiento de *Pocillopora damicornis*, reportando un cese en la calcificación durante las surgencias y con la disminución de la TSM (25-18.6°C). En los años 1980s los estudios sobre este tema continuaron en los arrecifes de Panamá, Costa Rica y Ecuador (Islas Galápagos) (Wellington y Glynn, 1983; Glynn y Wellington, 1983; Glynn et al., 1983; Glynn, 1985; Guzmán y Cortés, 1989). Wellington y Glynn (1983) con el interés de comprobar que las bandas de alta y baja densidad en los corales están mediadas principalmente por las variaciones estacionales de la temperatura (Highsmith, 1979), estudiaron el crecimiento de corales del género *Pavona* expuestos a diferentes temperaturas en lugares ambientalmente contrastantes (Golfo de Panamá y Golfo de Chiriquí). Encontraron que, los cambios en la densidad esquelética están mejor correlacionados con las variaciones en los niveles de luz en lugar de la fluctuación de la temperatura. Planteando así, que las bandas de alta densidad corresponden

a niveles de luz más bajos y a la producción de gametos. Concluyen que las bandas esqueléticas están influenciadas por factores endógenos (e. g., la reasignación de energía del crecimiento a la reproducción) o factores exógenos (e. g., la luz y la productividad). Por otra parte, Guzmán y Cortés (1989) investigaron el efecto de la estacionalidad (lluvias y secas) en el crecimiento coralino de *Porites lobata*, *Pocillopora damicornis*, *Pocillopora elegans*, *Pavona gigantea*, *Pavona clavus*, *Pavona varians*, *Gardineroseris planulata* y *Psammocora superficialis* reportando diferencias entre las temporadas, siendo el crecimiento mayor durante la temporada seca. Esta diferencia la atribuyen a la variación en la disponibilidad de luz, turbidez, salinidad y temperatura.

Para los años 1990s y 2000s los estudio sobre crecimiento coralino que reportan datos a nivel de especie fueron pocos (Eakin, 1996; Glynn, 1994; Glynn et al., 1996; Jiménez y Cortés, 2003; Vargas-Ángel et al., 2001; Matthews et al., 2008). Durante este periodo identificamos los primeros trabajos donde se cuantificó la producción bruta de carbonato a nivel de arrecife (Eakin, 1996; Calderón-Aguilera et al., 2007; 1996; Herrera-Escalante et al., 2005; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999). En su mayoría, la cuantificación de la producción bruta de carbonato se ha registrado siguiendo el método propuesto por Chave et al. (1972), que estima la producción de carbonatos como el producto de la tasa de calcificación de las especies coralinas (extensión lineal * densidad esquelética) y la cobertura de coral vivo. Sin embargo, este método conlleva a errores en las estimaciones, ya que asume una superficie plana e ignora que los arrecifes de coral son estructuras rugosas tridimensionales, cuya complejidad topográfica varía tanto dentro como entre arrecifes en función de la composición bentónica (e. g., abundancia de diferentes morfotaxones de coral) y la estructura geomorfológica (e. g., espolones y surcos). Por lo tanto, para determinar con precisión la superficie cubierta por la biota calcificante, debe tenerse en cuenta esta complejidad topográfica (Perry et al., 2024).

En los últimos años (2010-2024), la información generada sobre este tema aumentó considerablemente. Identificamos que, cerca del 90 % de los estudios han sido desarrollados en arrecifes del Pacífico mexicano (e. g., Cabral-Tena et al., 2013; 2020; 2023; López-Pérez y López-López, 2016; Medellín-Maldonado et al., 2016; Tortolero-Langarica et al., 2016a; 2017a; 2019; 2020; Calderón-Aguilera et al., 2007; Norzagaray-López et al., 2015; 2024; Martínez-Castillo et al., 2022). Sin embargo, estas investigaciones están enfocadas en demostrar las teorías iniciales, con la variación de que se han estudiado especies diferentes a *Pocillopora* spp. Cabral-Tena et al., 2013, indagaron sobre la existencia de diferencias en la tasa de calcificación entre machos y hembras del coral *Porites panamanensis*, identificando una mayor extensión lineal en colonias macho y similar densidad del esqueleto entre géneros. Trabajos más recientes utilizan las diferentes métricas de crecimiento coralino como indicador de la efectividad de los programas de

restauración coralina (e. g., Rodríguez-Troncoso et al., 2023a, 2023b; Tortolero-Langarica et al., 2023; Gómez-Petersen et al., 2023).

En resumen, identificamos estudios que dan información sobre los parámetros de crecimiento de 17 especies (Anexos Tabla 9), cabe mencionar que para el POT se reconocen cerca de 33 especies de corales scleractinios (*Porites rus*, *Psammocora contigua*, *Acropora valida*, *Siderastrea glynni*, *Cycloseris distorta*, *Leptoseris papyracea*, aún en discusión la validez de estas especies) (Ver Glynn et al., 2017a). No tenemos información disponible sobre especies como *Pavona frondifera*, *P. chiriquiensis*, *P. maldivensis*, *P. minuta*, *P. duerdeni*, *Pocillopora effusa*, *P. woodjonesis*, *Porites svedrupi*, *P. evermanni*. A pesar de que estas especies presentan una abundancia reducida o limitada distribución, conocer los patrones de crecimiento de todas las especies calcificantes permitirá afinar las cuantificaciones de los presupuestos de carbonatos para diferentes sitios del POT.

- Calcificación de esclerobiontes

Los calcificadores secundarios o esclerobiontes, además de contribuir con la producción bruta de carbonato (Logan, 1961; Chave et al., 1972; Stearn et al., 1977; Perry, 1999), facilitan otras funciones ecológicas y geomórficas ya que, promueven la acumulación de arrecifes al colonizar sustratos, depositar carbonato de calcio, estabilizar y fortalecer la estructura y matriz del arrecife existente (Morse et al., 1988; Rasser y Riegl, 2002; Mallela, 2007), unen partículas sedimentarias (Rasmussen et al., 1993), facilitan o promueven el asentamiento larvario de corales hermatípicos y otros organismos de arrecifes (Fabricius y De'ath, 2001; Mallela, 2007; Mason et al., 2011). Desempeñan un papel crucial en el mantenimiento de balances positivos de carbonatos en los arrecifes, especialmente en aquellos donde disminuye la calcificación de los corales después de una perturbación (Mallela, 2013; Reis et al., 2016; Morgan y Kench, 2017; Vargas-Ángel et al., 2019; Alvarado-Rodríguez et al., 2019; Nava et al., 2022; Cornwall et al., 2023). Algunos autores, reportan que la calcificación de los esclerobiontes representa el 7% de la calcificación de los corales ramificados en el Pacífico mexicano (Alvarado-Rodríguez et al., 2019) y entre el 1 y 11% en la región del Indo-Pacífico (Browne et al., 2013; Dee et al., 2021).

En la región del Pacífico Oriental Tropical, los estudios identificados sobre este tema son pocos, muy recientes y principalmente han sido desarrollados en México (Anexos Tabla 9). Alvarado-Rodríguez et al. (2019, 2023) han indagado sobre el efecto de las condiciones ambientales en la variación espacio-temporal de la producción de carbonatos en dos arrecifes de Zihuatanejo-Guerrero y concluyen que la contribución de los esclerobiontes varía según el nivel de exposición ambiental y la calidad del agua, siendo el sitio con

mayor impacto ambiental y el microhábitat más protegido de la sedimentación y de la luz los de mayor producción de carbonatos. Así mismo, Alvarado-Rodríguez et al. (2021), identificaron que los esclerobiontes alcanzan su punto máximo de calcificación a los seis meses y luego disminuye lentamente. Alvarado-Rodríguez et al. (2022) estudiaron el efecto de diferentes sustratos artificiales (terracota y PVC) en Bahía de los Ángeles - Golfo de California y en el Islote Zacatoso – Zihuatanejo, México, pero no observaron una diferenciación clara por el tipo de sustrato. Nava et al. (2022), evaluaron el efecto del ENSO en los ensambles de esclerobiontes y observaron que, mientras algunos grupos disminuyen la tasa de calcificación debido a las altas temperaturas, otros aumentan y mantienen el sistema en equilibrio. Orrante-Alcaraz et al. (2023) evaluaron el efecto de la estacionalidad en la calcificación secundaria considerando las incrustaciones en masa en Isla Isabel (PNII) y reportan que no hay diferencias en la tasa de calcificación, pero si en los ensamblajes de los calcificadores. Enoch et al. (2021) examinaron la variación en cobertura de esclerobiontes comparando sitios con diferencias en cuanto a la exposición de eventos de surgencias en Panamá. El estudio de los esclerobiontes se ha realizado por medio del uso de sustratos artificiales y con variación en el tiempo de exposición de los sustratos. La cuantificación del material calcáreo en su mayoría se ha realizado agrupando a los esclerobiontes y pocos han realizado las estimaciones a nivel taxonómico (Alvarado-Rodríguez et al., 2019, 2022, 2023; Pareja-Ortega et al., 2025). Las tasas de calcificación para los esclerobiontes en conjunto en el Pacífico mexicano, oscilan entre 0.30 – 3.65 kg de $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Alvarado-Rodríguez et al., 2019, 2021, 2022, 2023, Nava et al. 2022; Orrante-Alcaraz et al., 2023; Pareja-Ortega et al., 2025; Borbón-Fuentes, 2025) (Anexos Tabla 10).

El estudio de los esclerobiontes para el POT es incipiente y aún es poca la información que se tiene sobre la dinámica temporal y espacial de estos organismos y su contribución en los presupuestos de carbonatos. Con este trabajo contribuimos con el conocimiento de los patrones de calcificación de cada grupo taxonómico incrustante para dos sitios del Pacífico mexicano y dado a su importancia en el desarrollo de los arrecifes, consideramos pertinente la inclusión de los esclerobiontes en las cuantificaciones de los presupuestos de carbonatos.

3.1.3 Bioerosión

La bioerosión es la eliminación y descomposición de materiales geológicos por la acción de organismos vivos (Neumann, 1966; Hutchings, 1986; Tribollet et al., 2011). Es un proceso que desempeña un papel importante en la sedimentación de los arrecifes, en el mantenimiento de la diversidad mediante la creación de hábitats y en los ciclos biogeoquímicos (reciclaje de Ca^{2+} y C disuelto) (Tribollet y Golubic,

2011). Este es un proceso natural que ocurre en todos los arrecifes de coral, con las tasas de bioerosión y organismos responsables cambiando a lo largo de las diferentes zonas del arrecife (Eakin, 2001; Perry et al., 2008; Hutchings, 2011). Este proceso presenta variaciones a nivel espacial y temporal, y dependiendo de los factores abióticos (turbidez de agua, sedimentación, disponibilidad de nutrientes, profundidad y distancia desde la costa) y bióticos (productividad, características estructurales del arrecife, composición, densidad y estilo de vida de los taxones bioerosivos) (Londoño-Cruz et al., 2003; Alvarado et al., 2016a). Además, las perturbaciones naturales (mareas bajas, las tormentas y El Niño y La Niña) y los impactos antropogénicos (contaminación orgánica, sedimentación excesiva y daño mecánico) relacionados con la pérdida de la cubierta de coral pueden aumentar la proliferación de especies bioerosivas (Londoño-Cruz et al., 2003; Cortés y Reyes-Bonilla, 2017).

- Bioerosión por erizos

Los erizos de mar, en su proceso de alimentación o pastoreo, erosionan el sustrato de los arrecifes de coral, ocasionando la pérdida de la matriz arrecifal (Ogden, 1977; Jiménez y Cortés, 2001; Lozano-Cortés, et al., 2011). Se ha estimado que los erizos son responsables de más del 80 % de la erosión de los arrecifes en algunas áreas (Scoffin et al., 1980, Bak et al., 1984). Su impacto depende de la especie involucrada, el tamaño y la densidad poblacional (Bak, 1994).

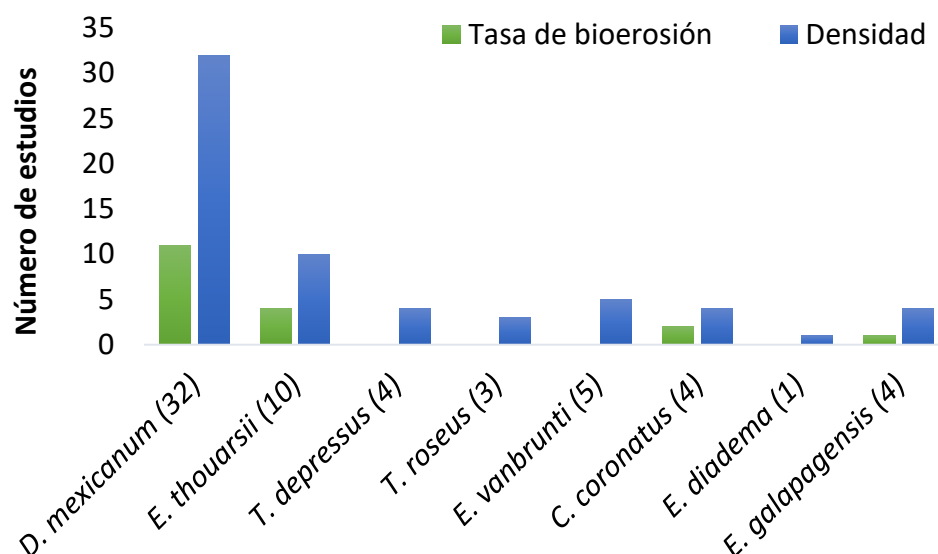


Figura 7. Número de estudios con datos sobre densidad (ind m^{-2}) y tasas de Bioerosión ($\text{g ind}^{-1} \text{dia}^{-1}$, $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$) para diferentes especies de erizos del POT. En paréntesis el total de estudios para cada especie.

En el POT, el estudio sobre los erizos de mar ha estado enfocado en la dinámica y distribución poblacional de las especies más abundantes como *Diadema mexicanum* y *Eucidaris thouarsii*, principalmente, reportando las densidades (ind m^{-2}) (e. g., Glynn, et al., 1982; Alvarado et al., 2011; 2016b; Alvarado y Chiriboga, 2008; Alvarado y Fernández, 2005; Bedolla-Guzmán, 2007) y la variación poblacional después de un evento de El Niño (e. g., Glynn, 1988; Glynn et al., 1996; Guzmán y Cortés, 1992; 2007; Enoch et al., 2021) o según la zona del arrecife (Glynn, 1988; Eakin, 1996). Son pocos los estudios que reportan las tasas de bioerosión a nivel de individuo ($\text{g ind}^{-1} \text{dia}^{-1}$) (Glynn et al., 1979; Glynn, 1988, Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999; Toro-Farmer et al., 2004; Herrera-Escalante et al., 2005; López-Pérez y López-López, 2016) (Figura 7). En su mayoría, los estudios reportan la tasa de bioerosión a nivel de arrecife (e. g., Eakin, 1992; 1996; Herrera-Escalante, 2011; Lozano-Cortés, 2011; Alvarado et al., 2016a; Cabral-Tena et al., 2023).

Gran parte de los datos encontrados han sido generados para arrecifes de México, las tasas de bioerosión reportadas han sido cuantificadas mediante el análisis de materia fecal y contenido estomacal, esta variación en métodos se refleja en el rango de variación amplio de las tasas de bioerosión encontradas para algunas especies. Se pudieron identificar las tasas de bioerosión para *Diadema mexicanum* la cual oscila entre $0.39\text{--}2.25 \text{ g CaCO}_3 \text{ ind}^{-1} \text{dia}^{-1}$ (Guzmán y Cortés, 1992; Lozano-Cortés et al., 2011), estos datos están representados en 13 estudios y es la especie más estudiada, en comparación con *Eucidaris thouarsii* para la que reportan tasas entre $0.4\text{--}1.98 \text{ g CaCO}_3 \text{ ind}^{-1} \text{dia}^{-1}$ (Glynn et al., 1979; Glynn, 1988), identificadas en tres estudios con más de dos décadas de antigüedad. Para *Centrostephanus coronatus* se identificaron dos estudios que reportan tasas de bioerosión entre $0.075\text{--}0.45 \text{ g CaCO}_3 \text{ ind}^{-1} \text{dia}^{-1}$ (Toro-Farmer et al., 2004, Lozano-Cortés et al., 2011) y para *Eucidaris galapagensis* una tasa de bioerosión de $1.98 \text{ g de CaCO}_3 \text{ ind}^{-1} \text{dia}^{-1}$ (Glynn, 1988) (Figura 7, Anexos Tabla 11). No se identificaron estudios con estimaciones de las tasas de bioerosión de *Tripneustes depressus*, *Toxopneustes roseus*, *Echinometra vanbrunti* y *Echinothrix diadema*, especies que generalmente exhiben unas bajas densidades poblacionales en comparación con *D. mexicanum* y *E. thouarsii*. Algunos estudios fueron desarrollados con más de tres décadas de antigüedad y es probable que los procesos difieran -debido a los cambios de las condiciones ambientales- de los arrecifes modernos, por lo que las tasas de bioerosión cuantificados podrían no representar condiciones actuales.

- Bioerosión por Peces

Varias especies de peces contribuyen a la erosión del sustrato arrecifal ya sea directamente al alimentarse del tejido coralino (Coralívoros: desnudan y fragmentan los corales), de algas (herbívoros: desgastan y

eliminan el sustrato) o de bioerosionadores internos (Invertívoros: que rompen los esqueletos de coral cuando buscan infauna asociada) (Glynn et al., 1972; Alvarado et al., 2017).

Los peces loro (familia Scaridae) son herbívoros clave y coralívoros ocasionales que causan bioerosión al raspar o morder los esqueletos de coral. Algunas especies poseen placas dentales fuertes adaptadas para la excavación del sustrato y pueden causar una erosión extensa de los arrecifes y producir grandes cantidades de sedimentos (Bellwood y Choat, 1990). En los arrecifes POT, las especies comunes de escaridos (*Scarus ghobban* y *Scarus rubroviolaceus*) raspan y desgastan los esqueletos de coral mientras buscan alimento, lo que generalmente es menos destructivo que los mecanismos de excavación (Bellwood y Choat, 1990). Un estudio en Isla Gorgona, Colombia, identificó que la bioerosión causada por *Scarus ghobban* varió entre las zonas de arrecifes y presentó una correlación con la abundancia de peces y la distancia a la costa, siendo más altas en la parte plana del arrecife, disminuyendo progresivamente desde el arrecife posterior hasta la pendiente del arrecife (Jiménez, 1999). En los arrecifes de coral de la Isla Gorgona, Colombia, tanto *Scarus ghobban* como *Scarus rubroviolaceus* son los peces herbívoros dominantes en esta isla (Zapata y Morales, 1997), para la cual, se cuantificó que una población de *S. ghobban* (1544 ind ha^{-1}) puede causar una bioerosión de $1.59 \pm 0.76 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, una tasa de bioerosión relativamente alta en el arrecife, y en comparación con las tasas calculadas para raspadores de sustrato en otros lugares (Jiménez, 1999; Cantera et al., 2001).

Los peces globo (familia Tetraodontidae) son coralívoros que raspan y muerden las puntas de las ramas de coral, eliminando el esqueleto del coral. Se alimentan principalmente de corales ramificados y en menor medida, de especies masivas (Glynn y Wellington, 1983). En el POT, la coralivoría del pez globo *Arothron meleagris* puede eliminar hasta el 16 % del carbonato anual producido por las comunidades coralinas locales (Palacios et al., 2014). Aunque los peces globo pueden causar daños considerables a colonias de coral individuales, su impacto en los procesos de bioerosión a nivel de arrecife parece ser menor (Glynn y Manzello, 2015). Un estudio en Panamá reportó una pequeña población de *Arothron meleagris* (40 ind ha^{-1}) que removió solo 34 g de masa de coral (tejido blando y esqueleto) $\text{m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Glynn et al., 1972). En Cabo Pulmo, México, las poblaciones de *A. meleagris* tienen un bajo impacto en la salud de los corales y la bioerosión de los arrecifes, removiendo en total $16.4 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999). *Arothron meleagris* no es abundante en los arrecifes de Cabo Pulmo (las densidades medias son 39 ind ha^{-1}) y se encontró que los tejidos de coral son un componente pequeño de las dietas de estos peces (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999; Moreno et al., 2009).

Los peces ballesta (familia Balistidae) se alimentan de la fauna asociada a los corales (e.g., bivalvos, gasterópodos, equinoides y crustáceos) y excavan material carbonatado durante su alimentación al extraer invertebrados de los esqueletos coralinos, principalmente bivalvos litófagos (Glynn et al., 1972; Francisco, 2000). Para el POT, se han calculado las tasas de bioerosión de los peces ballesta en el arrecife de Playa Blanca en la Isla Gorgona, y las tasas entre especies corresponden a su abundancia local. El pez ballesta más abundante, *Sufflamen verres* ($270 \pm 351 \text{ ind ha}^{-1}$), remueve hasta $1.13 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; una población moderadamente abundante de *Pseudobalistes naufragium* ($30 \pm 47 \text{ ind ha}^{-1}$) erosiona $0.62 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; mientras que *Balistes polylepis*, causa una bioerosión menor (Francisco, 2000; Cantera et al., 2001). Los parches de coral vivo dañados por peces ballesta son fácilmente colonizados por algas y diversos taxones endolíticos (e. g., sipínculos, poliquetos, cirrípedos y bivalvos) y luego son vulnerables a una mayor bioerosión por herbívoros epilíticos (Cantera et al., 2001).

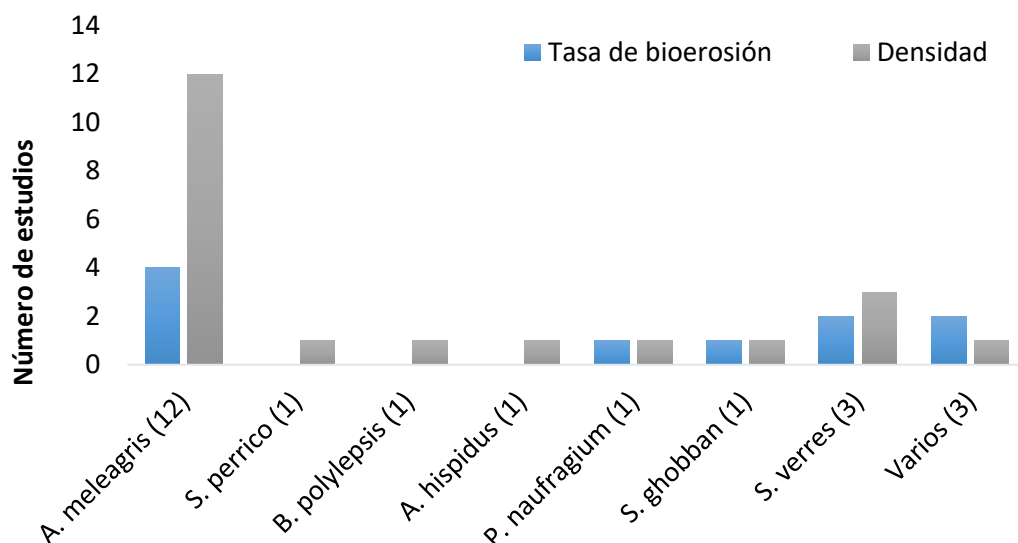


Figura 8. Número de estudios con datos sobre densidad (ind m^{-2}) y tasas de bioerosión ($\text{g ind}^{-1} \text{ día}^{-1}$, $\text{kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) para diferentes especies de peces bioerosionadores del POT. En paréntesis el total de estudios para cada especie.

El método más utilizado para calcular la bioerosión de peces se basa en las tasas de mordeduras específicas para cada tamaño y fase de vida (mordeduras d^{-1}), el volumen de mordedura (cm^3) y la proporción de mordeduras que dejan cicatrices (%) para cada especie. Se tiene conocimiento de que estas medidas pueden variar según el tipo de alimento y la profundidad del agua (Ong y Holland, 2010), así como por la microtopografía (superficies convexas, planas y cóncavas) (Bellwood y Choat, 1990) y por las condiciones ambientales y zona del arrecife (Hoey y Bellwood, 2009; Ong y Holland, 2010; Afeworki et al., 2013). Actualmente, los datos sobre estas métricas para especies del POT son escasos y por ello las estimaciones de la bioerosión por peces para esta región son limitadas (Figura 8, Anexo Tabla 12). Se necesitan

urgentemente más datos sobre las tasas de alimentación y las cicatrices de mordida para diferentes especies, sitios y entornos, de modo que se pueda tener mayor precisión en los modelos utilizados para predecir las tasas de bioerosión de peces para el POT.

- Bioerosión endolítica

Los bioerosionadores internos o endolíticos, se diferencian según el tamaño de perforación que causan a las estructuras calcáreas. Los microbioerosionadores (perforaciones $< 100 \mu\text{m}$) y macrobioerosionadores (perforaciones $> 100 \mu\text{m}$) (Tribollet y Golubic, 2011; Tribollet et al., 2019). Los microbioerosionadores son el primer grupo en invadir los esqueletos de coral y utilizan la disolución química para penetrar los esqueletos (Tribollet y Golubic, 2011), reduciendo la densidad y aumentando la porosidad (Leggat et al., 2019); dentro de esta categoría se encuentran las microalgas, cianobacterias y hongos (Pernice et al., 2020). El debilitamiento de los esqueletos por parte de los microbioerosionadores permite la penetración de macrobioerosionadores como bivalvos, poliquetos y esponjas (Tribollet y Golubic, 2011), los cuales emplean una combinación de acciones mecánicas y químicas para penetrar los esqueletos coralinos (Nava y Carballo, 2008; Glynn y Manzello, 2015).

La evaluación de la bioerosión interna es quizás la más difícil de realizar, en tanto que la mayoría de estos organismos infestan los corales por su base de crecimiento y penetran al interior del mismo (e. g., *Cliothisa deletrix* y *Pione lampa*) (Nava y Carballo, 2008), sin dejar evidencia superficial de su presencia y, por tanto, haciendo casi imposible la cuantificación de la cantidad de CaCO_3 removido de los sistemas (Schönberg et al., 2017). La información sobre la bioerosión interna en arrecifes es limitada a nivel global (Lange et al., 2020) y aún más, para el POT (Anexos Tabla 13). En el POT, Cabral-Tena et al. (2023) por medio del enfoque basado en censos del Reef Budget, cuantifican tasas de bioerosión endolítica de 5 y $0.65 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (macro y microbioerosionadores, respectivamente) para el arrecife La Entrega en Huatulco, México. En este estudio se emplearon datos de macrobioerosión por esponjas (Nava y Carballo, 2008; Carballo et al., 2013) para arrecifes del Pacífico mexicano, así como, tasas de bioerosión de gusanos y bivalvos (Alvarado et al., 2017). En la misma localidad y mediante el uso de sustratos experimentales, la implementación de rayos X y de manera complementaria, el método basado en censos, Medellín-Maldonado et al. (2023) cuantifican la macrobioerosión entre de $1.51 - 2.16 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ para especies ramificadas y de $0.53 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ para especies de coral masivos y una microbioerosión de 0.81 y $1.15 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, respectivamente.

3.1.4 Balance de carbonatos

Los trabajos sobre el balance de carbonatos considerando cada uno de los taxones responsables de la acreción y bioerosión de la estructura arrecifal (e. g., tasas de crecimiento y densidad de corales, calcificación de ACC, bioerosión de peces, bioerosión de erizos y bioerosión endolítica) son pocos. A la fecha encontramos tres estudios desarrollados en Panamá y México. Eakin (1996) cuantificó un balance neto de carbonatos de 0.6 y $0.1 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, implementando un modelo que incluye las estimaciones de los productores y erosionadores más significativos, así como la incorporación de sedimentos a la estructura arrecifal en diferentes zonas del arrecife. Por otro lado, estudios más recientes, realizados con la metodología del Reef budget con el enfoque basado en censos (la cual considera los diferentes taxones responsables de la producción y bioerosión del arrecife), estimaron una producción neta de carbonatos de $7.23 \pm 5.71 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en Huatulco, México (Cabral-Tena et al., 2023) y de 6.07 y $3.96 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en otros dos arrecifes de Huatulco con diferentes niveles de perturbación antropogénica (Medellín-Maldonado et al., 2023). Mientras que, Rodríguez-Ruano et al. (2023) compara la producción neta de carbonatos en dos zonas con diferencias en cuanto a la intensidad de los eventos de surgencias, reportando una producción neta mayor en la zona de surgencias fuertes (Golfo de Panamá = 8.8 ± 0.6 y $7.8 \pm 0.5 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) en comparación con la producción neta estimada en la zona de surgencias débiles (Golfo de Chiriquí = 4.7 ± 1 y $0 \pm 0.7 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$).

3.2 Contribución de los esclerobiontes al balance de carbonato de calcio en los arrecifes de Isla Espíritu Santo y Yelapa, Pacífico mexicano

3.2.1 Tasa de calcificación general

Considerando en conjunto todos los esclerobiontes, se cuantificó en Yelapa, una tasa de calcificación mínimo de $0.89 \pm 0.54 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ a los 12 meses y máxima de $1.14 \pm 0.72 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ a los 24 meses de exposición de las CAUs. Mientras que, en IES, la tasa de calcificación presentó un patrón temporal contrario, con una tasa de calcificación mínima de $0.67 \pm 0.57 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ al final del experimento (24 meses) y máxima de $1.75 \pm 0.94 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ a los 12 meses (Figura 9A, 9C). No se encontraron diferencias significativas en la tasa de calcificación de esclerobiontes entre sitios ($H=0.13$,

df=1, $p=0.71$), pero si hubo diferencias en el tiempo ($H=9.13$, $df=3$, $p=0.03$). Estas diferencias significativas se presentaron entre 6-12 meses ($Z=-2.84$, $p=0.026$) en IES (Anexo Tabla 14).

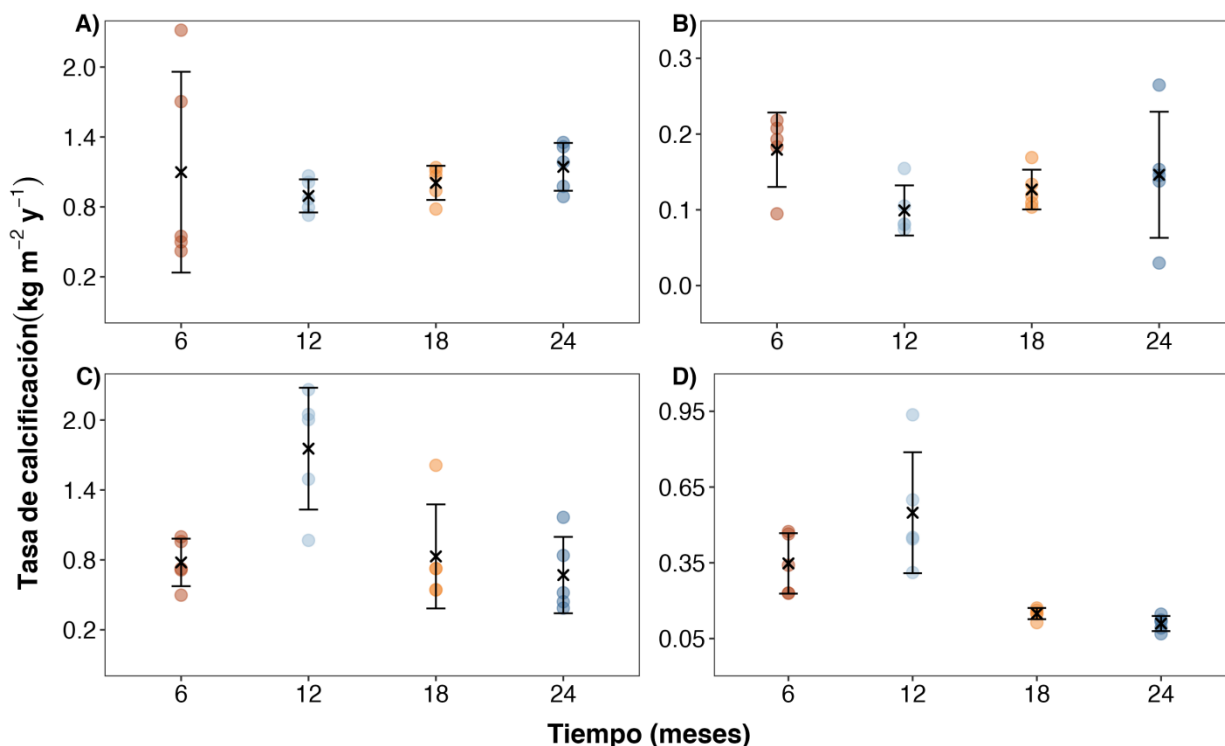


Figura 9. Tasa de calcificación promedio de esclerobiontes (kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹) (promedio $\pm$ SD). A) y C) esclerobiontes totales, B) y D) esclerobiontes sin balanos y moluscos. Para cada sitio (Yelapa: A y B, IES: C y D) y tiempo de inmersión de las CAUs (6, 12, 18 y 24 meses).

En cuanto a las superficies, en Yelapa, se registraron las tasas de calcificación más altas en la SIE a los 6 meses (2.47 ± 2.11 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹) y a los 24 meses (2.14 ± 0.63 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹). Las más bajas fueron en la SSE a los 6 meses (0.27 ± 0.17 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹) y en la SIC (0.47 ± 0.21 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹). De acuerdo con el análisis Scheirer Ray Hare, no hubo diferencias significativas en la tasa de calcificación (al separarlo por superficies) y el tiempo ($H=4.31$, $df=3$, $p=0.23$). Sin embargo, se encontraron diferencias entre las superficies ($H=17.2$, $df=3$, $p<0.001$) y con la interacción entre el tiempo y las superficies ($H=21.5$, $df=9$, $p=0.01$). Estas diferencias fueron identificadas entre la SIE-SIC ($Z=-3.027$, $p=0.015$) y SIE-SSE ($Z=3.87$, $p<0.001$) (Anexo Tabla 14).

En IES, la tasa de calcificación más alta se registró en la SSE (2.18 ± 0.97 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹), seguido por la SIE (2.00 ± 1.25 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹) a los 12 meses. Mientras que, la más baja fue en la SIC (0.16 ± 0.06 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹) a los 24 meses. Hubo diferencias en la tasa de calcificación al separarlo por superficies en el tiempo ($H=18.5$, $df=3$, $p<0.001$). Las diferencias fueron identificadas entre los 6 - 12 meses ($z=3.05$, $p=0.013$), 12 - 18 meses ($z=3.29$, $p<0.05$) y 12 - 24 meses ($z=3.93$, $p<0.001$). No hubo diferencias en las

superficies ($H=7.31$, $df=3$, $p=0.06$) ni en la interacción de los dos factores ($H=9.12$, $df=9$, $p=0.43$) (Anexo Tabla 14).

3.2.2 Tasa de calcificación a nivel de grupos taxonómicos

En Yelapa, los balanos presentaron una tasa de calcificación promedio de 0.63 ± 0.8 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, seguido por los moluscos con 0.27 ± 0.36 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y los briozoos con 0.04 ± 0.06 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Las ACC calcificaron, en promedio, 0.025 ± 0.029 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y en menor cantidad los poliquetos con 0.07 ± 0.09 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y los foraminíferos 0.001 ± 0.002 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Tabla 1). En cuanto 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 promedio en la SIE (1.37 ± 0.74 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), al igual que los briozoos (0.06 ± 0.05 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) y los poliquetos (0.11 ± 0.08 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$); mientras que, los moluscos presentaron la mayor calcificación en la SSC (0.49 ± 0.2 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) y las ACC en la SSE (0.04 ± 0.02 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) (Figura 10A). La tasa de calcificación de cada uno de los grupos taxonómicos presentó diferencias significativas entre las superficies de la CAU. Igualmente, se encontraron diferencias significativas en la tasa de calcificación de los moluscos ($H=11.58$, $p<0.05$), los briozoos ($H=18.14$, $p<0.001$) y las ACC ($H=22.12$, $p<0.001$) en el tiempo. Así como, en la tasa de calcificación de los balanos ($H=20.34$, $p=0.01$) y los foraminíferos ($H=23.5$, $p<0.05$) con la interacción de los factores tiempo y superficie (Anexo Tabla 15, Anexo Tabla 17).

En IES, la tasa de calcificación promedio de los balanos fue de 0.54 ± 0.61 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, seguido por los moluscos con una tasa promedio de 0.18 ± 0.26 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. En cuanto a las ACC, la tasa de calcificación promedio fue de 0.08 ± 0.11 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, la de los briozoos fue de 0.113 ± 0.11 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, mientras que, la calcificación de los poliquetos fue de 0.05 ± 0.08 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y la de foraminíferos fue de 0.04 ± 0.15 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Tabla 2). Los balanos presentaron tasa de calcificación la mayor en la SSE (0.88 ± 0.49 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), al igual que las ACC (0.14 ± 0.10 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), mientras que los briozoos y los poliquetos en la SIC (0.14 ± 0.08 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, 0.063 ± 0.062 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, respectivamente) y los moluscos en la SSC (0.28 ± 0.23 kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) (Figura 10B). La tasa de calcificación de los balanos ($H=14.42$, $p<0.05$) y las ACC ($H=9.3$, $p=0.02$) presentaron diferencias significativas entre las superficies. Igualmente, hubo diferencias en la tasa de calcificación a nivel de grupos en el tiempo, excepto en balanos y foraminíferos. La tasa de calcificación de los grupos taxonómicos no presentó diferencias significativas con la interacción de los factores tiempo y superficie.

Los moluscos ($H=5.31$, $p=0.02$), briozoos ($H=31.2$, $p<0.001$) y poliquetos ($H=9.99$, $p<0.05$) presentaron diferencias entre sitios (Anexos Tabla 15, Anexos Tabla 18).

Tabla 2. 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 tiempos de inmersión de las CAUs (6, 12, 18 y 24 meses) en Yelapa e Isla Espíritu Santo-IES.

Grupo Taxonómico	Tiempo (meses)	Tasa de calcificación ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$)		Cobertura (%)	
		Yelapa	IES	Yelapa	IES
Alga coralina incrustante	6	0.04 ± 0.04	0.167 ± 0.12	22.3 ± 20.1	37.9 ± 27.1
	12	0.028 ± 0.026	0.09 ± 0.14	20.4 ± 13.75	14.0 ± 15.2
	18	0.025 ± 0.026	0.007 ± 0.016	16.26 ± 14.3	7.9 ± 13.6
	24	0.007 ± 0.01	0.05 ± 0.07	7.26 ± 8.8	21.8 ± 23.2
Balanos	6	0.75 ± 1.28	0.34 ± 0.35	26.12 ± 24.8	7.63 ± 8.06
	12	0.56 ± 0.45	0.83 ± 0.75	26.48 ± 15.9	21.8 ± 16.8
	18	0.57 ± 0.56	0.57 ± 0.68	28.1 ± 20.01	24.9 ± 20.8
	24	0.63 ± 0.7	0.42 ± 0.48	30.31 ± 20.6	15.3 ± 15.9
Briozoos	6	0.09 ± 0.09	0.134 ± 0.132	11.7 ± 13.4	19.2 ± 18.2
	12	0.01 ± 0.007	0.17 ± 0.14	3.7 ± 3.3	36.46 ± 22.7
	18	0.04 ± 0.05	0.11 ± 0.05	9.53 ± 11.4	32.8 ± 17.6
	24	0.013 ± 0.014	0.04 ± 0.04	4.14 ± 5.65	23.1 ± 24.8
Foraminíferos	6	0.002 ± 0.002	0.009 ± 0.006	1.54 ± 2.5	1.39 ± 6.0
	12	0.001 ± 0.001	0.17 ± 0.23	0.81 ± 1.79	0.27 ± 0.99
	18	0.001 ± 0.002	0.0003 ± 0.0003	0.53 ± 1.23	0.16 ± 0.54
	24	0.0009 ± 0.001	0.0003 ± 0.0002	0.79 ± 1.35	0.26 ± 0.75
Moluscos	6	0.16 ± 0.3	0.09 ± 0.16	6.58 ± 12.8	5.11 ± 5.7
	12	0.24 ± 0.4	0.38 ± 0.35	$9.2 \pm 12.$	9.34 ± 8.01
	18	0.31 ± 0.37	0.11 ± 0.14	16.3 ± 14.2	5.68 ± 5.47
	24	0.36 ± 0.30	0.14 ± 0.24	22.9 ± 21.2	9.25 ± 19.1
Poliquetos	6	0.05 ± 0.06	0.04 ± 0.07	4.28 ± 7.5	1.28 ± 1.6
	12	0.06 ± 0.05	0.12 ± 0.11	6.13 ± 4.78	4.49 ± 5.42
	18	0.06 ± 0.05	0.04 ± 0.04	8.5 ± 6.38	2.59 ± 3.25
	24	0.12 ± 0.14	0.016 ± 0.026	12.65 ± 12	2.13 ± 3.68
No colonizado	6	-	-	27.4 ± 15.4	27.5 ± 21.7
	12	-	-	33.2 ± 11.33	13.6 ± 12
	18	-	-	20.7 ± 17.35	25.8 ± 17.15
	24	-	-	21.8 ± 19.9	28.15 ± 21.9

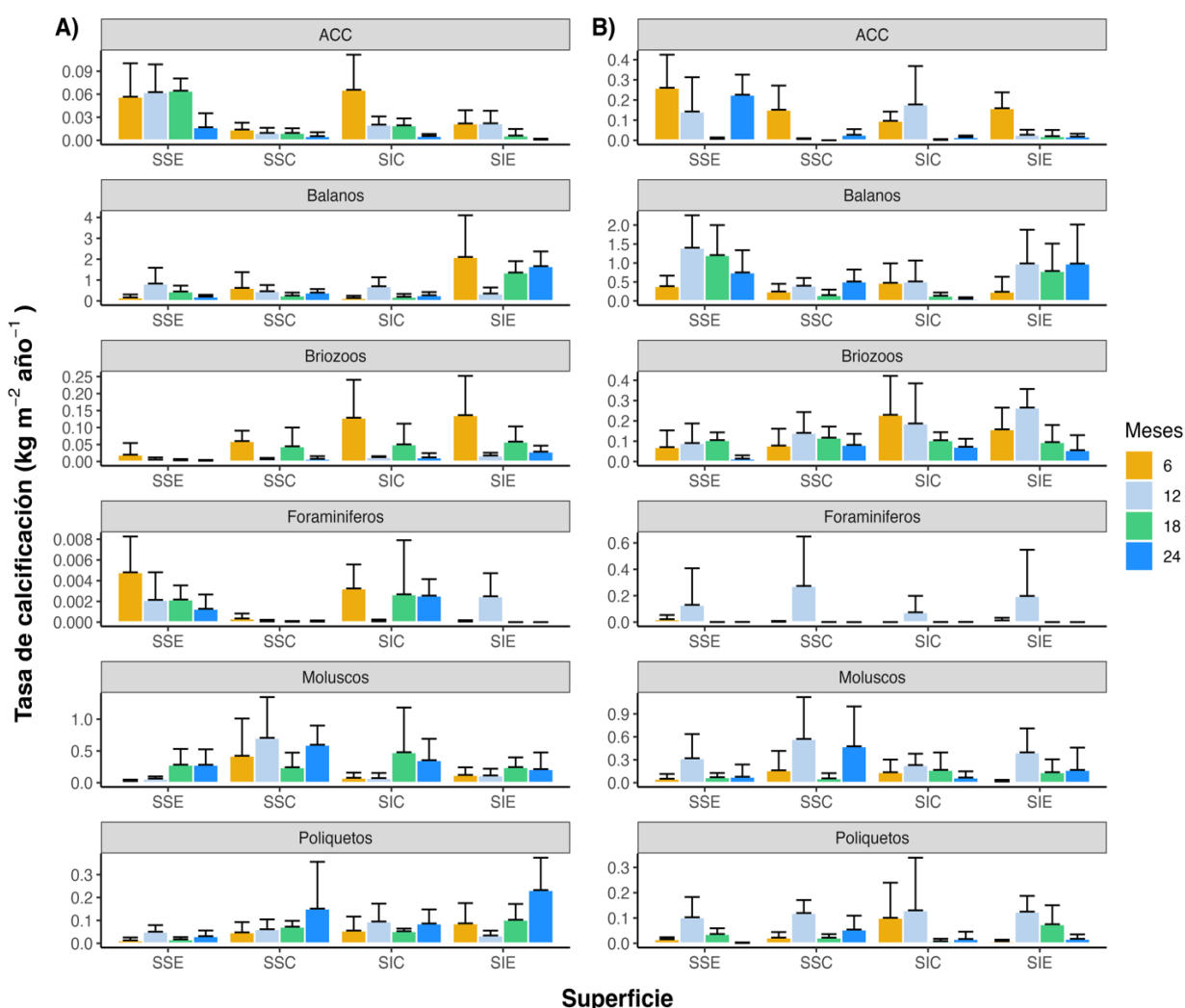


Figura 10. Tasa de calcificación (kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹) (promedio ± SD) de cada grupo taxonómico (Balanos, Moluscos, Briozoos, Poliquetos, ACC, Foraminíferos) en cada superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC= Superficie Superior Críptica; SIC= Superficie Inferior Críptica; SIE= Superficie Inferior Expuesta), tiempo de inmersión de las CAUs (6, 12, 18 y 24 meses) y sitio: A) Yelapa, B) Isla Espíritu Santo (IES).

3.2.3 Cobertura de esclerobiontes

En Yelapa, la cobertura de las CAUs estuvo dominada por los balanos con un promedio de 35.7 ± 22.4 %, presentándose la mayor cobertura en la SIE (73.1 %) y la menor en la SIC (13.8 %) a los 6 meses, seguidos por ACC con un promedio de 23.9 ± 22.2 con la mayor cobertura en la SSE (46.05 %) a los 18 meses y la menor en SSC (2.78 %) a los 24 meses (Tabla 2, Figura 11A). La cobertura de cada uno de los grupos taxonómicos presentó diferencias significativas entre las superficies de la CAU. Asimismo, se encontraron diferencias significativas en la cobertura de los moluscos ($H=18.27$, $p<0.001$), los poliquetos ($H=15.05$, $p<0.05$) y las ACC ($H=16.7$, $p>0.001$) en el tiempo. Los moluscos y poliquetos, presentaron una calcificación

con tendencia al aumento en el tiempo. Las ACC presentaron una tendencia a disminuir su calcificación con el tiempo (Tabla 2, Anexo Tabla 16, Anexo Tabla 19).

En IES los briozoos dominaron en cobertura con un promedio de 37.1 ± 27.1 % con la mayor cobertura en la SIE (55.9 %) a los 12 meses y la menor en la SSE (2.5 %) a los 24 meses, seguido por las ACC con un promedio de 27.5 ± 28.1 % con la mayor cobertura en la SSE (69.8 %) a los 6 meses y la menor en la SIE (5.0 %) a los 12 meses (Tabla 2, Figura 11B). La cobertura de cada grupo taxonómico presentó diferencias significativas entre sitios (excepto las ACC; $H=0.33$, $p=0.56$). La cobertura de la mayoría de los grupos taxonómicos presentó diferencias significativas entre las superficies de la CAU (excepto los moluscos y los foraminíferos). Se presentaron diferencias significativas en la cobertura de los balanos ($H=12.85$, $p<0.05$), los briozoos ($H=8.6$, $p=0.03$) y las ACC ($H=20.5$, $p<0.001$) en el tiempo. Los balanos y briozoos presentaron una tendencia al aumento de la calcificación con el tiempo y las ACC a disminuir (Tabla 2, Anexo Tabla 16, Anexo Tabla 20).

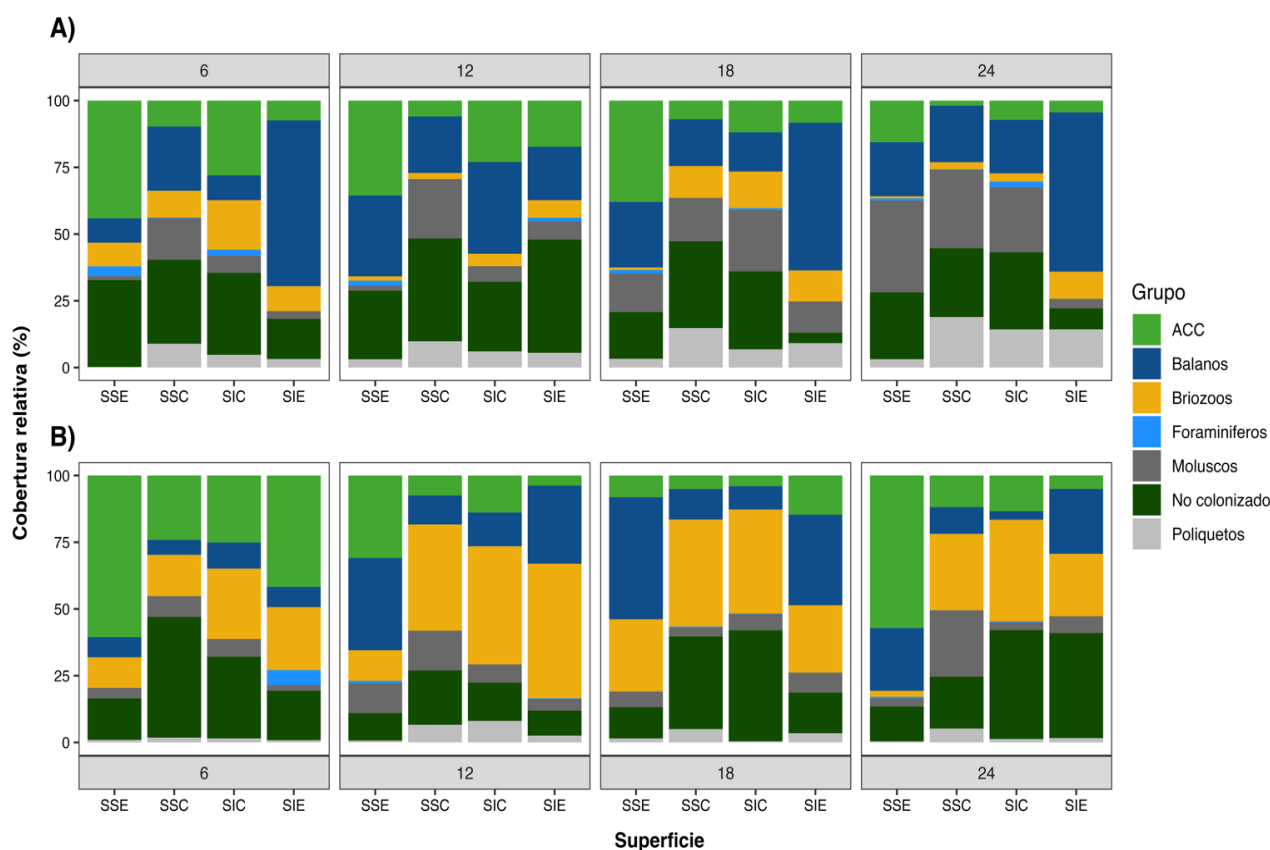


Figura 11. Cobertura relativa de esclerobiontes (%) en cada superficie (SSE=Superficie Superior Expuesta, SSC=Superficie Superior Críptica; SIC=Superficie Inferior Críptica; SIE=Superficie Inferior Expuesta) y tiempo de inmersión de las CAUs (6, 12, 18 y 24 meses) en cada sitio: A) Yelapa, B) Isla Espíritu Santo-IES.

La representación gráfica derivada del NMDs, considerando, tanto las tasas de calcificación como el porcentaje de cobertura de los grupos calcificadores, no mostró una diferenciación clara de la comunidad de los esclerobiontes entre las superficies y el tiempo de inmersión de las CAUs, en ningún sitio (Figura 12).

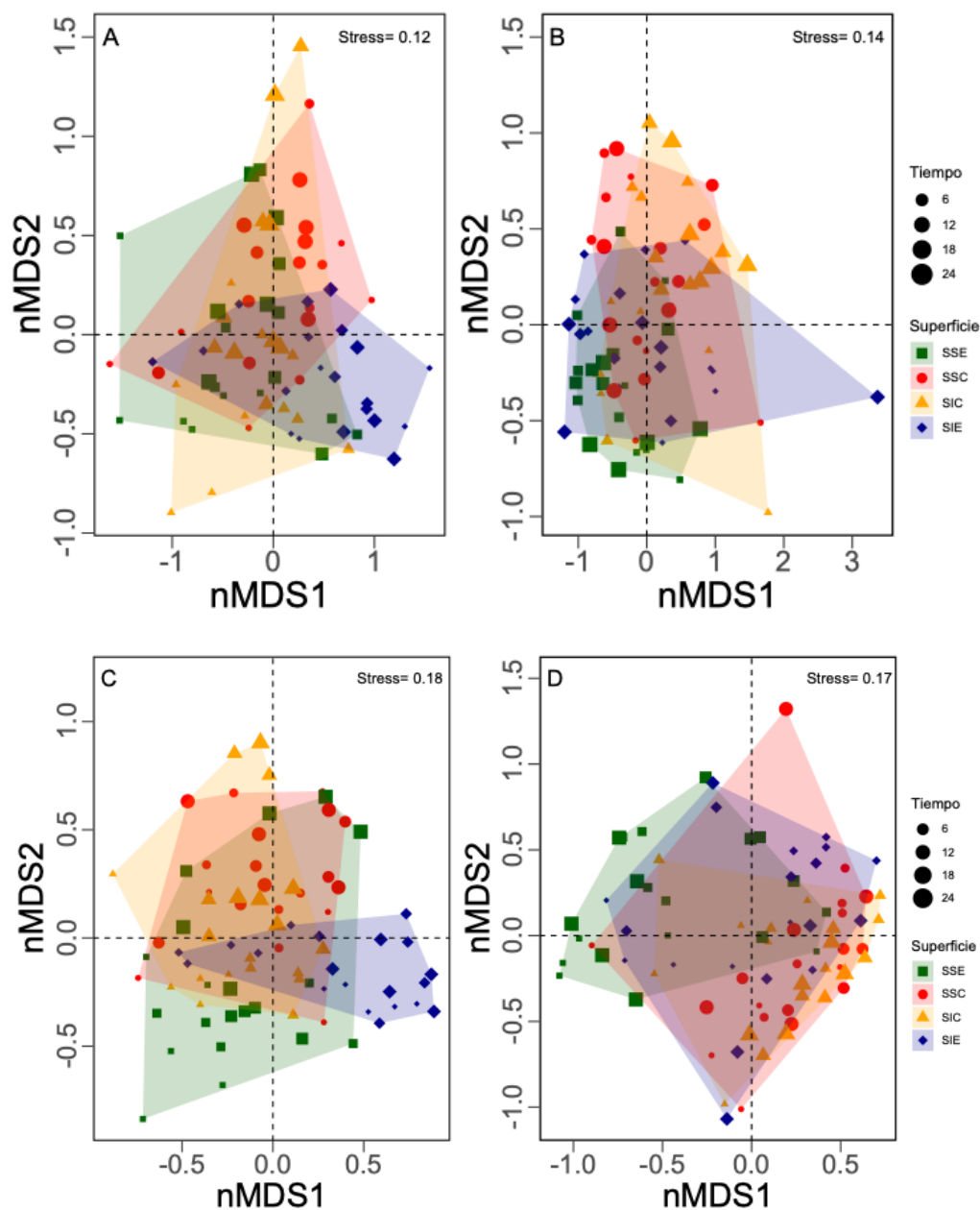


Figura 12. Gráficos del escalado multidimensional no métrico (nMDS) con datos de tasas de calcificación (kg m⁻² año⁻¹) (A y B) y datos de cobertura (%) (C y D) de los diferentes grupos de calcificadores incrustantes. A y C=Yelapa, B y D=IES, en los tiempos de despliegue de las CAUs = 6, 12, 18 y 24 meses y superficies (SSE=Superficie superior expuesta, SSC= Superficie superior criptica, SIC=Superficie inferior criptica, SIE=Superficie inferior expuesta).

3.2.4 Caracterización ambiental

La TSM presentó diferencias entre sitios ($X^2=19.78$, $p<0.001$) y tiempo de inmersión de las CAUs ($X^2=83.3$, $p=0.001$). La TSM fue más alta en Yelapa (29.4 ± 1.9 y 30.5 ± 0.6 °C) en comparación con IES (27.8 ± 2.9 y 28 ± 2.4 °C) a los 6 y 18 meses de inmersión de las CAUs. La concentración de Chl_a presentó diferencias significativas entre sitios ($X^2=19.2$, $p<0.001$) y tiempo de inmersión de las CAUs ($X^2=38.4$, $p<0.001$, $df=3$). En Yelapa, la Chl_a más alta fue de 3.9 ± 4.4 mg m⁻³, y en IES fue de 1.6 ± 0.9 mg m⁻³, durante los tiempos de muestreo 12 y 24 meses. De igual manera, se encontraron diferencias significativas en el Kd-490 entre sitios ($X^2= 9.03$, $p<0.05$) y tiempo de inmersión de las CAUs ($X^2= 39.7$, $p<0.05$). El Kd-490 más alto se presentó en Yelapa durante el último periodo de inmersión de las CAUs (24 meses) con 0.32 ± 0.26 m⁻¹, en comparación con IES, donde el mayor Kd-490 fue de 0.17 ± 0.15 m⁻¹ a los 12 meses (Figura 13).

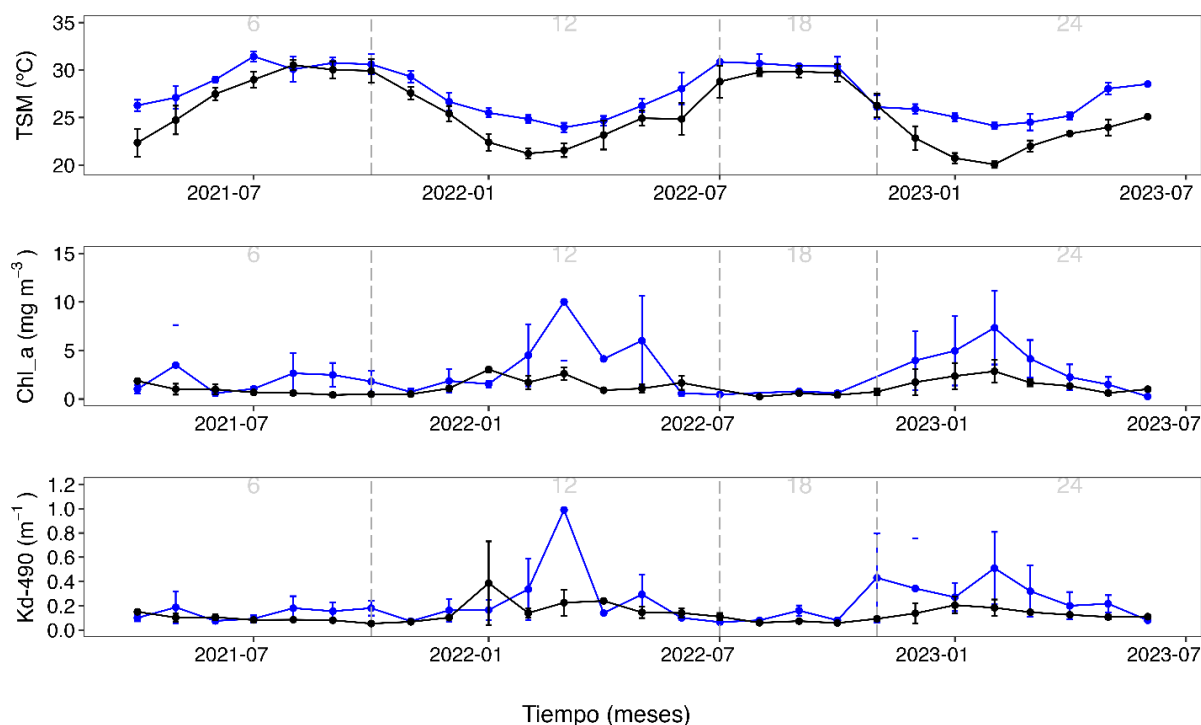


Figura 13. Promedios mensuales de la Temperatura Superficial del Mar - TSM (°C), Clorofila_a - Chl-a (mg m⁻³) y Coeficiente de atenuación difusa - Kd-490 (m⁻¹) para Yelapa (línea azul) e Isla Espíritu Santo (línea negra) y tiempo de exposición de las CAUs (6, 12, 18 y 24 meses)

3.3 Balance de Carbonato calculado a partir del enfoque basado en censos en los arrecifes de Isla Espíritu Santo, Isla Marietas y Yelapa, Pacífico mexicano

3.3.1 Producción bruta de CaCO_3

- Producción primaria de CaCO_3

Hubo diferencias significativas de la CCV entre arrecifes ($\chi^2=30.44$, $p<0.001$, $df=2$) y de la producción primaria de CaCO_3 entre arrecifes ($\chi^2=24.3$, $p<0.001$, $df=2$) (Figura 15A). En IES, la CCV fue de 54.2 ± 27.5 % (promedio $\pm$ SD). El sitio de mayor cobertura fue Las Navajas con 79.9 ± 17.9 % y Las Ballenas el de menor cobertura con 11.84 ± 11.53 %. La CCV en IES presentó diferencias significativas entre sitios ($F=19.95$, $p<0.001$, $df=5$). La producción bruta de carbonatos en IES fue de 11.56 ± 8.48 $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$ (promedio $\pm$ SD), presentando diferencias entre sitios ($\chi^2=31.8$, $p<0.001$, $df=5$). San Gabriel fue el sitio de mayor producción con 20.49 ± 11.22 $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{año}^{-1}$ y Las Ballenas con 11.84 ± 3.03 $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$ el de menor producción de carbonatos (Tabla 3).

En IM, la CCV fue de 35.2 ± 23.7 % (promedio $\pm$ SD). Zona de Restauración fue el sitio de mayor cobertura con 62.51 ± 10.74 %, mientras que, Túnel Amarradero fue el de menor cobertura con 7.57 ± 5.78 %. La CCV en IM presentó diferencias significativas entre los sitios ($F=8.37$, $p<0.001$, $df=5$). La producción bruta de carbonatos en IM fue de 10.86 ± 8.56 $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$, presentando diferencias entre sitios ($F=8.21$, $p<0.001$, $df=5$). Zona de restauración fue el sitio de mayor producción de carbonatos con 21.18 ± 5.22 $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$ y Túnel Amarradero el de menor producción con 1.59 ± 1.72 $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{año}^{-1}$ (Tabla 3).

En Yelapa, la CCV fue de 3.78 ± 6.02 % (promedio $\pm$ SD). El Basurero fue el sitio de mayor cobertura con 5.7 ± 7.79 %. No hubo diferencias significativas entre los dos sitios evaluados ($F=1.00$, $p=0.3$, $df=1$). *Porites* sp. presentó la mayor cobertura con 3.54 ± 5.8 % y *Pavona* sp. con 0.24 ± 0.77 %. La producción de carbonatos en promedio fue de 0.23 ± 0.17 $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$ (Tabla 3, Tabla 4).

Tanto en IES como en IM, *Pocillopora* sp. fue el de mayor cobertura con 43.09 ± 30.96 % y 32.23 ± 25.99 %, seguido por *Porites* sp. con 7.46 ± 11.87 % y $1.54 \pm 1.63 \pm 1.03$ % y *Pavona* sp. con 3.41 ± 9.95 % y 2.08 ± 5.49 % respectivamente (Tabla 4). Por consiguiente, la mayor producción de carbonatos fue de *Pocillopora* sp. con 10.94 ± 8.84 $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{año}^{-1}$ en IES y de 10.17 ± 8.78 $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{año}^{-1}$ en IM. Específicamente, *P. verrucosa* contribuyó con el 43% de la producción bruta de carbonatos en IES y con el 58 % en IM (Tabla 5).

- Producción secundaria de CaCO_3

La producción de carbonatos por parte de los calcificadores secundarios o esclerobiontes fue de $1.01 \pm 0.57 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en IES, $1.85 \pm 0.94 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en IM (Borbón-Fuentes, 2025) y $1.04 \pm 0.43 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en Yelapa (Tabla 2, Tabla 3, Figura 10).

En total, la producción bruta de CaCO_3 (calcificadores primarios + calcificadores secundarios) fue de $12.57 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en IES, $12.71 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en IM y de $1.27 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en Yelapa.

3.3.2 Bioerosión

- Bioerosión por erizos

La tasa de bioerosión por erizos no presentó diferencias significativas entre arrecifes ($X^2=0.76$, $p=0.68$, $df=2$) (Figura 14D). *Eucidaris thouarcii* y *Toxopneustes roseus* fueron las especies responsables de la mayor cantidad de bioerosión por erizos en los tres arrecifes (Tabla 6). En IES, la tasa de bioerosión fue de 0.42 ± 0.39 (promedio $\pm$ SD). El sitio Roca Swann presentó la bioerosión más alta con $0.86 \pm 0.33 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y Las Navajas fue el sitio con la bioerosión más baja con $0.05 \pm 0.05 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Tabla 3). La tasa de bioerosión de erizos en IES presentó diferencias significativas entre sitios ($X^2=36.87$, $p<0.001$, $df=5$). En IM, la tasa de bioerosión de erizos fue de 0.58 ± 0.6 (promedio $\pm$ SD). El sitio Túnel Amarradero presentó la bioerosión más alta con $1.40 \pm 0.44 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y Zona de restauración fue el sitio con la bioerosión más baja con $0.06 \pm 0.1 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Tabla 3). La tasa de bioerosión de erizos en IM presentó diferencias significativas entre sitios ($X^2=22.36$, $p<0.001$, $df=5$). En Yelapa, la tasa de bioerosión de erizos fue de 0.40 ± 0.19 (promedio $\pm$ SD). En el sitio el Basurero la bioerosión fue de $0.53 \pm 0.5 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, mientras que, en Las Palmitas fue de $0.28 \pm 0.22 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Tabla 3). La tasa de bioerosión de erizos en Yelapa no presentó diferencias significativas entre sitios ($X^2=2.79$, $p=0.09$, $df=1$).

Tabla 3. Resultados para cada elemento evaluado en los diferentes sitios dentro de cada arrecife (IES=Isla Espíritu Santo, IM=Islas Marietas, Yel=Yelapa). CO=Corralito, LB=La Ballena, LD=La Dispensa, LN=Las Navajas, RS=Roca Swann, SG=San Gabriel, CM=Cueva del Muerto, PA=Playa del Amor, PP=Plataforma Pavona, TA=Túnel Amarradero, ZR=Zona de Restauración, ZRs=Zona de Restauración sur, Bas=Basurero, LP=La Palmita. CCV=Cobertura de coral vivo (%), G = kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹ (Promedios ± SD).

Arrecife	Sitio	Rugosidad	CCV (%)	Calcificación (kg CaCO ₃ m ⁻² año ⁻¹)		Bioerosión (kg CaCO ₃ m ⁻² año ⁻¹)					Balance G
				Primaria	Secundaria	Macro	Micro	Peces	Erizos	Total	
IES	CO	1.22±0.13	46.50±19.53	12.27±7.39	-	1.74±0.60	0.13±0.04	0.24±0.43	0.38±0.41	2.49±0.92	9.78±8.04
	LB	1.04±0.09	11.84±11.53	3.03±3.31		3.15±0.27	0.23±0.02	5.44±7.99	0.34±0.12	9.16±0.33	-6.10±3.58
	LD	1.04±0.08	49.10±23.01	5.97±5.07		1.31±0.58	0.10±0.04	0.74±1.15	0.28±0.17	2.43±0.64	3.54±5.42
	LN	1.34±0.11	79.94±17.70	12.76±4.25		0.51±0.34	0.04±0.03	0.95±1.70	0.05±0.05	1.54±0.36	11.22±4.55
	RS	1.05±0.27	64.47±12.73	15.56±5.61		1.01±0.56	0.07±0.04	1.46±2.52	0.86±0.33	3.41±0.82	12.18±5.87
	SG	1.42±0.23	70.72±16.12	20.49±11.22		0.53±0.43	0.04±0.03	2.39±3.89	0.62±0.50	3.58±0.58	16.90±11.4
	Promedio	1.19±0.24	54.2±27.5	11.56±8.48	1.01±0.57	1.36±0.99	0.09±0.07	1.76±1.7	0.42±0.39	3.62±2.53	7.94±9.77
IM	CM	1.30±0.11	48.48±14.89	14.92±5.28	-	0.46±0.06	0.03±0.00	1.38±2.75	0.14±0.05	2.01±0.07	12.94±5.33
	PA	1.13±0.19	22.42±25.53	6.64±8.85		0.76±0.26	0.06±0.02	1.40±1.50	0.45±0.48	2.67±0.75	4.01±9.14
	PP	1.10±0.10	26.94±8.13	5.85±3.62		0.43±0.10	0.03±0.01	1.42±1.20	1.21±0.42	3.10±0.33	2.77±3.69
	TA	1.02±0.04	7.57±5.78	1.59±1.72		0.43±0.06	0.03±0.00	1.32±0.95	1.40±0.44	3.18±0.40	-1.57±1.75
	ZR	1.44±0.11	62.51±10.74	21.18±5.22		0.59±0.14	0.04±0.01	3.42±6.29	0.06±0.10	4.11±0.10	17.09±5.31
	ZRs	1.32±0.15	47.7±19.88	14.97±6.82		0.55±0.12	0.04±0.01	0.02±0.04	0.25±0.19	0.86±0.29	14.13±6.73
	Promedio	1.21±0.28	35.2±23.7	10.86±8.56	1.85±0.94*	0.53±0.17	0.04±0.013	1.49±1.01	0.58±0.6	2.65±1.09	8.23±8.71
YEL	Bas	1.01±0.02	5.7±7.79	0.29±0.21	-	1.06±0.66	0.08±0.05	0.77±1.73	0.53±0.50	2.43±0.70	-2.13±0.52
	LP	10.7±0.16	1.87±3.45	0.18±0.11		1.13±0.08	0.08±0.01	0.02±0.04	0.28±0.22	1.51±0.30	-1.33±0.26
	Promedio	1.04±0.11	3.78±6.02	0.23±0.17	1.04±0.43	1.09±0.44	0.08±0.03	0.39±0.39	0.40±0.19	1.97±0.7	-1.72±0.57

*Tasa obtenida de Borbón-Fuentes (2025).

NOTA: Se reporta la tasa de calcificación de los calcificadores secundarios, sin embargo, aún no se encuentra incluido en el Balance (G) presentado en esta tabla.

Tabla 4. CCV= Cobertura de coral vivo (%) y Producción de CaCO_3 ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) para los tres géneros de coral más representativos en los arrecifes evaluados. (IES=Isla Espíritu Santo, IM=Islas Marietas, Yel=Yelapa). CO=Corralito, LB=La Ballena, LD=La Dispensa, LN=Las Navajas, RS=Roca Swann, SG=San Gabriel, CM=Cueva del Muerto, PA=Playa del Amor, PP=Plataforma Pavona, TA=Túnel Amarradero, ZR=Zona de Restauración, ZRs=Zona de Restauración sur, Bas=Basurero, LP=La Palmita (Promedio $\pm$ SD).

Arrecife	Sitio	Producción de CaCO_3 ($\text{kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$)			CCV (%)		
		<i>Pocillopora</i> sp.	<i>Porites</i> sp.	<i>Pavona</i> sp.	<i>Pocillopora</i> sp.	<i>Porites</i> sp.	<i>Pavona</i> sp.
IES	CO	11.96 $\pm$ 7.94	0.27 $\pm$ 0.35	0.04 $\pm$ 0.13	40.97 $\pm$ 20.9	5.26 $\pm$ 5.19	0.26 $\pm$ 0.89
	LB	3.0 $\pm$ 3.33	0.007 $\pm$ 0.01	0	11.33 $\pm$ 11.86	0.26 $\pm$ 0.43	0
	LD	3.48 $\pm$ 4.91	0.37 $\pm$ 0.41	2.12 $\pm$ 1.82	12.7 $\pm$ 18.8	17.02 $\pm$ 18.05	18.38 $\pm$ 16.9
	LN	12.49 $\pm$ 4.35	0.24 $\pm$ 0.23	0.03 $\pm$ 0.12	70.9 $\pm$ 21.6	8.82 $\pm$ 9.46	0.14 $\pm$ 0.5
	RS	15.46 $\pm$ 5.54	0.098 $\pm$ 0.18	0	63.44 $\pm$ 11.8	1.03 $\pm$ 2.32	0
	SG	20.24 $\pm$ 22.54	0.26 $\pm$ 0.35	0	60.11 $\pm$ 28.9	10.61 $\pm$ 15.08	0
	Promedio	10.94$\pm$8.84	0.22$\pm$0.30	0.398$\pm$1.11	43.098$\pm$30.96	7.46$\pm$11.87	3.41$\pm$9.95
IM	CM	14.58 $\pm$ 5.27	0.03 $\pm$ 0.02	0	47.2 $\pm$ 14.9	1.27 $\pm$ 0.77	0
	PA	6.07 $\pm$ 8.9	0.05 $\pm$ 0.02	0.2 $\pm$ 0.18	19.57 $\pm$ 25.73	2.09 $\pm$ 0.63	0.75 $\pm$ 1.69
	PP	4.37 $\pm$ 4.54	0.04 $\pm$ 0.02	1.10 $\pm$ 1.21	15.86 $\pm$ 16.15	1.98 $\pm$ 1.12	9.11 $\pm$ 11.42
	TA	0.88 $\pm$ 1.79	0.04 $\pm$ 0.03	0.37 $\pm$ 0.26	3.40 $\pm$ 6.9	1.82 $\pm$ 1.47	2.34 $\pm$ 2.47
	ZR	20.50 $\pm$ 5.26	0.03 $\pm$ 0.04	0.38 $\pm$ 0.00	61.15 $\pm$ 12.58	1.09 $\pm$ 1.41	0.26 $\pm$ 0.59
	ZRs	14.63 $\pm$ 6.8	0.04 $\pm$ 0.02	0	46.16 $\pm$ 20.02	1.54 $\pm$ 0.57	0
	Promedio	10.17$\pm$8.78	0.04$\pm$0.02	0.26$\pm$0.62	32.23$\pm$25.99	1.63$\pm$1.03	2.08$\pm$5.49
YEL	Bas	0	0.11 $\pm$ 0.17	0.076 $\pm$ 0.17	0	5.21 $\pm$ 7.58	0.49 $\pm$ 1.10
	LP	0	0.05 $\pm$ 0.1	0	0	1.87 $\pm$ 3.45	0
	Promedio	0	0.08$\pm$0.13	0.04$\pm$0.12	0	3.54$\pm$5.82	0.24$\pm$0.77

[illegible]

Tabla 6. Bioerosión ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) (Promedio $\pm$ SD) de los diferentes géneros de erizos registrados en Isla Espíritu Santo (IES), Islas Marietas (IM) y Yelapa (Yel). CO=Corralito, LB=La Ballena, LD=La Dispensa, LN=Las Navajas, RS=Roca Swann, SG=San Gabriel, CM=Cueva del Muerto, PA=Playa del Amor, PP=Plataforma Pavona, TA=Túnel Amarradero, ZR=Zona de Restauración, ZRs=Zona de Restauración sur, Bas=Basurero, LP=La Palmita (Promedio $\pm$ SD).

Arrecife	Sitio	<i>Diadema</i> spp. <i>Centrostephanus</i> spp.	<i>Eucidaris</i> spp. y <i>Toxopneustes</i> spp.	Otros
IES	CO	0	0.157 $\pm$ 0.109	0.226 $\pm$ 0.389
	LD	0.002 $\pm$ 0.008	0.157 $\pm$ 0.09	0.119 $\pm$ 0.156
	LN	0.002 $\pm$ 0.008	0.047 $\pm$ 0.052	0.002 $\pm$ 0.006
	LB	0.016 $\pm$ 0.018	0.323 $\pm$ 0.122	0.001 $\pm$ 0.003
	RS	0.128 $\pm$ 0.07	0.717 $\pm$ 0.314	0.017 $\pm$ 0.022
	SG	0	0.378 $\pm$ 0.283	0.243 $\pm$ 0.532
	Promedio	0.025$\pm$0.017	0.296$\pm$0.163	0.10$\pm$0.18
IM	CM	0.08 $\pm$ 0.053	0.05 $\pm$ 0.032	0.01 $\pm$ 0.005
	ZRs	0.04 $\pm$ 0.026	0.2 $\pm$ 0.2	0.004 $\pm$ 0.005
	ZR	0.005 $\pm$ 0.005	0	0.06 $\pm$ 0.1
	TA	0.02 $\pm$ 0.01	1.38 $\pm$ 0.5	0
	PA	0.007 $\pm$ 0.01	0.44 $\pm$ 0.15	0.008 $\pm$ 0.008
	PP	0.05 $\pm$ 0.02	1.16 $\pm$ 0.32	0.006 $\pm$ 0.01
	Promedio	0.033$\pm$0.02	0.53$\pm$0.26	0.014$\pm$0.022
Yelapa	Bas	0.095 $\pm$ 0.1	0.41 $\pm$ 0.48	0.02 $\pm$ 0.03
	LP	0.005 $\pm$ 0.01	0.27 $\pm$ 0.2	0
	Promedio	0.05$\pm$0.1	0.34$\pm$0.35	0.01$\pm$0.01

- Bioerosión por peces

La tasa de bioerosión por peces presentó diferencias significativas entre arrecifes ($X^2=12.27$, $p=0.002$, $df=2$) (Figura 14C). La tasa de bioerosión por peces en IES fue de 1.76 ± 1.7 (promedio $\pm$ SD). En el sitio conocido como las Ballenas se presentó la bioerosión más alta con $5.44 \pm 7.99 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y en El Corralito fue donde hubo la bioerosión más baja con $0.24 \pm 0.43 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Tabla 3). La tasa de bioerosión de peces en IES presentó diferencias significativas entre sitios ($X^2=65$, $p<0.001$, $df=5$). *Balistes polylepis* fue la especie responsable del 65% de la bioerosión de peces, seguido por *Scarus rubroviolaceus* con el 21% (Tabla 7). En IM, la tasa de bioerosión por peces fue de 1.49 ± 1.01 (promedio $\pm$ SD). En el sitio conocido como Zona de Restauración se presentó la bioerosión más alta con $3.42 \pm 6.29 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y en Zona de Restauración sur fue donde hubo la bioerosión más baja con $0.02 \pm 0.04 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Tabla 3). La tasa de bioerosión por peces en IM presentó diferencias significativas entre sitios ($X^2=29$, $p<0.001$, $df=5$). *Scarus perrico* y *Pseudobalistes naufragium* fueron las especies que contribuyeron mayormente a la bioerosión, ambas con aproximadamente el 42% de la bioerosión por peces (Tabla 7). En Yelapa, la tasa de bioerosión de peces fue de 0.39 ± 0.39 (promedio $\pm$ SD). En el sitio conocido como el Basurero se presentó una bioerosión $0.77 \pm 1.73 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y en Las Palmitas fue de $0.02 \pm 0.04 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2}$

año⁻¹ (Tabla 3). La tasa de bioerosión de peces en Yelapa presentó diferencias significativas entre sitios ($X^2=9$, $p=0.002$, $df=1$). Solo se registraron dos especies, siendo *Scarus perrico* la especie responsable de 95% de la bioerosión por peces en Yelapa (Tabla 7).

- Endobioerosión

Tanto la macrobioerosión como la microbioerosión presentaron diferencias significativas entre arrecifes ($X^2=20.98$, $p<0.001$, $df=2$; $X^2=21.08$, $p<0.001$, $df=2$, respectivamente) (Figura 14A, 14B). La macrobioerosión en IES fue de 1.36 ± 0.99 (promedio $\pm$ SD). En el sitio conocido como las Ballenas se presentó la macrobioerosión más alta con 1.74 ± 0.60 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹ y en Las Navajas la más baja con 0.51 ± 0.34 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹. La macrobioerosión en IES presentó diferencias significativas entre sitios ($F=42.82$, $p<0.001$, $df=5$). Ahora, la microbioerosión en IES fue de 0.09 ± 0.07 (promedio $\pm$ SD). En el sitio Las Ballenas la microbioerosión fue más alta con 0.23 ± 0.02 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹ y Las Navajas y San Gabriel los de menor microbioerosión, ambos con 0.04 ± 0.03 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹ (Tabla 3). La microbioerosión en IES presentó diferencias significativas entre sitios ($F=42.76$, $p<0.001$, $df=5$).

En IM, la macrobioerosión fue de 0.53 ± 0.17 (promedio $\pm$ SD). En el sitio conocido como Playa del Amor se presentó la macrobioerosión más alta con 0.76 ± 0.26 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹ y en Plataforma Pavona y Túnel Amarradero fue donde hubo la macrobioerosión más baja con 0.43 ± 0.16 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹. La macrobioerosión en IM presentó diferencias significativas entre sitios ($X^2=14.48$, $p=0.01$, $df=5$). En cuanto a la microbioerosión en IM fue de 0.04 ± 1.01 (promedio $\pm$ SD). En el sitio Playa del Amor la microbioerosión fue la más alta con 0.06 ± 0.02 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹ y Cueva del amor y Túnel Amarradero los sitios con microbioerosión más baja, ambos con 0.03 ± 0.0 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹ (Tabla 3). La tasa de microbioerosión en IM presentó diferencias significativas entre sitios ($X^2=13.78$, $p=0.017$, $df=5$).

En Yelapa, la macrobioerosión fue de 1.09 ± 0.44 (promedio $\pm$ SD). En el sitio conocido como el Basurero se estimó una macrobioerosión de 1.06 ± 0.66 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹ y en Las Palmitas de 1.13 ± 0.08 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹. La macrobioerosión en Yelapa presentó diferencias significativas entre sitios ($X^2=9$, $p=0.002$, $df=1$). Mientras que, la microbioerosión en Yelapa fue de 0.08 ± 0.03 (promedio $\pm$ SD). Ambos sitios presentaron una microbioerosión de 0.08 ± 0.06 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹ (Tabla 3). Por lo tanto, no se encontraron diferencias significativas entre los sitios ($X^2=0.27$, $p=0.6$, $df=1$).

Tabla 7. Bioerosión ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) de las diferentes especies de peces registradas en los arrecifes evaluados (Promedio $\pm$ SD). (IES=Isla Espíritu Santo, IM=Islas Marietas, Yel=Yelapa). CO=Corralito, LB=La Ballena, LD=La Dispensa, LN=Las Navajas, RS=Roca Swann, SG=San Gabriel, CM=Cueva del Muerto, PA=Playa del Amor, PP=Plataforma Pavona, TA=Túnel Amarradero, ZR=Zona de Restauración, ZRs=Zona de Restauración sur, Bas=Basurero, LP=La Palmita (Promedio $\pm$ SD).

Arrecife	Sitio	<i>Scarus rubroviolaceus</i>	<i>Scarus ghobban</i>	<i>Scarus compressus</i>	<i>Scarus perrico</i>	<i>Arothron meleagris</i>	<i>Sufflamen verres</i>	<i>Balistes polylepis</i>
IES	CO	0	0.19 $\pm$ 0.4	0.04 $\pm$ 0.06	0	0	0	0
	LB	0.13 $\pm$ 0.4	0.09 $\pm$ 0.3	0	0.2 $\pm$ 0.6	0.06 $\pm$ 0.13	0	4.96 $\pm$ 7.68
	LD	0	0.49 $\pm$ 0.93	0	0.06 $\pm$ 0.15	0	0.17 $\pm$ 0.37	0
	LN	0	0.05 $\pm$ 0.04	0.03 $\pm$ 0.06	0	0.007 $\pm$ 0.02	0	0.86 $\pm$ 1.63
	RS	0.01 $\pm$ 0.01	0.42 $\pm$ 1.24	0	0	0	0	1.03 $\pm$ 1.46
	SG	2.11 $\pm$ 3.4	0.10 $\pm$ 0.2	0	0.01 $\pm$ 0.02	0	0.17 $\pm$ 0.53	0
	Promedio	0.37	0.22	0.01	0.04	0.01	0.06	1.14
Arrecife	Sitio	<i>Scarus rubroviolaceus</i>	<i>Scarus ghobban</i>	<i>Scarus perrico</i>	<i>Arothron meleagris</i>	<i>Suffamen verres</i>	<i>Pseudobalistes naufragium</i>	
IM	CM	0	0	0	0.06 $\pm$ 0.04	0.08 $\pm$ 0.2	1.24 $\pm$ 2.7	
	PA	0.02 $\pm$ 0.05	0	0.43 $\pm$ 0.45	0.03 $\pm$ 0.06	0.08 $\pm$ 0.2	0.82 $\pm$ 1.13	
	PP	0	0	0.57 $\pm$ 1.28	0.18 $\pm$ 0.17	0.25 $\pm$ 0.37	0.41 $\pm$ 0.92	
	TA	0	0	0	0.07 $\pm$ 0.02	0.42 $\pm$ 0.29	0.82 $\pm$ 1.13	
	ZR	0	0.08 $\pm$ 0.15	2.89 $\pm$ 5.8	0.03 $\pm$ 0.04	0	0.41 $\pm$ 0.8	
	ZRs	0	0	0	0.02 $\pm$ 0.03	0	0	
	Promedio	0.003	0.01	0.63	0.15	0.14	0.62	
Arrecife	Sitio	<i>Scarus perrico</i>	<i>Arothron meleagris</i>					
Yel	Bas	0.75 $\pm$ 1.7	0.02 $\pm$ 0.04					
	LP	0	0.02 $\pm$ 0.04					
	Promedio	0.37	0.02					

La bioerosión total en IES fue de $3.62 \pm 2.53 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, en IM fue de $2.65 \pm 1.09 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y de $1.97 \pm 0.7 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en Yelapa. Hubo diferencias significativas de la tasa de bioerosión total entre arrecifes ($\chi^2=6.89$, $p=0.031$, $df=2$) (Figura 15B).

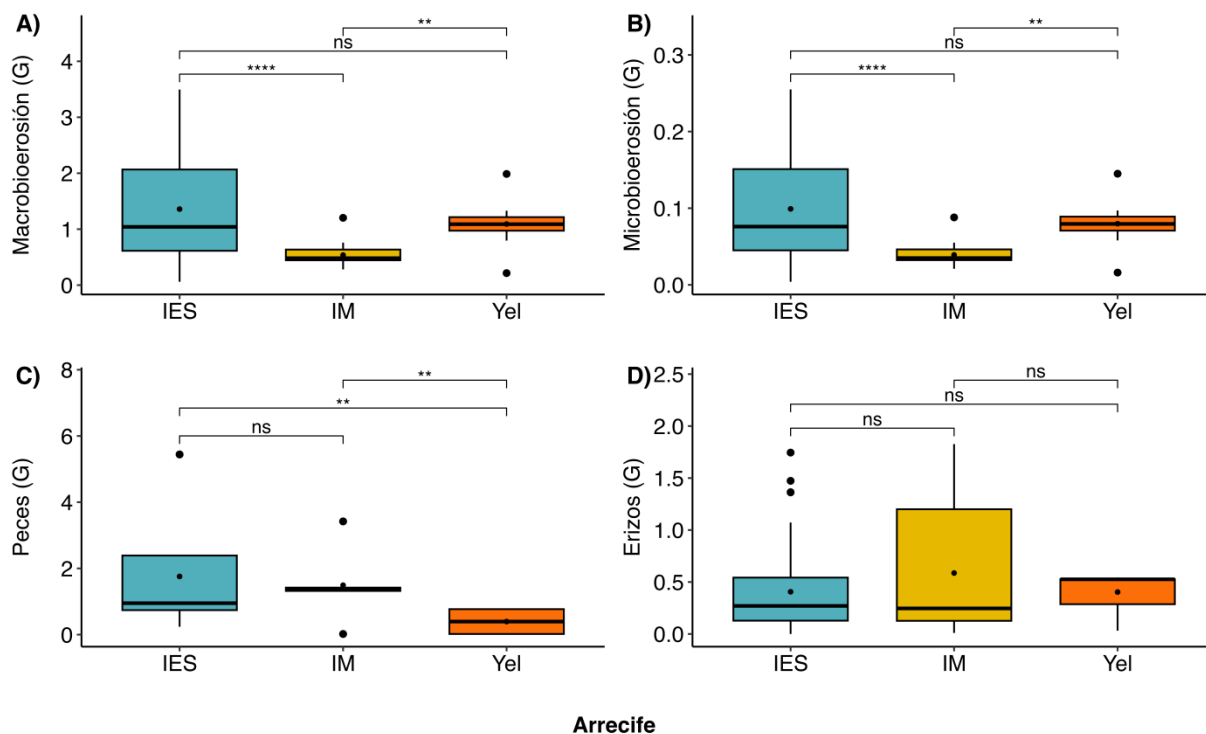


Figura 14. Boxplots que representan los promedios de la tasa de bioerosión para cada taxón en cada arrecife. A) Macrobioerosión, B) Microbioerosión, C) Peces, D) Erizos. Mediana=Línea horizontal en las cajas, Media=Punto dentro de las cajas, Valores extremos=Puntos fuera de las cajas, SD=Líneas verticales. Se representan las diferencias significativas: ns=no significativo, * $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$. G = $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$.

3.3.3 Producción Neta de CaCO_3

La producción net de CaCO_3 o balance de carbonatos sin considerar a los calcificadores secundarios fue mayor en IM con $8.23 \pm 8.71 \text{ G}$, seguido por IES con $7.94 \pm 9.77 \text{ G}$ y Yelapa con $-1.72 \pm 0.57 \text{ G}$. Hubo diferencias significativas de la producción neta de CaCO_3 entre arrecifes ($\chi^2=14.15$, $p<0.001$, $df=2$) (Figura 15C). Cuando incluimos la producción secundaria (i. e., calcificadores primarios + calcificadores secundarios - bioerosión total) el balance de carbonatos en IM fue de 10.06 G , seguido por IES con 8.95 G y Yelapa con -0.7 G (Tabla 3, Tabla 8).

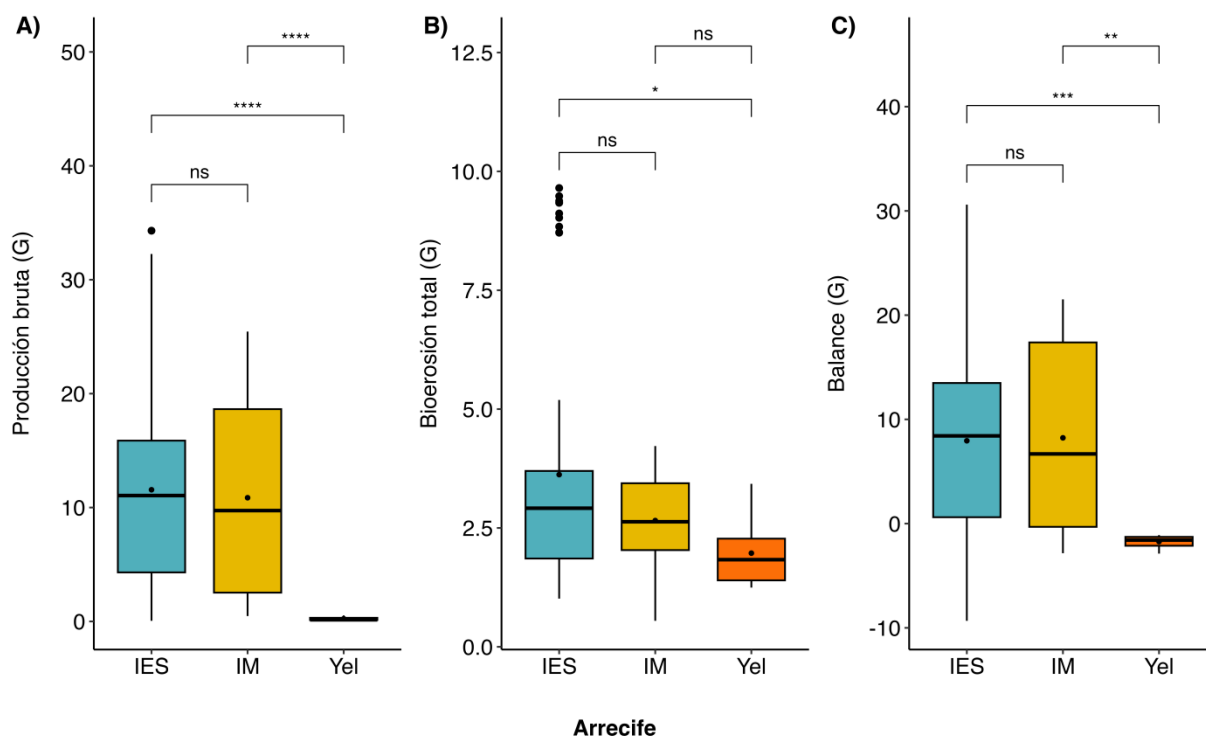


Figura 15. Boxplots que representan los promedios totales en cada arrecife. A) Producción bruta, B) Bioerosión total, C) Balance o producción neta. Mediana=Línea horizontal en las cajas, Media=Punto dentro de las cajas, Valores extremos=Puntos fuera de las cajas, SD=Líneas verticales. Se representan las diferencias significativas: ns=no significativo, *P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001. G = kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹.

Capítulo 4. Discusión

4.1 Estado de conocimiento sobre el balance de Carbonatos en sistemas arrecifales del Pacífico Oriental Tropical

La cantidad y calidad de datos limita la identificación de posibles tendencias o cambios temporales y espaciales en los parámetros de crecimiento coralino. Específicamente: 1) datos obtenidos únicamente a nivel de género (e. g., *Pocillopora* sp., *Pavona* sp.), puede derivar en tasas de crecimiento o calcificación sobreestimadas o subestimadas, dado que las especies dentro de un mismo género presentan diferencias en estos parámetros (Medellín-Maldonado et al. 2016), 2) las estimaciones de tasas de calcificación a nivel de arrecife, donde agrupan todos los géneros sin tener en cuenta la morfología de los corales ni la rugosidad de la estructura del arrecife también puede conllevar a errores en la estimación y 3) el uso de tasas publicadas con un amplio margen temporal o provenientes de otras regiones puede resultar en subestimaciones de la producción bruta de CaCO_3 . Ante la limitada disponibilidad de datos, los estudios esclerocronológicos constituyen una alternativa para detectar posibles variaciones temporales en los procesos de calcificación, e. g., Manzello (2010) en Panamá, identificó una disminución de la densidad del esqueleto del coral *Pavona clavus* (~ 9%) pero no observó cambios en la tasa de crecimiento durante un periodo comprendido entre los años 1979-2004 y sugiere que esta especie “estira” sus esqueletos a expensas de la densidad en lugares donde la saturación de aragonita (Ω_{arag}) es más baja. Mientras tanto, Tortolero-Langarica et al. (2022), para la misma especie y con el mismo método, observa que la extensión lineal, densidad esquelética y calcificación disminuyen durante eventos de estrés térmico. Identificar los cambios temporales y espaciales en los procesos de calcificación coralina y construcción de ecosistemas arrecifales resulta fundamental para comprender la respuesta de estos ecosistemas frente a los estresores ambientales y antropogénicos. Además, permite identificar tendencias de deterioro o recuperación, así como, áreas más vulnerables o resilientes.

Las estimaciones sobre las tasas de bioerosión son escasas, de manera general para todos los taxones que intervienen en este proceso. Algunas de las dificultades identificadas para la obtención de datos o análisis de la información existente, incluye: 1) el uso de metodologías no estandarizadas que aporta una amplia variación en las tasas registradas para el POT, limitando la comparación de tasas de bioerosión entre sitios o estudios, 2) la presencia de formaciones arrecifales compuestas de extensas placas coralinas creadas por

el entrelazamiento de colonias de diferentes especies de pocilopóridos (López-Pérez et al., 2012), impide o dificulta el monitoreo de macrobioerosionadores y 3) los datos existentes para una misma zona son pocos y con un amplio rango temporal. Debido a la dificultad que representa la evaluación o monitoreo de organismos endobioerosionadores, la cuantificación de las tasas de bioerosión no se considera en los balances de carbonatos (Lange et al., 2020) y, en algunos casos utilizan datos obtenidos de otras regiones, por lo que, podrían no ser muy certeras (Lange et al. 2020). Es importante unir esfuerzos para una mejor comprensión de la endobioerosión, por su relevancia como proceso destructivo que pasa desapercibido pero que es responsable de la remoción (hasta del 62%) del carbonato producido anualmente (Medellín-Maldonado et al., 2023).

Se destaca la producción de información relacionada con los patrones de calcificación coralina, sin embargo, debido a la posibilidad de cambios en procesos fisiológicos como consecuencia de las perturbaciones ambientales, es necesario la obtención de datos actuales que permitan tener información en tiempo real para que las cuantificaciones de la producción bruta de carbonato y posterior estudio de los balances de CaCO_3 sean más precisas. La generación de datos que permitan identificar cambios en los diferentes elementos de los presupuestos de carbonatos en escalas espaciales y temporales, contribuye al entendimiento de las dinámicas de los ecosistemas arrecifales frente al aumento de las presiones ambientales. Como es el caso de disminución de la densidad esquelética de *Pocillopora* sp. cerca de un 18% a través del tiempo (Reyes-Bonilla, comm. pers.) y con lo que se puede suponer un aumento en la fragilidad de los corales y una mayor bioerosión.

4.2 Contribución de los esclerobiontes al balance de carbonato de calcio en los arrecifes de Isla Espíritu Santo y Yelapa, Pacífico mexicano

Registramos en promedio, una tasa de calcificación (Yelapa: 1.04 ± 0.43 y IES: 1.01 ± 0.57 $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$)¹⁾ aproximadamente 44 y 46% respectivamente, más baja en comparación a lo reportado por Alvarado-Rodríguez et al. (2022) en el Pacífico mexicano (La Llave $1.83 \text{ kg m}^{-2} \text{ y}^{-1}$; Islote Zacatoso $2.2 \text{ kg m}^{-2} \text{ y}^{-1}$). Diferencias que pueden atribuirse 1) al tiempo de exposición de las CAUs en este trabajo fue mayor y con ello, la exposición a la bioerosión y depredación, así como 2) a las condiciones de mayor productividad - turbidez y menor incidencia de luz en nuestros sitios de estudio, los cuales son factores ambientales que afectan el proceso de calcificación provocando una reducción en la eficiencia fotosintética, e. g., en las ACC (Tomascik, 1990; Logan y Tomascik, 1991; Al Shehhi et al., 2014). Aunque en un principio, Alvarado-

Rodríguez et al. (2019), mencionaron que sitios con alta productividad (Chl_a), favorecen la calcificación de esclerobiontes en tanto que se ven beneficiados los heterótrofos filtradores por la alta disponibilidad de alimento. Un estudio más reciente (Alvarado-Rodríguez et al., 2022), reportan una tasa de calcificación mayor en ambientes con mayor transparencia, menor sedimentación, menor concentración de clorofila y mayor temperatura, lo que favoreció la producción de carbonatos por parte de las ACC. En nuestro estudio, a pesar de que, la caracterización ambiental evidencia condiciones ambientales diferentes entre sitios (Figura 13), el aporte de carbonatos por parte de los esclerobiontes totales no presentó diferencias significativas (Anexo Tabla 14). Es posible que nuestros resultados tengan un comportamiento similar a lo reportado por (Nava et al. 2022), quienes mencionan que existe una compensación de los grupos calcificadores, i.e., la disminución en la tasa de calcificación de algunos taxones fue compensada por el incremento en la calcificación de otros, e. g., en Yelapa la disminución o la baja tasa de calcificación de los briozoos, las ACC y balanos puede ser compensada por el aumento o una mayor tasa de calcificación de los poliquetos y los moluscos a los 12 y 24 meses (Tabla 2), cuando se presentó la mayor concentración de Chl_a, mayor turbidez y menor TSM (Figura 13). De igual manera, este comportamiento puede ser en respuesta a los niveles de exposición de radiación lumínica y sedimentación, así como, la variación de pH y temperatura, factores clave que influyen la estructura del ensamblaje y tasa de calcificación de esclerobiontes (Vásquez-Elizondo y Enríquez, 2016; Price et al. 2012, Mallela, 2013; Morgan y Kench, 2017.

La mayoría de los reportes a nivel mundial no incluyen a los balanos y moluscos en sus estimaciones. Particularmente para los sitios de estudio, al excluir estos grupos, encontramos en Yelapa, una tasa de calcificación de $0.14 \pm 0.05 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Figura 9B) y de $0.29 \pm 0.21 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en IES (Figura 9D), indicando que la producción de carbonatos en el norte y centro del Pacífico mexicano, es baja en comparación a lo reportado para otras regiones del mundo. Bajo estas consideraciones, Dee et al. (2021) en Australia y Morgan y Kench (2014) en Maldivas reportan para arrecifes de aguas claras tasas de calcificación de 0.42 y 0.47 $\text{kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ respectivamente, incluyendo la producción de carbonatos de ACC, poliquetos, briozoos, coral, moluscos y foraminíferos. Mientras que, en el Caribe, Mallela (2007) en Jamaica y Mallela (2013) en Tobago reporta tasas de calcificación entre 0.07-0.16 y 0.8 $\text{kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ respectivamente, incluyendo solo foraminíferos, poliquetos, ACC y briozoos, ambos estudios en arrecifes con alta sedimentación. Así mismo, Reis et al. (2016) en Brasil reporta en un arrecife con poca incidencia de luz y alta sedimentación una tasa de calcificación de 0.52 $\text{kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y de 0.71 $\text{kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en arrecifes con características contrastantes. Sugerimos que las diferencias en las tasas de calcificación registradas en este estudio pueden estar atribuidas a las condiciones locales, ya que específicamente Yelapa e IES están expuestas a condiciones ambientales que limitan o inhiben el crecimiento de calcificadores como la variación temporal de

temperatura ($\sim 10^{\circ}\text{C}$), así como eventos de surgencia estacional que generan pulsos de nutrientes, aumento de la sedimentación y pH considerado como bajo y variable (Manzello et al., 2008, Manzello 2010, Norzagaray-López et al., 2018).

Bajo condiciones ambientales con temperaturas cálida, la concentración de Chl_a y turbidez más baja, el metabolismo de los organismos calcificadores se acelera provocando un crecimiento rápido y una producción mayor de carbonatos (Burdett et al., 2011; Orrante-Alcaraz et al., 2023). Lo que se reflejó en la tasa de calcificación para los balanos, briozoos, ACC y foraminíferos en Yelapa, la cual fue mayor durante los primeros 6 meses de exposición de las CAUs. Sin embargo, esto no fue un patrón regional, ya que, en IES los diferentes grupos de calcificadores presentaron su tasa de calcificación mayor hasta 12 meses (excepto las ACC) (Tabla 2, Figura 9). Creemos que, esto es una consecuencia de un régimen térmico más bajo y a la constante exposición de flujos de agua en IES, que contrario a Yelapa, se puede estar presentando una menor retención de nutrientes en la columna de agua, disminuyendo la disponibilidad de alimento y provocando que los organismos sésiles filtradores como los balanos, briozoos, moluscos y poliquetos presenten limitaciones y ralenticen la producción de carbonatos (Irie y Fischer, 2009; Berke et al., 2013, Nishizaki y Carrington, 2015).

La cuantificación de la producción de carbonatos a nivel de superficies, permitió identificar la distribución del carbonato producido por los esclerobiontes en la estructura arrecifal. Los balanos, los poliquetos, los briozoos y los moluscos presentan una mayor afinidad por hábitats expuestos a la turbulencia del agua, poca exposición a la luz y a los sedimentos (superficies orientadas hacia abajo; SSC-SIE) en Yelapa. Algo similar a lo reportado por otros autores tanto en el Caribe (Mallela, 2013; Hepburn et al., 2015), como en el Pacífico mexicano (Alvarado-Rodríguez et al., 2019). Mientras en IES, los balanos y ACC dominaron las SSE al ser grupos que prefieren altos niveles de luz (ACC) o que no les afecta (balanos) y, por lo tanto, promueven una mayor producción de carbonatos en las superficies expuestas (Mallela, 2013), y un mayor crecimiento o cobertura (Fabricius y De'ath, 2001; Mallela, 2007, 2013). Sugerimos con este hallazgo, que IES está expuesta a la acumulación de carbonatos en las superficies que contribuyen con el crecimiento de la estructura en el eje vertical, lo que puede contribuir a explicar la diferencia en la base biogénica de ambos sitios, siendo IES una estructura arrecifal (Reyes-Bonilla, 2003), mientras que Yelapa es un arrecife rocoso.

La tasa de calcificación más alta y la aparente afinidad por las superficies expuestas o crípticas de los incrustantes, parece indicar que el factor ambiental que podría estar modulando la distribución de los

esclerobiontes en las diferentes superficies en IES, es la luz (mayor incidencia de luz no parece afectar a los balanos y ACC), mientras que en Yelapa, es la sedimentación o la concentración de nutrientes (donde la mayoría de los grupos dominaron las superficies orientadas hacia abajo). En este sentido, mayor incidencia de luz puede estar asociado a una menor sedimentación y con ello una calcificación mayor en superficies expuestas, a diferencia de Yelapa, donde los altos niveles de turbidez conllevan a una baja transparencia de la columna de agua y una menor incidencia de luz (Anderson et al., 1992; Quinn y Johnson, 1996) que promueve la calcificación en superficies no expuesta a estos factores ambientales.

La cobertura del sustrato depende de la forma (laminar>tubular) y las tasas de crecimiento (colonial>solitario) de los incrustantes (Nandakumar et al., 1993) así como del éxito en las interacciones ecológicas como la competencia por espacio que conlleva al sobrecrecimiento y la depredación (El Hedeny et al., 2020). Estos aspectos biológicos y ecológicos posiblemente permiten explicar por qué los grupos taxonómicos que aportaron la mayor cantidad de carbonato (balanos y moluscos) no corresponde con los grupos de mayor cobertura (ACC y briozoos).

La cobertura registrada por cada grupo incrustante pudo ser el reflejo de diferentes momentos del proceso de sucesión vertical (Centurión y Gappa, 2011) en el que se encontraba el sustrato. Se pudo identificar al menos tres capas de carbonato producido por esclerobiontes que denotan un crecimiento en el eje vertical: (1) colonización del sustrato principalmente por ACC, briozoos, balanos y poliquetos, (2) evidencia de competencia por espacio y sobrecrecimiento e. g., briozoos sobre balanos, poliquetos sobre moluscos, ACC sobre balanos, entre otros, (3) evidencia de mortalidad por sobrecrecimiento e. g., briozoos sobre los moluscos sobre poliquetos, poliquetos sobre los briozoos sobre los balanos o depredación, e. g., ophiuros y crustáceos dentro de balanos al final del estudio. Los briozoos son considerados como competidores superiores frente a los poliquetos y los balanos (El Hedeny et al., 2020), y a pesar de que presentan tasas de calcificación más bajas en comparación con los balanos y los moluscos, junto con las ACC son los calcificadores con la mayor cobertura del sustrato, principalmente en IES (Figura 11). En este sitio estos incrustantes son favorecidos por la baja sedimentación, el cual es un factor ambiental controla e inhibe el crecimiento de los briozoos (Martindale 1992, Mallela 2007; Lombardi et al., 2020). Cuando las algas calcáreas son cubiertas se impide la fotosíntesis, o bien, cuando se cubre el sustrato se evita el reclutamiento (Fabricius y De'ath 2001). Esto demuestra, que IES presenta mejores condiciones ambientales -mayor transparencia del agua e incidencia de luz- para el desarrollo de estos incrustantes (ACC y briozoos) a diferencia de Yelapa, condición que puede estar relacionado con un mayor aporte de sedimentos terrígenos provenientes de ríos cercanos.

Es probable que, debido a ciertas interacciones ecológicas (competencia, depredación) o a procesos de sucesión, el diseño experimental desarrollado para la estimación de la producción de carbonatos a través del tiempo deba ser modificado o ajustado para evitar posibles sobre estimaciones de la producción a nivel de grupos taxonómicos. Por lo tanto, sugerimos que solo para cuantificar tasas de calcificación, el tiempo de exposición de los sustratos sea de un (1) año (e. g., Morgan y Kench, 2014). Cuando el objetivo del estudio involucre identificar interacciones ecológicas, recomendamos realizar seguimiento periódico o extracción de sustratos en periodos de tiempo más cortos (i. e., mensuales). Si el objetivo es identificar relaciones entre la producción de carbonatos y variables ambientales es importante considerar la exposición de los sustratos por periodos de tiempo que coincidan con la periodicidad del factor ambiental y realizar recambios de los sustratos (e. g., Dee et al., 2021; Orrante-Alcaraz et al., 2023).

Con el estudio de la calcificación a nivel de grupos taxonómicos se pudo identificar que cerca del 13.3% y 28.7% del carbonato producido en Yelapa e IES respectivamente, participa en la formación y mantenimiento de la estructura arrecifal. Esto excluyendo el carbonato producido por los balanos y moluscos (Yel ~87%, IES ~71%), ya que este pasa a ser parte importante de los sedimentos arrecifales (Halfar et al., 2004; Schäfer et al., 2011; Reijmer et al., 2012). Por ello, se ha considerado que los balanos y moluscos no contribuyen en ningún proceso (cementación, estabilización, etc.) de la construcción o litificación de estructuras de arrecifales (Perry y Hepburn, 2008; Enochs et al., 2021). Mientras que las ACC, poliquetos, foraminíferos y briozoos, se destacan por su papel como agentes aglutinantes bióticos que contribuyen en la cementación y crecimiento de la estructura arrecifal (Scoffin 1992; Perry, 1999; Rasser y Riegl, 2002; Amado-Filho et al., 2018). Por lo que, la producción de carbonatos (sin incluir balanos y moluscos) tanto en tasas de calcificación como en porcentaje de cobertura de los esclerobiontes (promedio Yel ~33%, IES ~51%), demuestran una vez más que, en IES, el proceso de cementación gracias al aporte de los esclerobiontes cementadores y estabilizadores del sustrato permite la formación y mantenimiento de una estructura física.

También se ha considerado que el principal papel de los calcificadores incrustantes es el crecimiento lateral de la estructura arrecifal (Piller y Rasser, 1996). Sin embargo, cuando se añade la variable de la condición del sustrato (expuesto o críptico), se promueven diferencias tanto en tasa de calcificación como de cobertura, ayudando a grupos específicos como las ACC que requiere altos niveles de luz y a los briozoos que pueden tener hábitos crípticos y expuestos (Figura 10). Por lo que, estos calcificadores estarían desempeñando dentro del microcosmos su papel como cementadores en toda la estructura arrecifal, tanto en procesos de acreción vertical como horizontal. Adicionalmente, se ha observado en núcleos

(orientados verticalmente) obtenidos de la estructura de un arrecife, que existe un dominio de los briozoos intercalados con ACC y corales, con contribuciones menores de otros incrustantes calcificadores, lo que sugiere que, los briozoos incrustantes más que rellenar cavidades, aportan volumen a la estructura arrecifal (Bastos et al., 2018). En Yelapa, el aporte de los briozoos y poliquetos, el cual fue menor en comparación con IES y con una aparente preferencia por las superficies cripticas, donde se protegen de la depredación y de la irradiación lumínica (Bastos et al., 2018; Lombardi et al., 2020; El Hedeny et al., 2020) su papel si corresponde al llenado de cavidades, sin embargo, la poca participación de los calcificadores cementantes impide que el carbonato producido por los otros calcificadores incrustantes permanezca en el sustrato el tiempo suficiente para que se forme una estructura calcárea en este sitio.

La cuantificación de las tasas de calcificación, la identificación de la preferencia de los esclerobiontes por ciertas condiciones del sustrato y su cobertura, nos han permitido reconocer algunos de los requerimientos ambientales específicos para cada grupo, así como posibles patrones de calcificación a través del tiempo (Figura 10). Sin embargo, cabe resaltar que el estudio de la contribución en la formación y/o mantenimiento de la estructura arrecifal de los esclerobiontes a nivel de grupo taxonómico es un tema que se ha documentado poco y se ha dado mayor atención a las ACC. En atención a lo mencionado en estudios ecológicos, acerca de las interacciones biológicas que definen principalmente el desarrollo de las etapas de sucesión, así como factores ambientales como la radiación lumínica y la turbulencia del agua que controlan las distribuciones y morfologías de las especies (Choi y Ginsburg, 1983; Martindale, 1992; Gherardi y Bosence, 1999), sugerimos que en futuras investigaciones se involucre el estudio de relaciones con factores ambientales e interacciones intra e inter específicas. La generación de mayor información a nivel de grupo taxonómico, permitirá un mayor conocimiento de los patrones de calcificación de los calcificadores incrustantes en diferentes ambientes y para otras regiones del mundo.

4.3 Balance de Carbonato calculado a partir del enfoque basado en censos en los arrecifes de Isla Espíritu Santo, Isla Marietas y Yelapa, Pacífico mexicano

Las especies que contribuyen en mayor medida a la producción bruta de carbonatos, tanto en IES como en IM, fueron las de mayor CCV (*P. damicornis*, *P. verrucosa* y *P. capitata*, Tabla 5). Estas especies, han sido identificadas como las de mayor contribución en la producción de carbonatos en todo el POT (Manzello, 2010; Medellín-Maldonado et al. 2016; Tortolero-Langarica et al. 2017a). Con este resultado, se evidenció lo mencionado por Cabral-Tena et al. (2018), acerca de la relación positiva entre la cobertura coralina y la

producción bruta de carbonatos, así como, lo determinado para arrecifes del POT, en relación con: 1) el dominio de las especies ramificadas *P. damicornis*, *P. verrucosa* y *P. capitata* conlleva a una alta producción de carbonatos y 2) cuando predominan las especies masivas como *Porites* spp. y *Pavona* spp. la producción bruta de carbonatos es baja (Cabral-Tena et al., 2018), siendo este último caso, las características de los sitios estudiados en Yelapa, con una baja producción de carbonatos debido a la ausencia del género *Pocillopora*.

La producción bruta de carbonatos tanto para IES (11.56 G) como para IM (10.86 G), fue más baja en comparación a lo estimado para estas islas 10 años antes (IES= $16.90 \pm 2.27 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, IM= $15.34 \pm 6.36 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, Alvarado et al., 2016a). Es importante mencionar que, los sitios evaluados en Alvarado et al. (2016a) son diferentes a los evaluados en este estudio y es posible que exista una variación en los ensamblajes de las especies coralinas. Consideramos este aspecto relevante, debido a que no se evidencia una disminución en la abundancia de corales, al menos en IES, es decir, la CCV registrada por Alvarado et al., (2016a) fue similar (54%) a lo cuantificado en este estudio (Tabla 3). Mientras que, la disminución en la producción bruta de CaCO_3 identificada en IM, puede estar asociada con la pérdida de CCV como consecuencia del estrés térmico en su fase fría –La Niña, 2010-2011– y fase cálida –El Niño, 2014-2016– que afectó diferentes comunidades coralinas del Pacífico mexicano (e. g., Tortolero-Langarica et al., 2019, 2022). Igualmente, cuando comparamos con otros arrecifes del Pacífico mexicano, se observan algunas diferencias, e. g., en Carrizales - Manzanillo ($18.72 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, Alvarado et al., 2016a) y en La Entrega - Huatulco ($13.72 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, Cabral-Tena et al., 2023), donde la producción de CaCO_3 es mayor, debido a que la CCV en estos arrecifes es $\sim 10 - 30\%$ más alta en comparación con el promedio de CCV estimado para IES e IM. Caso contrario, para Cabo Pulmo ($8 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999), Islas Marías ($0.47 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, González-Pabón et al., 2021; $4.38 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, Tortolero-Langarica et al., 2022) y Zihuatanejo ($6.02 \pm 0.04 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, Alvarado et al., 2016a), donde la producción de CaCO_3 es más baja en comparación con nuestros resultados para IES e IM. Finalmente, nuestros resultados fueron similares a lo reportado para Puerto Ángel-Oaxaca ($10.12 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, López-Pérez y López-López, 2016) y Huatulco ($12.11 \pm 4.9 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, Herrera-Escalante et al., 2005; $11.41 \pm 0.24 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, Alvarado et al., 2016a). A parte de los efectos de los eventos climáticos, oceanográficos y ambientales (e. g., ENSO, surgencias) que conllevan a que se presenten variaciones en la CCV y en los ensamblajes de especies coralinas; la implementación de diferentes métodos en las cuantificaciones de la producción bruta de carbonatos, también, es motivo de las diferencias identificadas entre los estudios mencionados, es decir, e. g., la cuantificación de la producción de carbonatos utilizando la metodología propuesta por Chave et al. (1972) la cual asume una superficie plana y no considera la tridimensionalidad y complejidad estructural

–cambiante tanto dentro como entre arrecifes en función de la composición bentónica (e. g., abundancia de diferentes morfotaxones de coral) y la estructura geomorfológica (Perry et al., 2024)– implica una sobre estimación de la producción de carbonatos.

La bioerosión por erizos para los tres arrecifes, fue causada principalmente por *Eucidaris thouarsii*, una de las principales especies bioerosionadoras del POT (Guzmán y Cortés, 1993; Reaka-Kudla et al., 1996; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999) y para la cual se ha reportado que remueve cerca de $1.83 \text{ g CaCO}_3 \text{ ind}^{-1} \text{ día}^{-1}$ (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera 1999). Esta especie se ha observado principalmente habitando grietas o desniveles del sustrato en zonas someras del arrecife o donde la cobertura de coral muerto es alta (Glynn, et al., 1979, Reaka-Kudla et al., 1996, Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999). Se ha estimado que *E. thouarsi* en el Pacífico mexicano, remueve entre $0.01 - 0.11 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Cabral-Tena et al., 2023, Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999), tasas de bioerosión más bajas en comparación con nuestros resultados. Para el Pacífico mexicano, la mayoría de las estimaciones de bioerosión por erizos han sido enfocadas en *Diadema mexicanum*. Para esta especie se ha estimado una remoción de $2.08 \text{ g CaCO}_3 \text{ ind}^{-1} \text{ día}^{-1}$ (Herrera-Escalante et al., 2005) y tasas de bioerosión que oscilan entre $0.1 - 8 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (e. g., Cabral-Tena et al., 2023, Alvarado et al., 2016a, Benítez-Villalobos et al., 2008, Herrera-Escalante et al., 2005). Las diferencias de las tasas de bioerosión de erizos, con respecto a otros arrecifes pueden estar relacionadas con variaciones en los métodos empleados para cuantificación de la bioerosión, tamaño de los erizos, condiciones ambientales que promueven el aumento o disminución de las densidades poblacionales (Bellwood y Choat 1990, Perry et al., 2012, Morgan, 2014), así como, las interacciones ecológicas (e. g., depredador – presa) (McClanahan y Shafir, 1990).

Por otra parte, los peces fueron los responsables del 48% de la bioerosión total en IES (Tabla 3, Tabla 7). Específicamente, *Balistes polylepis* fue responsable de la mayor bioerosión ($1.14 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$). De manera general, los peces Ballestas se alimentan de la fauna asociada a los corales (principalmente pequeños crustáceos y moluscos), fragmentan o excavan material carbonatado y extraen invertebrados de los esqueletos coralinos (Glynn et al., 1972; Francisco, 2000). Se ha identificado que *B. polylepis* es más frecuente en arrecifes rocosos, con hábitos demersales durante la fase adulta y pelágicos en fase juveniles (Eschmeyer, 1983), razón por la cual se puede presentar una mayor abundancia y biomasa de esta especie en La Ballena, sitio alejado de la línea de costa, con una plataforma continental escasa y con una baja CCV. Los Scaridos fueron los responsables de la mayor bioerosión por peces en IM y en Yelapa, removiendo en promedio 0.64 y $0.75 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ respectivamente. La tasa de bioerosión por peces en IES e IM duplicó lo anteriormente estimado por Cabral-Tena et al. (2023) para el arrecife La Entrega (0.73 kg CaCO_3

$\text{m}^{-2} \text{año}^{-1}$), diferencia que atribuimos a la heterogeneidad de hábitats en IES e IM que favorece una mayor densidad de peces, gracias a la disponibilidad de refugio y protección ante depredadores (Glynn et al., 2017a). Los datos disponibles sobre las tasas de bioerosión por peces para el POT, son escasos (e. g., Isla Gorgona: *P. naufragium*= $0.62 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{año}^{-1}$, Francisco, 2000; La Entrega: *Suflamen verres*= $0.21 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{año}^{-1}$, *Arothron meleagris*= $0.52 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{año}^{-1}$, Cabral-Tena et al., 2023; Cabo Pulmo: *A. meleagris*= $0.02 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{año}^{-1}$, Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999). Identificamos que, nuestros resultados son similares a lo reportado para la Isla Uva-Panamá (Isla Uva: 1.4 y $1.28 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{año}^{-1}$, Eakin 1992, 1996). Algunas características oceanográficas son similares entre los sitios de estudio, e. g., formaciones arrecifales en islas que se encuentran alejadas de la línea de costa y en bahías semiprotegidas con una baja influencia de surgencias (Manzello et al., 2008, D’Croze y O’Dea, 2007), por lo que, se puede presentar una similar composición y abundancia de peces bioerosionadores, sin embargo, como se ha mencionado a lo largo de esta tesis, son pocos los estudios sobre organismos bioerosionadores en el POT y esto limita el entendimiento de posibles patrones ecológicos de diferentes taxones.

Ahora bien, cerca del 60 % de la bioerosión total en Yelapa, es causada por los perforadores internos (macro y microendobioerosionadores), lo que puede estar relacionado con la alta cantidad de nutrientes que se presentan en esta zona, resultado de la constante exposición a procesos de surgencias (Santamaría-del-Ángel et al., 2019). Estudios desarrollados en el POT, han demostrado que, las zonas ricas en nutrientes presentan mayor abundancia de esponjas perforadoras que se alimentan de organismos suspendidos en la columna de agua (Prouty et al., 2017, Enochs et al., 2021, Rodríguez-Ruano et al., 2023). En el caso de IES e IM, la endobioerosión, representa el 40 % y 21 % de la bioerosión total estimada para cada arrecife, respectivamente. Estas tasas de endobioerosión son más bajas en comparación con lo calculado para otros arrecifes (e. g., La Entrega: $5 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{año}^{-1}$, Cabral-Tena et al., 2023; Golfo de Panamá: $8.1 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{año}^{-1}$, Rodríguez-Ruano et al., 2023, Dos Hermanas: $1.51 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{año}^{-1}$, Chahué: $2.16 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{año}^{-1}$, Medellín-Maldonado et al., 2023). De manera general, el POT presenta características que involucran una alta cantidad de nutrientes, así pues, las diferencias en las tasas de endobioerosión pueden estar más relacionadas con los métodos implementados y con la disponibilidad de sustrato que presente cada sitio de estudio (Morgan, 2014).

Tabla 8. Balances de carbonatos reportados para el Pacífico Oriental Tropical. G = kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹.

Arrecife	CCV (%)	Producción bruta (G)	Bioerosión (G)	Producción Neta (G)	Referencia
Isla Espíritu Santo-México	54.2±27.5	11.56±8.48	3.62±2.53	7.94±9.77 8.95*	Este estudio
Islas Marietas- México	35.2±23.7	10.86±8.56	2.65±1.09	8.23±8.71 10.06*	Este estudio
Yelapa-México	3.78±6.02	0.23±0.17	1.97±0.7	-1.72±0.57 -0.7*	Este estudio
La Entrega- México	68.5±22.4	13.72±6.4	6.51±0.49	7.23±5.71	Cabral-Tena et al., 2023
Isla Uva-Panamá	56.54	3.71	8.39	-4.68	Eakin, 1996
Golfo Panamá- Panamá	78	17.45	9.25	8.3	Rodríguez-Ruano et al., 2023
Golfo Chiriquí- Panamá	50	9.4	7.35	2.1	Rodríguez-Ruano et al., 2023
Dos Hermanas- México		7.40 ± 0.73		6.07**	Medellín-Maldonado, 2024
Chahué-México		6.01 ± 1.26		3.69**	Medellín-Maldonado, 2024

*Balance incluyendo la producción de CaCO₃ de los calcificadores secundarios

**Considera solo la endobioerosión (macro y microbioerosión)

Como resultado del estado de producción de carbonatos y los procesos de bioerosión, se determinó que tanto IES como IM presentan balances de carbonatos positivos (Tabla 8, Figura 15C), con una producción neta de CaCO₃ similar a lo estimado para el arrecife La Entrega (único balance disponible para el Pacífico mexicano), similitud que puede ser atribuida a la dominancia de *Pocillopora* sp. y a que estos arrecifes presentan las formaciones arrecifales mejor desarrolladas para la región, debido a su diversidad de especies y a la alta CCV (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Reyes-Bonilla, 2003). Caso contrario al balance de carbonatos cuantificado para Yelapa, donde la producción neta es negativa.

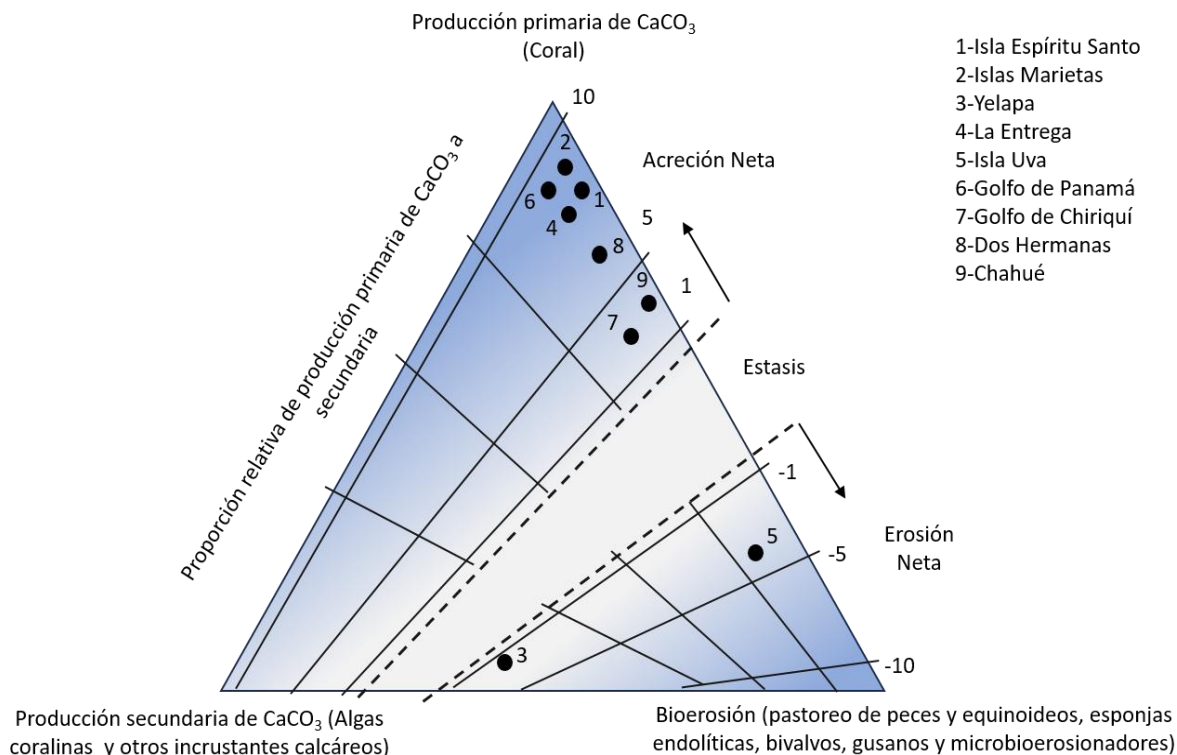


Figura 16. Representación del estado del balance de CaCO_3 para arrecifes del POT. Los vértices del triángulo corresponden a cada proceso clave (bioerosión, calcificación primaria y calcificación secundaria) y los diferentes estados del balance están representados por diferentes áreas dentro del espacio ternario. 1-3: este estudio, 4: Cabral-Tena et al., (2023), 5: Eakin, (1996); 6-7: Rodríguez-Ruano et al., (2023); 8-9: Medellín-Maldonado, (2024). (Adaptado de Perry et al., 2008).

De acuerdo con la clasificación de los arrecifes propuesta por Kleypas et al. (2001) en la que describen cuatro tipos básicos de arrecifes según los mecanismos que controlan la acumulación neta de CaCO_3 , identificamos que, IES e IM con una producción neta alrededor de los $8 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, son arrecifes dominados por la producción de carbonato, lo que denota, según la representación ternaria propuesta por Perry et al. (2008) (Figura 16), que son arrecifes en estado de acreción neta dominados por productores primarios de CaCO_3 , es decir, corales del género *Pocillopora* y, donde los procesos de bioerosión no exceden a la calcificación. Es por esto que, estas formaciones arrecifales se ubican en la parte alta del gráfico ternario (Figura 16), así como, los arrecifes para los que se conocen presupuestos de carbonatos netos en el POT (Golfo de Panamá, Golfo de Chiriquí, Chahué, La Entrega, Dos Hermanas, Tabla 8). Caso contrario ocurre en Yelapa, un arrecife rocoso que carece de una formación o estructura calcárea, así como, de especies coralinas constructoras de arrecifes y, por lo tanto, su presupuesto neto negativo, no solo señala un dominio de los procesos de bioerosión, sino más bien una baja producción bruta de

CaCO_3 , la cual depende de los calcificadores secundarios, ya que producen cerca del 82% del carbonato cuantificado, y por esto, ubicamos a este “arrecife” en la parte baja del espacio ternario (Figura 16).

Con este estudio se obtuvo información importante que permite identificar diferencias en cuanto a patrones de producción neta de carbonatos, para sistemas arrecifales con formaciones geomorfológicas diferentes, es decir, *arrecifes coralinos* con una estructura física (evidencia de la acumulación de carbonatos en una escala geológica), quizás de bajo desarrollo si lo comparamos con formaciones arrecifales como las del Indo-Pacífico, pero funcionales desde diferentes enfoques (ecológicos y geológicos) y las *comunidades coralinas*, concepto ampliamente utilizado en el POT, que indican que no existe una estructura calcárea geológicamente definida, pero que la presencia de corales y la biota asociada, constituyen sistemas de gran importancia biológica y ecológica para la región.

Es importante mencionar que este trabajo se realizó previo a la anomalía térmica del 2023-2024, por lo que contiene información valiosa sobre el estado ecológico de formaciones arrecifales que presentaron una reducción importante de cobertura coralina y con ello, una disminución en los presupuestos de carbonatos. Estos resultados son el reflejo de las condiciones ecológicas antes de la perturbación y representan un punto de referencia al cual deben aproximarse los ecosistemas para determinar su estado de recuperación. Sugerimos para futuras investigaciones enfocadas en los presupuestos de carbonatos, incluir la cuantificación de la producción de sedimentos detríticos, los cuales están controlados en gran medida por los mecanismos y las tasas de erosión de los arrecifes (Morgan, 2014). Considerando que no todo el CaCO_3 erosionado se pierde, ya que las partículas más grandes quedan atrapadas en cavidades de la estructura del arrecife y permanecen dentro del sistema ayudando a cimentar la estructura porosa en una construcción más sólida (Hutchings, 1986) y estable (Scoffin, 1992; Perry y Hepburn, 2008). Por ello resulta importante identificar cuanto sedimento es retenido o exportado fuera de la estructura arrecifal, de modo que se logre tener un panorama más amplio en el cual se integran diversos elementos del presupuesto de carbonatos y con ello, una mejor aproximación en la evaluación de las funciones geo-ecológicas de los arrecifes en esta región.

Como se ha mencionado a lo largo de esta tesis, estimar el aporte de cada uno de los elementos que participan en los presupuestos de carbonatos, brinda la oportunidad de evaluar cuantitativamente, el estado de salud y las funciones geo-ecológicas que ofrece un arrecife en un momento dado (Perry et al., 2008, 2013; Kuffner y Toth, 2016). De acuerdo con Kleypas et al. (1999) un arrecife está saludable y en constante crecimiento cuando presentan una producción neta de CaCO_3 entre 1.5 – 5 G. Considerando

esto, los balances de carbonatos cuantificados para IES e IM ($> 8 \text{ G}$) indican que estas formaciones arrecifales al momento de la toma de datos (finales del 2021), se encontraron en buen estado ecológico y geológico, gracias a que los procesos de construcción sobresalen frente a los procesos de bioerosión.

En cuanto a las funciones geológicas, dentro de las cuales se incluye: 1) la capacidad del arrecife para construir y acumular estructuras verticalmente en respuesta al aumento del nivel del mar (Kleypas et al., 2001; Kuffner y Toth, 2016; Perry et al., 2018b), podemos tomar en cuenta, lo señalado por Cabral-Tena et al. (2023) y Rodríguez-Ruano et al. (2023) para arrecifes del POT, los cuales estimaron que se requiere entre 30 y 43% de CCV para que los presupuestos de carbonatos permanezcan positivos y los arrecifes en estado de acreción. Aunque en este estudio no se realizó un análisis similar y, dado que los arrecifes del POT comparten algunas características o condiciones ambientales (e. g., dominancia de pocilopóridos, perturbación por anomalías térmicas, eventos Niño, surgencias, entre otros), podemos asumir que estos requerimientos sobre la CCV son similares a nivel regional, por lo tanto, IES e IM por la alta CCV que se presenta en algunos sitios ($> 40\%$, Tabla 3), son arrecifes que hacen frente al aumento del nivel del mar y su función de acumular estructura se mantiene. Respecto a la función geo-ecológica de 2) desarrollar una estructura arrecifal compleja que contribuya con la conservación de la biodiversidad y mantenimiento de la biomasa de peces (Perry et al., 2018b; Perry y Álvarez-Filip, 2018), la cual es dependiente de la presencia y dominio de especies coralinas ramificadas (i.e., *Pocillopora* spp.), ya que, son las que mayormente contribuyen con la complejidad estructural de los arrecifes tanto en IES como IM, aseguran el cumplimiento de esta función. De manera general, ambas funciones geo-ecológicas, se conservan y con ello, los servicios ecosistémicos que brindan a la sociedad (e. g., reducción de la fuerza del oleaje - protección costera y recurso pesquero - provisión de alimentos).

Ahora bien, Cabral-Tena et al. (2023) y Rodríguez-Ruano et al. (2023) también mencionan que, para que los arrecifes en esta región puedan hacer frente al aumento del nivel del mar proyectado por el IPCC –el cual considera las Trayectorias de Concentración Representativas (RCP) para el POT, es decir, las concentraciones de gases de efecto invernadero bajo diferentes escenarios de emisiones (Oppenheimer et al., 2019)– se requiere de una CCV entre 50 y 60 % para el RCP 2.6, el cual proyecta un aumento del nivel del mar de 4 mm año^{-1} , bajo un escenario de mitigación alta, mientras que, se requiere de una CCV alrededor del 70% para el RCP 4.5, el cual proyecta un aumento del nivel del mar de 7 mm año^{-1} , con una mitigación moderada de las emisiones y para el RCP 8.5, ni la CCV del 100% será suficiente para hacer frente al aumento del nivel del mar de 15 mm año^{-1} si no se reducen las emisiones de gases de efecto invernadero (IPCC, 2014), es pertinente mencionar, que estos modelos asumen que las tasas de

calcificación y bioerosión se mantienen estables. Bajo este contexto, los arrecifes evaluados (IES e IM), pueden estar presentando una tasa de acreción suficiente como para lidiar con un posible aumento del nivel del mar, bajo el escenario del RCP 2.6, con excepción de algunos sitios (Tabla 3).

Particularmente, en Yelapa el presupuesto neto negativo no es indicador de una dominancia de procesos erosivos, sino el reflejo de una formación arrecifal con una reducida presencia de corales y una baja producción de carbonatos, característica propia de arrecifes rocosos representativos en el POT. Para este tipo de arrecifes, no se identificaron estudios donde cuantifiquen los presupuestos netos de carbonatos, y esto puede estar relacionado con el poco reconocimiento que se tiene de las comunidades coralinas no constructoras de arrecifes (Kleypas et al. 2001) o por la falta de estudios sobre calcificadores secundarios, los cuales son los principales productores de carbonatos en estos arrecifes y para los cuales, su estudio apenas comienza en el POT (e. g., Alvarado-Rodríguez et al., 2019, 2022, Orrante-Alcaraz et al. 2023, Pareja-Ortega et al., 2025). Debido a que, en Yelapa no se presenta un proceso de acumulación de carbonatos por la escasa producción de estos y por la falta de organismo cementantes que contribuyan con la formación de una estructura calcárea, siendo entonces, una comunidad coralina que no construye arrecife, y por lo tanto, la formación “arrecifal” no coincide con los modelos propuestos por Kleypas (2001), donde clasifica a los arrecifes basándose en los mecanismos que controlan el proceso de acumulación neta de carbonatos. No obstante, Yelapa puede ser una representación o un modelo de los arrecifes del futuro si las condiciones ambientales y presiones antropogénicas continúan afectando el desarrollo normal de estos ecosistemas, a tal punto que la cobertura de coral disminuya a tal punto que amenace la permanencia de estos ecosistemas. Adicionalmente, sugerimos que Yelapa participa en la formación de sedimentos, ya que, gran parte de la calcificación la cual es realizada por los esclerobiontes (e. g., balanos) se fragmenta y pasa a ser parte importante de este componente, sin embargo, se requiere de estudios que permitan identificar qué pasa con ese sedimento para tener mayor claridad sobre la función geo-ecológica de este tipo de arrecifes.

El estudio de las formaciones arrecifales del POT tuvo sus inicios en los años 70s, con la descripción de sus características geomorfológicas, entre las que se incluyeron: un desarrollo superficial <10m de profundidad, pequeños en tamaño y altamente dispersos, emergentes y carentes de una planicie y cresta arrecifal y marcos estructurales delgados. Estas características los hace diferentes de las formaciones arrecifales del Indo-Pacífico y el Caribe, y es probable que por esto no fueron descubiertos o descritos por los primeros investigadores dedicados al estudio de la naturaleza (Ver Glynn, 2017). Como consecuencia de ello, son pocos los estudios sobre la calcificación y el crecimiento coralino identificados para los años

70s – 80s. Los primeros estudios que abordaron estas temáticas, se enfocaron en el género *Pocillopora* (Glynn y Stewart, 1973; Glynn, 1977), específicamente, en la zona central del POT. El interés por los temas relacionados con la producción de CaCO_3 , aumentó considerablemente, en los últimos 20 años. Quizás los patrones que se han logrado identificar en los procesos de calcificación (aumento o disminución) atribuidos al efecto de las variables ambientales particulares de la región (variación temporal de temperatura superficial del mar, alta concentración de nutrientes, eventos de surgencias, eventos ENSO entre otros), ha despertado el interés por entender como responden los arrecifes coralinos ante estas condiciones ambientales, las cuales gracias al cambio climático también están siendo modificadas (Glynn, 2000; Manzello, 2010; Tortolero-Langarica et al., 2016b; Glynn et al., 2017c).

Capítulo 5. Conclusiones

La revisión realizada refleja un mayor enfoque en la comprensión de los procesos de calcificación de corales y la construcción arrecifal, sin embargo, la dinámica de estos ecosistemas involucra otros elementos y procesos donde participan diferentes grupos biológicos. Recientemente, se ha iniciado el estudio sobre el papel que desempeñan otros organismos calcificadores incrustantes en el desarrollo de los arrecifes y específicamente, en la producción de carbonatos (Anexo Tabla 9). En esta investigación, pudimos identificar el papel que puede estar desempeñando cada uno de estos organismos (balanos, moluscos, briozoos, poliquetos, foraminíferos y algas coralinas incrustantes) en el mantenimiento de la estructura física arrecifal, así como, los requerimientos ambientales particulares (e. g., Luz, sedimentos, disponibilidad de sustratos) que condicionan la cantidad de carbonatos que se produce. La contribución como productores de carbonatos tiene una mayor importancia en sistemas arrecifales donde los corales son escasos, es decir, se convierten en los calcificadores primarios en arrecifes marginales (Randi et al., 2021) o comunidades coralinas como Yelapa, un motivo de gran importancia para considerar a estos calcificadores en las cuantificaciones de la producción bruta de carbonatos.

De manera antagónica al proceso de construcción de la estructura física arrecifal y complementaria para las estimaciones de la producción neta de CaCO_3 en los ecosistemas arrecifales, ocurren los procesos naturales de destrucción o erosión, los cuales han sido menos estudiados y por lo tanto es limitada su comprensión y comparación con otras regiones donde las formaciones arrecifales presentan un mayor desarrollo, por extensión, diversidad y abundancia de corales constructores como el Indo-Pacífico y el Caribe. Actualmente, los estudios relacionados con los grupos bioerosionadores (erizos, peces y endobioerosionadores), reportan generalmente, la composición de especies y densidades poblacionales, así como, las influencias de las condiciones ambientales fluctuantes que provocan cambios en las poblaciones de estos grupos. Las tasas a las que operan estos organismos en su papel como bioerosionadores, han sido estimadas para pocas zonas del POT y con un amplio margen temporal (>20 años) (Anexos Tabla 11-13), y es posible que, debido a los cambios de las condiciones ambientales o particularidades a nivel local, las tasas a las que operan diferentes grupos de bioerosionadores hayan cambiado y las cuantificaciones podrían no reflejar las condiciones de los arrecifes actuales. Este tópico constituye la mayor limitante para las estimaciones de producción neta de CaCO_3 bajo las condiciones actuales de los sistemas arrecifales del POT y se reconoce como una gran área de oportunidad para investigaciones futuras.

Esta revisión permitió identificar la disponibilidad de datos y los vacíos de conocimiento principalmente en los procesos de bioerosión, necesidades evidenciadas desde los años 80s (e. g., Glynn, 1983) y que aún persisten, quizás por la poca inclusión de los bioerosionadores en los estudios relacionados con la ecología arrecifal o por la limitada priorización del tema en los presupuestos para la investigación. La falta de información sobre las tasas a las que operan los diferentes taxones que intervienen en los procesos de calcificación o acreción arrecifal, así como, los diferentes bioerosionadores, limita las estimaciones de la producción neta de carbonatos en arrecifes del POT y con ello, la cuantificación del estado de los arrecifes coralinos desde una perspectiva geomórfica, por lo que se considera pertinente promover el estudio de estas temáticas que van con el interés de tener una mayor comprensión del efecto y variabilidad de estos procesos en los arrecifes del POT, lo que ayudará con el desarrollo de modelos más complejos que ayuden a predecir o modelar cambios en respuesta de las condiciones ambientales futuras.

La contribución de los calcificadores secundarios a los presupuestos netos de carbonato representan el 8% en IES, el 14% en IM y el 82% en Yelapa (todos los grupos) de la producción bruta de carbonatos en los sitios estudiados y son un componente clave que permite entender el proceso de formación de la estructura en los arrecifes del Pacífico mexicano, debido a su papel como cementantes y formadores de sedimentos. Sin embargo, la calcificación de organismos cementantes es baja en comparación con regiones donde hay formaciones arrecifales bien desarrolladas, esta es una de las razones por las cuales, en el POT los arrecifes coralinos presentan una estructura arrecifal reducida. Así como, la existencia de comunidades coralinas que no forman estructura como es el caso de Yelapa.

Se obtuvo para los arrecifes estudiados, la primera cuantificación del presupuesto neto de CaCO_3 , integrando, cada uno de los elementos que participan tanto en los procesos de producción de carbonatos (calcificadores primarios y secundarios) como en los procesos de bioerosión (erizos, peces y endobioerosionadores), lo que permitió identificar que los arrecifes de IES e IM se encuentran en acreción gracias a la contribución del carbonato producido principalmente por las especies *P. verrucosa*, *P. capitata* y *P. damicornis* y a que las tasas de bioerosión no exceden la producción de carbonatos, por lo que, se determinó que las funciones geo-ecológicas relacionadas con la acumulación vertical de una estructura calcárea, para hacer frente al aumento del nivel del mar y el desarrollo de una formación arrecifal compleja, que favorece la conservación de la diversidad, se conserva en los arrecifes IES e IM.

Literatura citada

- Adey, W. H. (1998). Coral reefs: Algal structured and mediated ecosystems in shallow, turbulent, alkaline waters. *Journal Phycology*, 34(3), 393–406. https://www.researchgate.net/profile/Nirmala-Svsg/post/I_am_looking_for_papers_of_Macroalgae_in_coral_reefs/attachment/59d63a9679197b8077997b51/AS%3A406655712940036%401473965685245/download/review-adey-98-asfa.pdf
- Afeworki, Y., Zekeria, Z. A., Videler, J. J., & Bruggemann, J. H. (2013). Food intake by the parrotfish *Scarus ferrugineus* varies seasonally and is determined by temperature, size and territoriality. *Marine Ecology Progress Series*, 489, 213–224. <https://doi.org/10.3354/meps10379>
- Al Shehhi, M. R., Gherboudj, I., & Ghedira, H. (2014). An overview of historical harmful algae blooms outbreaks in the Arabian Seas. *Marine Pollution Bulletin*, 86(1-2), 314–324. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.06.048>
- Alvarado-Rodríguez, J. F., Nava, H., Cabral-Tena, R. A., Norzagaray-López, C. O., & Calderón-Aguilera, L. E. (2023). Contribución de los heterótrofos a la calcificación secundaria en arrecifes marginales del Pacífico mexicano. *Hidrobiológica*, 33(2), 169-178. <https://doi.org/10.24275/uvos4166>
- Alvarado-Rodríguez, J. F., Calderón-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, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2022.151800>
- Alvarado-Rodríguez, J. F., Cabral-Tena, R.A., Norzagaray-López, C. O., & Calderón-Aguilera, L.E. (2021). The despised role of sclerobionts in a coral community from the Eastern Tropical Pacific. *Reef Encounter*, 36, 47-49. <https://doi.org/10.53642/ZDYP7642>
- 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>
- Alvarado, J. J., Grassian, B., Cantera-Kintz, J. C., Carballo, J. L., & Londoño-Cruz, E. (2017). Coral Reef Bioerosion in the Eastern Tropical Pacific. In Glyn, P.W., Manzello, D. P., Enoch, I. A. (eds). *Coral Reef of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment*, 8, Chapter 12. 369-404. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-94-017-7499-4>.
- Alvarado, J. J., Cortés, J., Guzmán, H., & Reyes-Bonilla, H. (2016a). Bioerosion by the sea urchin *Diadema mexicanum* along Eastern Tropical Pacific coral reefs. *Marine Ecology*, 37, 1088–1102. <https://doi.org/10.1111/maec.12372>
- Alvarado, J. J., Cortés, J., Guzmán, H., & Reyes-Bonilla, H. (2016b). Density, size, and biomass of *Diadema mexicanum* (Echinoidea) in Eastern Tropical Pacific coral reefs. *Aquatic Biology*, 24, 151–161. <https://doi.org/10.3354/ab00645>
- Alvarado, J. J., Ayala, A., Álvarez del Castillo-Cárdenas, P. A., Fernández, C., Aguirre-Rubí, J., Buitrago, F., & Reyes-Bonilla, H. (2011). Coral communities of San Juan del Sur, Pacific Nicaragua. *Bulletin of Marine Science*. 87(1), 129–146. <https://doi.org/10.5343/bms.2010.1058>

- Alvarado, J. J., & Chiriboga, A. (2008). Distribución y abundancia de equinodermos en las aguas someras de la Isla del Coco, Costa Rica (Pacífico Oriental). *Revista de Biología Tropical*, 56 (2), 99-111. <https://www.researchgate.net/search.Search.html?query=Distribución+y+abundancia+de+equinodermos+en+las+aguas+someras+de+la+Isla+del+Coco%2C+Costa+Rica+%28Pacífico+Oriental%29.++&type=publication>
- Alvarado, J. J., & Fernández, C. (2005). Equinodermos del Parque Nacional Marino Ballena, Pacífico, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 53(3), 275-284. <https://www.researchgate.net/search.Search.html?query=Equinodermos+del+Parque+Nacional+Marino+Ballena%2C+Pacífico%2C+Costa+Rica.&type=publication>
- Álvarez-Filip, L., Carricart-Ganivet, J. P., Horta-Puga, G., & Iglesias-Prieto, R. (2013). Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef Functionality. *Scientific Reports* 3, 3486. <https://doi.org/10.1038/srep03486>
- Álvarez-Filip, L., Côté, I. M., Gill, J. A., Watkinson, A. R., & Dulvy, N. K. (2011). Region-wide temporal and spatial variation in Caribbean reef architecture: is coral cover the whole story? *Global Change Biology*, 17(7), 2470–2477. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02385.x>.
- Amado-Filho, G. M., Bahia, R. G., Mariath, R., Jesionek, M. B., Moura, R. L., Bastos, A. C., Pereira-Filho, G. H., & Francini-Filho, R. B. (2018). Spatial and temporal dynamics of the abundance of crustose calcareous algae on the southernmost coral reefs of the western atlantic (Abrolhos Bank, Brazil). *Algae*, 33(1), 85–99. <https://doi.org/10.4490/algae.2018.33.2.25>
- Anderson, D. M., Brock, J. C., & Prell, W. L. (1992). Physical upwelling processes, upper ocean environment and the sediment record of the southwest monsoon. *Geological Society*, 64(1), 121-129. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.1992.064.01.08>
- Bak, R. P. M. (1994). Sea urchin bioerosion on coral reefs: place in the carbonate budget and relevant variables. *Coral Reefs*, 13(2), 99-103. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00300768>
- Bak, R. P. M., Carpay, M. J. E., de Ruyter van Steveninck, E. D. (1984) Densities of the sea urchin *Diadema antillarum* before and after mass mortalities on the coral reefs of Curacao. *Marine Ecology Progress Series*, 17, 105 108. <https://www.int-res.com/articles/meps/17/m017p105.pdf>
- Baker, A. C., Glynn, P. W., & Riegl, B. (2008). Climate change and coral reef bleaching: An ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future outlook. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 80(4), 435-471. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.09.003>
- Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., & Silliman, B. R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, 81(2), 169–193. <https://doi.org/10.1890/10-1510.1>
- 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, 9638. <https://www.nature.com/articles/s41598-018-27961-6>
- Bedolla-Guzmán, Y. R. (2007). *Caracterización ecológica de la comunidad de macroinvertebrados marinos submareales rocosos del Archipiélago de Revillagigedo, México*. [Tesis de Licenciatura de Biólogo

- Marino, Universidad Autónoma de Baja California Sur].
<http://rediberoamericanaequinodermos.com/wp-content/uploads/2015/09/Bedolla%20Guzman%202007%20Macroinvert%20Arch%20Revillagigedo%20UABCS%20Lic.pdf>
- 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).
<https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0130312>
- Bellwood, D. R., & Choat, J. H (1990). A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications. *Environmental Biology of Fishes*, 28, 189-124
<https://link.springer.com/article/10.1007/BF00751035>
- Benítez-Villalobos, F., Domínguez y Gómez, M. T., & López Pérez, R. A. (2008). Temporal variation of the sea urchin *Diadema mexicanum* population density at Bahías de Huatulco, Western México. *Revista de Biología Tropical*, 56(3), 255-263.
<https://archivo.revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/27140>
- Berke, S. K., Jablonski, D., Krug, A. Z., Roy, K., & Tomasovych, A. (2013). Beyond Bergmann's rule: Size-latitude relationships in marine Bivalvia world-wide. *Global Ecology and Biogeography*, 22(2), 173–183. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00775.x>
- Bezi, M. B., Jiménez, C., Cortés, J., Segura, A., León A., Alvarado, J. J., Gillén C., & Mejía, E. (2006). Contrasting *Psammocora*-dominated coral communities in Costa Rica, Tropical Eastern Pacific. Proceeding of 10th International Coral Reef Symposium, 376-381.
https://www.researchgate.net/publication/288004652_Contrasting_Psammocora-dominated_coral_communities_in_Costa_Rica_tropical_eastern_Pacific
- Borbón-Fuentes, K. E. (2025). *Contribución de los esclerobiontes a la calcificación arrecifal en un ecosistema marginal del Pacífico central mexicano* [Tesis de Maestría en Ciencias en ecología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, México], Repositorio Institucional.
https://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1007/4304/1/tesis_Kenia%20Elizabet%20Borbón%20Fuentes_2025.pdf
- Browne, N. K., Smithers, S. G., & Perry, C. T. (2013). Carbonate and terrigenous sediment budgets for two inshore turbid reefs on the central Great Barrier Reef. *Marine Geology*, 346, 101–123.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.margeo.2013.08.011>
- Burdett, H., Kamenos, N. A., & Law, A. (2011). Using coralline algae to understand historic marine cloud cover. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 302(1-2), 65–70.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.07.027>
- Cabral-Tena, R. A., Medellín-Maldonado, F., Granja-Fernández, R., González-Mendoza, T. M., & López-Pérez, A. (2023). Presupuesto de carbonato en el parche de arrecife de La Entrega, Oaxaca, Sur del Pacífico mexicano. *Hidrobiológica*, 33(2), 201-210. <https://doi.org/10.24275/hthl7067>

- Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Álvarez-Filip, L., González-Barrios, F. J., Calderón-Aguilera, L. E., & Aparicio-Cid, C. (2020). Functional potential of coral assemblages along a typical Eastern Tropical Pacific reef tract. *Ecological Indicators*, 119. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106795>
- Cabral-Tena, R.A., López-Pérez, A., Reyes-Bonilla, H., Calderón-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, C. O., Rodríguez-Zaragoza, F. A., Cupul-Magaña, A., Rodríguez-Troncoso, A. P., & Ayala-Bocos, A. (2018). Calcification of coral assemblages in the eastern Pacific: Reshuffling calcification scenarios under climate change. *Ecological Indicators*, 95, 726–734. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.08.021>
- Cabral-Tena, R. A., Reyes-Bonilla H., Lluch-Cota S., Paz-García D. A., Calderón-Aguilera L. E., Norzagaray-López, C. O., & Balart, E. F. (2013). Different calcification rates in males and females of the coral *Porites panamensis* in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series*, 476, 1–8. <https://doi.org/10.3354/meps10269>
- Calderón-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., & Carriquiry, J. D. (2007). El papel de los arrecifes coralinos en el flujo de carbono en el océano: estudios en el Pacífico mexicano. *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*, 215-226. https://www.researchgate.net/profile/Jose-Carriquiry/publication/242466644_El_papel_de_los_arrecifes_coralinos_en_el_flujo_de_carbono_en_el_oceano_estudios_en_el_Pacifico_Mexicano/links/57b8edce08aec9984ff3c95b/El-papel-de-los-arrecifes-coralinos-en-el-flujo-de-carbono-en-el-oceano-estudios-en-el-Pacifico-Mexicano.pdf
- Camoin, G. F., & Montaggioni, L. F. (1994). High energy corallgal-stromatolite frameworks from Holocene reefs (Tahiti, French Polynesia). *Sedimentology*, 41, 655-676. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.1994.tb01416.x>
- Cantera, J., Zapata, F. A., Forero, P., Francisco, V., Jiménez, J. M., Londoño, E., Narváez, K., Neira, R., Orozco, C.A., & Toro-Farmer, G. (2001). Organismos bioerosionadores en arrecifes de Isla Gorgona. En: Barrios & López-Victoria (eds). *Gorgona Marina, contribución al conocimiento de una Isla Única. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "José Benito Vives de Andrés"-INVEMAR, Serie de Publicaciones Especiales No. 7*. <https://doi.org/10.21239/V90599>
- Carballo, J. L., Bautista, E., Nava, H., Cruz-Barraza, J. A. & Chávez, J. A. (2013). Boring sponges, an increasing threat for coral reefs affected by bleaching events. *Ecology and Evolution*, 3(4), 872-886. <https://doi.org/10.1002/ece3.452>
- Cardona-Gutiérrez, M. F., & Londoño-Cruz, E. (2020). Boring worms (Sipuncula and Annelida: Polychaeta): their early impact on Eastern Tropical Pacific coral reefs, *Marine Ecology Progress Series*, 641, 101-110. <https://doi.org/10.3354/meps13298>
- Carricart-Ganivet, J. P., & Barnes, D. J. (2007). Densitometry from digitized images of X-radiographs: Methodology for measurement of coral skeletal density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 344(1), 67-72. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.12.018>
- Carricart-Ganivet, J. P., Beltrán-Torres, A. U., Merino, M., & Ruiz-Zárate, M. A. (2000). Skeletal extension, density and calcification rate of the reef building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) in the Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science*, 66(1), 215-224, <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/2000/00000066/00000001/art00020>

- Carriquiry, J. D., Cupul-Magaña, A., Rodríguez-Zaragoza, F. A. & Medina-Rosas, P. (2001). Coral bleaching and mortality in the Mexican Pacific during the 1997–98 El Niño and prediction from a remote sensing approach. *Bulletin of Marine Science*, 69(1), 237-249. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/2001/00000069/00000001/art00015>
- Carriquiry, J. D., & Reyes-Bonilla, H. (1997). Estructura de la comunidad y distribución geográfica de los arrecifes coralinos de Nayarit, Pacífico de México. *Ciencias Marinas*, 23(2), 227-248. <https://www.redalyc.org/pdf/480/48047808005.pdf>
- Centurión, R., & López-Gappa, J. (2011). Bryozoan assemblages on hard substrata: species abundance distribution and competition for space. *Hydrobiologia*, 658, 329-341. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10750-010-0503-5>
- Chave, K. E., Smith, S. V., & Roy, K. J. (1972). Carbonate production by coral reefs. *Marine Geology*, 12, 123-140. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(72\)90024-2](https://doi.org/10.1016/0025-3227(72)90024-2)
- Choi, D. R., & Ginsburg, R. N. (1983). Distribution of Coelobites (Cavity-Dwellers) in Coral Rubble Across the Florida Reef Tract. *Coral Reefs*, 2, 165–172. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00336723>
- Combillet, L., Fabregat-Malé, S., Mena, S., Marín-Moraga, J. A., Gutiérrez, M., & Alvarado, J. J. (2022). *Pocillopora* spp. growth analysis on restoration structures in an Eastern Tropical Pacific upwelling area. *PeerJ*, 10, 1-19. <https://peerj.com/articles/13248/>
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas - CONANP (2014). Programa de Manejo. Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo. https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/141_libro_pm.pdf
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas - CONANP (2007). Programa de Conservación y Manejo del Parque Nacional Islas Marietas. https://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/pdf/programas_manejo/marietas.pdf
- Cornwall, C. E., Carlot, J., Branson, O., Courtney, T. A., Harvey, B. P., Perry, C. T., Andersson, A. J., Diaz-Pulido, G., Johnson, M. D., Kennedy, E., Krieger, E. C., Mallela, J., McCoy, S. J., Nugues, M. M., Quinter, E., Ross, C. L., Ryan, E., Saderne, V., & Comeau, S. (2023). Crustose coralline algae can contribute more than corals to coral reef carbonate production. *Communications Earth & Environment*, 4, 105. <https://doi.org/10.1038/s43247-023-00766-w>
- Cortés, J., Enochs, I. C., Sibaja-Cordero, J., Hernández, L., Alvarado, J. J., Breedy, O., Cruz-Barraza, J. A., Esquivel-Garrote, O., Fernández-García, C., Hermosillo, A., Kaiser, K. L., Medina-Rosas, P., Morales-Ramírez, A., Pacheco, C., Pérez-Matus, A., Reyes-Bonilla, H., Riosmena-Rodríguez, R., Sánchez-Noguera, C., Wieters, E. A. & Zapata, F. A. (2017). Marine Biodiversity of Eastern Tropical Pacific Coral Reefs. In Glynn, P.W., Manzello, D. P., Enoch, I. A. (eds). *Coral Reef of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment*, 8, Chapter 7, 203-250. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-94-017-7499-4>
- Cortés, J., & Reyes-Bonilla, H. (2017). Human Influences on Eastern Tropical Pacific Coral Communities and Coral reefs. In Glynn, P.W., Manzello, D. P., Enoch, I. A. (eds) (2017). *Coral Reef of the Eastern*

- Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment*, 8, Chapter 20. 549-564. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-94-017-7499-4>.
- Cortés, J. (1997). Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. *Coral Reefs*, 16(1), S39-S46. <https://link.springer.com/article/10.1007/s003380050240>
- Cosain-Díaz, J. A., Tortolero-Langarica, J. D. 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), 33–47. <https://doi.org/10.7773/cm.v47i1.3047>
- Cotler, H., Garrido, A., Bunge, V., & Luisa Cuevas, M. (2010). Las cuencas hidrográficas de México: Priorización y toma de decisiones. *Las cuencas hidrográficas de México: diagnóstico y priorización* 1, 210-215. https://vortice.conagua.gob.mx/storage/files.conagua/upload/05022021_1612548612.pdf
- D'Croz, L., & O'Dea, A. (2007). Variability in upwelling along the Pacific shelf of Panamá and implications for the distribution of nutrients and chlorophyll. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73(1-2), 325-340. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.01.013>
- Dana, T. F. (1975). Development of contemporary eastern Pacific coral reefs. *Marine Biology*, 33(4), 355-374. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00390574>
- Dee, S., Cuttler, M., Cartwright, P., McIlwain, J., & Browne, N. (2021). Encrusters maintain stable carbonate production despite temperature anomalies among two inshore island reefs of the Pilbara, Western Australia. *Marine Environmental Research*, 169. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105386>
- Dodge, R. E., & Brass, G. W. (1984). Skeletal extension, density and calcification of the reef coral, *Montastrea annularis*: St. Croix, US Virgin Islands. *Bulletin of Marine Science*, 34(2), 288-307. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/1984/00000034/00000002/art00011>
- Eakin C. M. (2001). A tale of two ENSO events: carbonate budgets and the influence of two warming disturbances and intervening variability, Uva Island, Panamá. *Bulletin of Marine Science*, 69(1): 171–186. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/2001/00000069/00000001/art00011>
- Eakin C. M. (1996). Where have all the carbonates gone? A model comparison of calcium carbonate budgets before and after the 1982-1983 El Niño at Uva Island in the eastern Pacific. *Coral Reefs*, 15, 109-119. <https://link.springer.com/article/10.1007/bf01771900>
- Eakin C. M. (1992). Post-El Niño Panamanian Reefs: Less Accretion, More Erosion and Damselish Protection. *Proceedings of Seventh International Coral Reef Symposium*, 1. http://rediberoamericanaequinodermos.com/wp-content/uploads/2016/02/eakin_1992_7icrs_post_enso_erosion.pdf

- Edinger, E. N., Limmon, G. V., Jompa, J., Widjatmoko, W., Heikoop, J. M., & Risk, M. J. (2000). Normal coral growth rates on dying reefs: are coral growth rates good indicators of reef health? *Marine Pollution Bulletin*, 40(5), 404-425. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(99\)00237-4](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(99)00237-4)
- El Hedeny, M., Rashwan, M., Richiano, S., Al Farraj, S., & Al Basher, G. (2020). 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/10.5066/F7319TR3>
- Eschmeyer, W. N., & Herald, E. S. (1983). A field guide to Pacific coast fishes: North America. Houghton Mifflin Harcourt. https://books.google.com.mx/books?hl=en&lr=&id=h_6RNzCo6lAC&oi=fnd&pg=PR5&dq=Eschmeyer,+1983&ots=p-NZgtSwkD&sig=pcuD5-Y6tBu962oBleyBoHGH-Q8&redir_esc=y#v=onepage&q=Eschmeyer%2C%201983&f=false
- Fabricius, K., & De'ath, G. (2001). Environmental factors associated with the spatial distribution of crustose coralline algae on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 19, 303–309. <https://link.springer.com/article/10.1007/s003380000120>
- Fiedler, P. C. (1992). Seasonal climatologies and variability of eastern tropical Pacific surface waters. US National Marine Fisheries Service. *NOAA Technical Report NMFS 109*. https://books.google.com.mx/books?hl=en&lr=&id=WoWMYyJzJt4C&oi=fnd&pg=PA1&dq=Seasonal+Climatologies+and+Variability+of+Eastern+Tropical+Pacific+Surface+Waters&ots=P0jxJmzsOI&sig=o1GT0xPIR1zgG6XDQ866_QC26Ls&redir_esc=y#v=onepage&q=Seasonal%20Climatologies%20and%20Variability%20of%20Eastern%20Tropical%20Pacific%20Surface%20Waters&f=false
- Fiedler, P. C., & Talley, L. D. (2006). Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69, 143–180. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.008>
- Francisco, V. (2000). *Determinación de las tasas de bioerosión por peces balistidos en un arrecife coralino del Pacífico colombiano* [Tesis de Maestría. Universidad del Valle, Cali, Colombia]. PDF
- Gattuso, J. P., Frankignoulle, M., Bourge, I., Romaine, S., & Buddemeier, R. W. (1998). Effect of calcium carbonate saturation of seawater on coral calcification. *Global and Planetary Change*, 18(1-2), 37-46. [https://doi.org/10.1016/S0921-8181\(98\)00035-6](https://doi.org/10.1016/S0921-8181(98)00035-6)
- Gherardi, D. F. M., & Bosence, D. W. J. (1999). Modeling of the ecological succession of encrusting organisms in recent coralline-algal frameworks from Atol das Rocas, Brazil. *Palaios*, 145-158. <https://doi.org/10.2307/3515370>
- Glynn, P. W. (2017). History of Eastern Pacific Coral Reef Research. In Glynn, P.W., Manzello, D. P., Enoch, I. A. (eds) (2017). *Coral Reef of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment*, 8, Chapter 1, 1-38. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-94-017-7499-4>.

- Glynn, P. W. (2000). Effects of the 1997-98 El Niño-Southern Oscillation on Eastern Pacific corals and coral reefs: An overview. Proceedings 9th International Coral Reef Symposium, Bali, Indonesia 2, 3-27. <https://www.researchgate.net/search.Search.html?query=Effects+of+the+1997-98+El+Niño-Southern+Oscillation+on+Eastern+Pacific+corals+and+coral+reefs%3A+An+overview&type=publication>
- Glynn, P. W. (1994). State of Coral Reefs in the Galápagos Islands: Natural vs Anthropogenic Impacts. *Marine Pollution Bulletin*, 29(13), 131-140. <https://www.researchgate.net/search.Search.html?query=State+of+Coral+Reefs+in+the+Galápagos+Islands%3A+Natural+vs+Anthropogenic+Impacts&type=publication>
- Glynn, P. W. (1988). El Niño warming, coral mortality and reef framework destruction by echinoid bioerosion in the eastern Pacific. PDF
- Glynn, P.W. (1985). El Niño-associated disturbance to coral reefs and post disturbance mortality by *Acanthaster planci*. *Marine Ecology Progress Series*, 26, 295-300. <https://www.int-res.com/articles/meps/26/m026p295.pdf>
- Glynn, P. W. (1983). Extensive 'Bleaching' and Death of Reef Corals on the Pacific Coast of Panama. *Environmental Conservation*, 10(2), 149-154. <https://doi.org/10.1017/S0376892900012248>
- Glynn, P. W. (1977). Coral growth in upwelling and nonupwelling areas off the Pacific coast of Panama. *Journal of Marine Research* 35(3), 567-585. https://elischolar.library.yale.edu/journal_of_marine_research/1408/
- Glynn, P. W., Von Prael, H., & Guhl, F. (1982). Coral reefs of Gorgona Island, Colombia, with special reference to corallivores and their influence on community structure and reef development, *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*, 12, 185-214. PDF
- 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. (2017a). Eastern Pacific Coral Reef Provinces, Coral Community Structure and Composition: An Overview. In Glynn, P.W., Manzello, D. P., Enoch, I. A. (eds). *Coral Reef of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment*, 8, Chapter 5. 107-176. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-94-017-7499-4>
- Glynn, P. J., Glynn, P. W., & Riegl, B. (2017b). El Niño, echinoid bioerosion and recovery potential of an isolated Galápagos coral reef: a modeling perspective. *Marine Biology*, 164(6), 146. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00227-017-3175-0>
- Glynn, P. W., Mones, A. B., Podestá, G. P., Colbert, A., & Colgan, M. W. (2017c). El Niño-Southern Oscillation: effects on Eastern Pacific coral reefs and associated biota. In Glynn, P.W., Manzello, D. P., Enoch, I. A. (eds). *Coral Reef of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment*, 8, Chapter 8, 251-290. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-94-017-7499-4>.
- Glynn, P. W., & Manzello, D. P. (2015). Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance. In: Birkeland, C. (ed.). *Coral reefs in the Anthropocene*, 67-97. https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/978-94-017-7249-5_4?pdf=chapter%20toc

- Glynn, P. W., & Ault, J. S. (2000). A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs*, 19, 1-23. <https://link.springer.com/article/10.1007/s003380050220>
- Glynn, P. W., Veron, J. E. N., & Wellington, G. M. (1996). Clipperton Atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs*, 15(2), 71-99. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF01771897>
- Glynn, P. W., & Wellington, G. M. (1983). Corals and coral reefs of the Galápagos Island (with an annotated list of scleractinian corals from Galápagos by J.W. Wells. University of California Press. Berkeley. 330 pp. [https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=ynCA36AvBh4C&oi=fnd&pg=PR11&dq=Coral+s+and+coral+reefs+of+the+Galapagos+Island+\(with+an+annotated+list+of+scleractinian+corals+from+Galapagos+by+J.W.+Wells\)+University+of+California+Press.+Berkeley.+330+pp.&ots=KiBSH QiArG&sig=yABbVI7FzMngto7IASeUdQb-xAU&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false](https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=ynCA36AvBh4C&oi=fnd&pg=PR11&dq=Coral+s+and+coral+reefs+of+the+Galapagos+Island+(with+an+annotated+list+of+scleractinian+corals+from+Galapagos+by+J.W.+Wells)+University+of+California+Press.+Berkeley.+330+pp.&ots=KiBSH QiArG&sig=yABbVI7FzMngto7IASeUdQb-xAU&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false)
- Glynn, P. W., Druffel, E. M., & Dunbar, R. B. (1983). A dead Central American coral reef tract: possible link with the Little Ice Age. *Journal of Marine Research*, 41(3), 605-637. <https://doi.org/10.1357/002224083788519740>
- Glynn, P. W., Wellington, G. M., & Birkeland, C. (1979). Coral reef growth in the Galápagos: limitation by sea urchins. *Science*, 203(4375), 47-49. <https://www.researchgate.net/search.Search.html?query=Glynn%2C+P.+W.%2C+Wellington%2C+G.+M.%2C+%26+Birkeland%2C+C.+%281979%29.+Coral+reef+growth+in+the+Galapagos%3A+li mitation+by+sea+urchins.+Science%2C+203%284375%29%2C+47-49.&type=publication>
- Glynn, P. W., & Stewart, R. H. (1973). Distribution of coral reefs in the Pearl Islands (gulf of Panamá) in relation to thermal conditions. *Limnology and Oceanography*, 18(3) 367-379. <https://doi.org/10.4319/lo.1973.18.3.0367>
- Glynn, P. W., Stewart, R. H., & McCosker, J. E. (1972). Pacific coral reefs of Panama: structure, distribution and predators. *Geologische Rundschau*, 61(2), 483-519. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF01896330>
- Gómez-Lemos, L.A., Doropoulos, C., Bayraktarov, E., Diaz-Pulido, G. (2018). Coralline algal metabolites induce settlement and mediate the inductive effect of epiphytic microbes on coral larvae. *Scientific Reports* 8:17557. <https://www.nature.com/articles/s41598-018-35206-9>
- Gómez-Petersen, P., Tortolero-Langarica, J. J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L., Ortiz, M., Ríos-Jara, E., & Rodríguez-Zaragoza, F. A. (2023). Testing the effectiveness of natural and artificial substrates for coral reef restoration at Isla Isabel National Park, México. *Revista de Biología Tropical*, 71 (S1), 2215-2075, <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v71iS1.54738>.
- González-Barrios, F. J., & Álvarez-Filip, L. (2018). A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Ecological Indicators*, 95, 877-886. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.08.038>
- González-Pabón, M. A., Tortolero-Langarica, J. J. A., Calderón-Aguilera, L. E. Solana-Arellano, E., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L. & Cabral-Tena, R. A. (2021). Low calcification rate, structural complexity, and calcium carbonate production of *Pocillopora* corals in a biosphere reserve of the central Mexican Pacific. *Marine Ecology*, 42, 1-14. <https://doi.org/10.1111/maec.12678>

- Graham, N. A. J., & Nash, K. L. (2013). The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 32, 315–326. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0984-y>.
- Guzmán, H. M., & Cortés, J. (2007). Reef recovery 20 years after the 1982–1983 El Niño massive mortality. *Marine Biology*, 151:401–411. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00227-006-0495-x>
- Guzmán, H. M., & Cortés, J. (1993). Arrecifes coralinos del Pacífico oriental tropical: revisión y perspectivas. *Revista de Biología Tropical*, 41(3A), 535–557. <https://archivo.revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/23961>
- Guzmán, H. M., & Cortés, J. (1992). Cocos Island (Pacific of Costa Rica) coral reefs after the 1982–83 El Niño disturbance. *Revista de Biología Tropical*, 40(3), 309–324, 1992. <https://archivo.revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/24547/0>
- Guzmán, H. M., & Cortés, J. (1989). Growth of eight species of scleractinian corals in the eastern Pacific (Costa Rica). *Bulletin of Marine Science*, 44, 1186–1194. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/1989/00000044/00000003/art00010>
- Halfar, J., Ingle, J. C. & Godinez-Orta, L. (2004). Modern non-tropical mixed carbonate-siliciclastic sediments and environments of the southwestern Gulf of California, Mexico. *Sedimentary Geology*, 165, 93–115. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2003.11.005>
- Hamylton, S. M., & Mallela, J. (2019). Reef development on a remote coral atoll before and after coral bleaching: A geospatial assessment. *Marine Geology*, 418. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2019.106041>
- Harrington, L., Fabricius, K., De'ath, G., & Negri, A. (2004). Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. *Ecology*, 85(12), 3428–3437. <https://doi.org/10.1890/04-0298>
- Hepburn, L. J., Blanchon, P., Murphy, G., Cousins, L., & Perry, C. T. (2015). Community structure and palaeoecological implications of calcareous encrusters on artificial substrates across a Mexican Caribbean reef. *Coral Reefs*, 34, 189–200. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00338-014-1227-1>
- Herrera-Escalante, T. (2011). *Potencial bioerosivo de Diadema mexicanum (Echinodermata: Echinoidea) en cuatro arrecifes del Pacífico mexicano* [Tesis de Doctorado en Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marina-CICIMAR]. PDF.
- Herrera-Escalante, T., López-Pérez, R. A. & Leyte-Morales, G. E. (2005). Bioerosion caused by the sea urchin *Diadema mexicanum* (Echinodermata: Echinoidea) at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 53(3), 263–273. <https://www.redalyc.org/pdf/449/44919815016.pdf>
- Heyward, A. J., & Negri, A. P. (1999). Natural inducers for coral larval metamorphosis. *Coral Reefs*, 18, 273–279. <https://link.springer.com/article/10.1007/s003380050193>
- Highsmith, R. C. (1979) Coral growth rates and environmental control of density banding. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 37, 105–125. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(79\)90089-3](https://doi.org/10.1016/0022-0981(79)90089-3)

- Hoegh-Guldberg, O. (1999); Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine Freshwater Research*, 50(8), 839-866. <https://doi.org/10.1071/MF99078>
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C. D., Sale, P. F., Edwards, A. J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C. M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R. H., Dubi, A., & Hatziolos, M. E. (2007). Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science*, 318(5857), 1737-1742. <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.1152509>
- Hoey, A. S., & Bellwood, D. R. (2009). Limited Functional Redundancy in a High Diversity System: Single Species Dominates Key Ecological Process on Coral Reef. *Ecosystems*, 12, 1316-1328. <https://www.researchgate.net/search.Search.html?query=Tasa+de+crecimiento+del+coral+Pocillopora+damicornis+en+un+arrecife+costero+del+Pacífico+Colombiano&type=publication>
- Hubbard, D. K., Al, M., & Scutaro, D. (1990). Production and cycling of calcium carbonate in a shelf-edge reef system (St. Croix, U.S. Virgin Islands): applications to the nature of reef systems in the fossil record. *Journal of Sedimentary Research*, 60(3), 335-360. <https://doi.org/10.1306/212F9197-2B24-11D7-8648000102C1865D>
- Hutchings, P. A. (1986). Biological destruction of coral reefs. A review. *Coral Reefs*, 4, 239-252. <https://doi.org/10.1007/BF00298083>
- Hutchins, P. (2011). Bioerosion. In: Gabioch, G., Davies, P., Done, T. J., Guschler, E., Macintyre, I. G., Wood, R., Woodroffe, C. D., Hopley, D. (eds). *Encyclopedia of modern coral reefs: structure, form and process. Encyclopedia Earth Sciences Series*, Springer, Berlin, pp 139-156. https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=5umXDDmqxwIC&oi=fnd&pg=PR1&dq=Encyclopedia+of+modern+coral+reefs:+structure,+form+and+process.+&ots=ubHDXfL348&sig=8nSJEpgMviCYwqsdnlsrnt5n5E0&redir_esc=y#v=onepage&q=Encyclopedia%20of%20modern%20coral%20reefs%3A%20structure%2C%20form%20and%20process.&f=false
- Intergovernmental Panel on Climate Change- IPCC. (2014). Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Pachauri R.K. & Meyer L.A. (eds.). IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp. https://epic.awi.de/id/eprint/37530/1/IPCC_AR5_SYR_Final.pdf
- Irie, T., & Fischer, K. (2009). Ectotherms with a calcareous exoskeleton follow the temperature-size rule-evidence from field survey. *Marine Ecology Progress Series*, 385, 33-37. <https://doi.org/10.3354/meps08090>
- Januchowski-Hartley, F. A., Graham, N. A. J., Wilson, S. K., Jennings, S., Perry, C. T. (2017). Drivers and predictions of coral reef carbonate budget trajectories. *Proceedings Royal Society B*, 284, 1-9. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.2533>
- Jiménez, C. (1999). *Scarus ghobban* (Pisces Scaridae) en Isla Gorgona (Pacífico Oriental Tropical) Abundancia, comportamiento alimenticio y papel en la bioerosión de arrecifes. [Tesis de pregrado, Universidad del Valle, Colombia. PDF
- Jiménez, C., & Cortés, J. (2003). Growth of seven species of scleractinian corals in an upwelling environment of the eastern Pacific (Golfo de Papagayo, Costa Rica). *Bulletin Marine Science*, 72, 187-198.

<https://www.ingentaconnect.com/contentone/umrsmas/bullmar/2003/00000072/00000001/art00013>

- Jiménez, C., Cortés, J., León, A., & Ruiz, E. (2001). Coral bleaching and mortality associated with El Niño 1997/98 event in an upwelling environment in the eastern Pacific (Gulf of Papagayo, Costa Rica). *Bulletin Marine Science*, 69, 151–169. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/2001/00000069/00000001/art00010>
- Kennedy, E. V., Perry, C. T., Halloran, P. R., Iglesias-Prieto, R., Schönberg, C. H. L., Wisshak, M., Form, A. U., Carricart-Ganivet, J. P., Fine, M., Eakin, C. M., & Mumby, P. J. (2013). Avoiding Coral Reef Functional Collapse Requires Local and Global Action. *Current Biology*, 23, 912–918. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2013.04.020>
- Kessler, W. S. (2006). The circulation of the Eastern Tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69, 181–217. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.009>
- Kleypas, J. A., Buddemeier, R. W., & Jean-Pierre Gattuso (2001). The future of coral reefs in an age of global change. *International Journal of Earth Sciences*, 90, 426–437. <https://link.springer.com/article/10.1007/s005310000125>
- Kleypas, J. A., McManus, J. W., & Meñez, L. A. B. (1999). Environmental Limits to Coral Reef Development: Where Do We Draw the Line? *American Zoologist*, 39, 146–159. <https://doi.org/10.1093/icb/39.1.146>
- Knutson, D. W., Buddemeier, R. W., & Smith, S. V. (1972). Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science*, 177(4045), 270–272. <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.177.4045.270>
- Kuffner, I. B. & Toth, L. T. (2016). A geological perspective on the degradation and conservation of western Atlantic coral reefs. *Conservation Biology*, 30(4), 706–715. <https://doi.org/10.1111/cobi.12725>
- Lange, I. D., Perry, C. T., & Álvarez-Filip, L. (2020). Carbonate budgets as indicators of functional reef “health”: A critical review of data underpinning census-based methods and current knowledge gaps. *Ecological Indicators*, 110, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105857>
- Lee, T., & McPhaden, M. J. (2010). Increasing intensity of El Niño in the central-equatorial Pacific. *Geophysical Research Letters*, 37(14). <https://doi.org/10.1029/2010GL044007>
- Leggat, W. P., Camp, E. F., Suggett, D. J., Heron, S. F., Fordyce, A. J., Gardner, S., Deakin, L., Turner, M., Beeching, L. J., Kuzhiumparambil, U., Eakin, C. M., & Ainsworth, T. D. (2019). Rapid coral decay is associated with marine heatwave mortality events on reefs. *Current Biology*, 29(16), 2723–2730. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.06.077>
- Lizcano-Sandoval, L. D., Londoño-Cruz, E., & Zapata, F. A. (2018). Growth and survival of *Pocillopora damicornis* (Scleractinia: Pocilloporidae) coral fragments and their potential for coral reef restoration in the Tropical Eastern Pacific. *Marine biology research*, 14(8), 887–897. <https://doi.org/10.1080/17451000.2018.1528011>

- Logan, A., & Tomascik, T. (1991). Extension growth rates in two coral species from high-latitude reefs of Bermuda. *Coral Reefs*, 10, 155–160. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00572174>
- Logan, B. W. (1961). Cryptozoon and associate stromatolites from the Recent, Shark Bay, Western Australia. *The Journal of Geology*, 69, 517–533. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/626769>
- Lombardi, C., Taylor, P. D., & Cocito, S. (2020). Bryozoans: The ‘forgotten’ bioconstructors. In: Rossi, S. & Bramanti, L. (eds.): *Perspectives on the marine animal forests of the world*, 193–217. https://doi.org/10.1007/978-3-030-57054-5_7
- Londoño-Cruz, E., Cantera, J. R., Toro-Farmer, G., & Orozco, C. (2003). Internal bioerosion by macroborers in *Pocillopora* spp. in the Tropical Eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 265, 289–295. <https://doi.org/10.3354/meps265289>
- López-Pérez, A., & López-López, D. A. (2016). Impacto bioerosivo de *Diadema mexicanum* en arrecifes de coral del Pacífico sur mexicano. *Ciencias Marinas*, 42(1), 67–79. <https://doi.org/10.7773/cm.v42i1.2586>
- 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. A., & 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>
- Lough, J. M., & Cooper, T. F. (2011). New insights from coral growth band studies in an era of rapid environmental change. *Earth-Science Reviews*, 108(3-4), 170–184. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2011.07.001>
- Lough, J. M. (2010). Climate records from corals. Wiley Interdisciplinary Reviews: *Climate Change*, 1, 318–331. <https://doi.org/10.1002/wcc.39>
- Lozano-Cortés, D. F., Londoño-Cruz, E., & Zapata F. A. (2011). Bioerosión de sustrato rocoso por erizos en Bahía Málaga (Colombia), Pacífico Tropical. *Revista de Ciencias*, 15, 9–22. <https://www.researchgate.net/search.Search.html?query=Bioerosión+de+sustrato+rocoso+or+erizos+en+Bahía+Málaga+%28Colombia%29%2C+Pacífico+Tropical.+&type=publication>
- Mallela, J. (2018). The influence of micro-topography and external bioerosion on coral-reef-building organisms: recruitment, community composition and carbonate production over time. *Coral Reefs* 37, 227–237. <https://doi.org/10.1007/s00338-017-1650-1>
- Mallela, J., Milne, B. C., & Martínez-Escobar, D. (2017). A comparison of epibenthic reef communities settling on commonly used experimental substrates: PVC versus ceramic tiles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 486, 290–295. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2016.10.028>
- Mallela, J. (2013). Calcification by Reef-Building Sclerobionts. *PLoS One*, 8(3), 1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060010>

- 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, 775-785. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00338-007-0260-8>
- 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, 53-68. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00338-006-0169-7>
- Manzello, D. P., Eakin, C. M., & Glynn, P. W. (2017). Effects of Global Warming and Ocean Acidification on Carbonate Budgets of Eastern Pacific Coral Reefs. In Glynn, P.W., Manzello, D. P., Enoch, I. A. (eds). *Coral Reef of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment*, 8, Chapter 18, 517-534. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-94-017-7499-4>.
- Manzello, D. P. (2010). Coral growth with thermal stress and ocean acidification: lessons from the eastern tropical Pacific. *Coral Reefs*, 29, 749-758. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00338-010-0623-4>
- 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-CO₂ world. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(30), 10450-10455. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0712167105
- Martindale, W. (1992). Calcified epibionts as palaeoecological tools: examples from the Recent and Pleistocene reefs of Barbados. *Coral Reefs*, 1, 167-177. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00255472>
- Martínez-Castillo, V., Rodríguez-Troncoso, A. P., Tortolero-Langarica, J. J. A., Bautista-Guerrero, E., Padilla-Gamiño, J., & Cupul-Magaña, A. L. (2022). Coral performance and bioerosion in Central Mexican Pacific reef communities, *Hydrobiologia*, 849, 2395-2412. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04879-9>
- Mason, B., Beard, M., & Miller, M. (2011). Coral larvae settle at a higher frequency on red surfaces. *Coral Reefs*, 30, 667-676. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00338-011-0739-1>
- Matthews, K. A., Grottoli, A. G., McDonough, W. F., & Palardy, J. E. (2008). Upwelling, species, and depth effects on coral skeletal cadmium-to-calcium ratios (Cd/Ca). *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 72(18), 4537-4550. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2008.05.064>
- McClanahan, T. R., & Shafir, S. H. (1990). Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoons. *Oecologia*, 83(3), 362-370. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00317561>
- Medellín-Maldonado, F. (2024). *Determinación de la dinámica de carbonatos en ecosistemas arrecifales de diferentes ecorregiones marinas de México: ¿Mantenimiento o pérdida, cuál es el futuro de los arrecifes coralinos mexicanos?*. [Tesis de doctorado en Ciencias en Biología marina, Universidad Nacional Autónoma de México, Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología]. <https://ru.dgb.unam.mx/server/api/core/bitstreams/ae62b3f5-1890-48c9-b78e-85d9acd4a06c/content>

- Medellín-Maldonado, F., Granja- Fernández, R., González-Mendoza, T. M., García-Medrano, D., Cabral-Tena, R. A., Álvarez-Filip, L., & López-Pérez, A. (2023). Macrobioerosión de corales constructores de arrecifes y su impacto en la dinámica de carbonatos en los arrecifes de Huatulco, México. *Hidrobiológica*, 33(2), 179-189. <https://doi.org/10.24275/uacm7950>
- Medellín-Maldonado, F., Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Calderón-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, C. O., Chapa-Balcorta, C., & Zepeta-Vilchis, R. C. (2016). Calcificación de las principales especies de corales constructoras de arrecifes en la costa del Pacífico del sur de México. *Ciencias Marinas*, 42, 209-225. <http://dx.doi.org/10.7773/cm.v42i3.2650>
- Medina-Rosas, P. (2015). Estado actual de los estudios y conocimientos sobre corales arrecifales del Pacífico mexicano. En: Cifuentes-Lemus, J. L. Cupul-Magaña, F. G. (Eds.), *Temas sobre investigaciones costeras*. Capítulo 5, 82-98. <https://www.researchgate.net/publication/271205104>
- Méndez-Venegas, M., Jiménez, C., Bassey-Fallas, G., & Cortés, J. (2021). Condición del arrecife coralino de Playa Blanca, Punta Gorda, uno de los arrecifes más extensos de la costa Pacífica de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 69, 194-207. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v69is2.48742>
- 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)
- Molina-Hernández, A., González-Barrios, F. J., Perry, C. T., & Álvarez-Filip, L. (2020). Two decades of carbonate budget change on shifted coral reef assemblages: are these reefs being locked into low net budget states? *Proceedings of Royal Society B*, 287(1940). <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2305>
- Montaggioni, L. F., & Braithwaite, C. J. R. (2009). Quaternary coral reef systems: history, development processes and controlling factors. Elsevier, Amsterdam, p 532. https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=cgF39K8Q1xAC&oi=fnd&pg=PP1&dq=Quaternary+coral+reef+systems:+history,+development+processes+and+controlling+factors.+&ots=i8C GzG5twB&sig=D3BEiXxg1jSYHBLW_Zgbe2BsjWo&redir_esc=y#v=onepage&q=Quaternary%20coral%20reef%20systems%3A%20history%2C%20development%20processes%20and%20controlling%20factors.&f=false
- Moreno, X. G., Abitia, L. A., Favila, A., Gutiérrez, F. J., & Palacios, D. S. (2009). Ecología trófica del pez *Arothron meleagris* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) en el arrecife de Los Frailes, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*, 57(1-2), 113-123. https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442009000100011
- Morgan, K. M., & Kench, P. S. (2017). New rates of Indian Ocean carbonate production by encrusting coral reef calcifiers: Periodic expansions following disturbance influence reef-building and recovery. *Marine Geology*, 390, 72-79. <http://dx.doi.org/10.1016/j.margeo.2017.06.001>
- Morgan, K. M. (2014). A calcium carbonate budget of a Maldivian reef platform [Doctoral dissertation, University of Auckland]. https://scholar.google.com/scholar?hl=es&as_sdt=0%2C5&q=Morgan+2014+a+calcium&btnG=

- Morgan, K. M. & Kench, P. S. (2014). Carbonate production rates of encruster communities on a lagoonal patch reef: Vabbinfaru reef platform, Maldives. *Marine and Freshwater Research*, 65(8), 720-726. <https://doi.org/10.1071/MF13155>
- Morse, D. E., Hooker, N., Morse, A. N., & Jensen, R. A. (1988). Control of larval metamorphosis and recruitment in sympatric agariciid corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 116(3), 193-217. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(88\)90027-5](https://doi.org/10.1016/0022-0981(88)90027-5)
- Muñoz-Alfaro, A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L., Tortolero-Langarica, J. D. J. A., & Cabral-Tena, R. A. (2023). Evaluación de la restauración activa mediante el índice de función arrecifal en arrecifes del Parque Nacional Islas Marietas. *Hidrobiológica*, 33(2), 127-137. <https://doi.org/10.24275/qdkw4636>
- Nandakumar, K., Tanaka, M., & Kikuchi, T. (1993). Interspecific competition among fouling organisms in Tomioka Bay, Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 94, 43-50. <https://www.int-res.com/articles/meps/94/m094p043.pdf>
- Nava, H., & Carballo, J. L. (2008). Chemical and mechanical bioerosion of boring sponges from Mexican Pacific coral reefs. *The Journal of Experimental Biology*, 211, 2827-2831. <https://doi.org/10.1242/jeb.019216>
- 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, 106. <https://doi.org/10.1007/s00227-022-04083-2>
- Navarrete-Torices, C. R., Reyes-Bonilla, H., & Cabral-Tena, R. A. (2023). Description of physical functionality in the coral reefs of Isla Espíritu Santo, La Paz, Baja California Sur. *Hidrobiológica*, 33(2), 191-200. <https://doi.org/10.24275/rhdh7182>
- Neumann, A. C. (1966). Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge *Cliona lampa*. *Limnology Oceanography*, 11, 92-108. <https://doi.org/10.4319/lo.1966.11.1.0092>
- Nishizaki, M. T., & Carrington, E. (2015). The effect of water temperature and velocity on barnacle growth: Quantifying the impact of multiple environmental stressors. *Journal of Thermal Biology*, 54, 37-46. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jtherbio.2015.02.002>
- Norzagaray-López, C. O., Calderón-Aguilera, L. E., Hernández-Ayón, J. M., & Gómez-Hernández, G. (2024). Bioerosion of *Porites* coral by *Lithophaga* bivalve in the eastern tropical Pacific: Interactive effects in an island reef. *Marine Pollution Bulletin*, 209, 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2024.117154>
- Norzagaray-López, C. O., Calderón-Aguilera, L. E., Álvarez-Filip, L., Barranco-Servin, L. M., Cabral-Tena, R. A., Carricart-Ganivet, J. P., Cupul-Magaña, A. L., Horta-Puga, G., López-Pérez, A., Pérez-España, H., Reyes-Bonilla, H., Rodríguez-Troncoso, A. P., & Tortolero-Langarica, J. J. A. (2019). Arrecifes y comunidades coralinas. *Estado del Ciclo del Carbono: Agenda Azul y Verde. Programa Mexicano del Carbono*, Capítulo 8, 127-149. https://www.researchgate.net/profile/Norzagaray-Lopez-Orion/publication/334308181_Capitulo_8_ARRECIFES_Y_COMUNIDADES_CORALINAS/links/5d23be12458515c11c1f3a99/Capitulo-8-ARRECIFES-Y-COMUNIDADES-CORALINAS.pdf

- Norzagaray-López, C. O., Calderón-Aguilera, L.E., Álvarez-Filip, L., Barranco-Servin, L.M., Cabral-Tena, R.A., Carricart-Ganivet, J.P., Cupul-Magaña, A., Horta-Puga, G., López-Pérez, A., Pérez-España, H., Reyes-Bonilla, H., Rodríguez-Troncoso, A.P., & Tortolero-Langarica, A.J. (2018). Base de datos de almacenes de carbonato de calcio en arrecifes coralinos de México. *Elementos para Políticas Públicas: Ciclo del carbono y sus interacciones*. <https://www.elementospolipub.org/ojs/index.php/epp/article/view/12>
- Norzagaray-López, C. O., Calderón-Aguilera, L. E., Hernández-Ayón, J. M., Reyes-Bonilla, H., Carricart-Ganivet, J. P., Cabral-Tena, R. A., & Balart, E. F. (2015). Low calcification rates and calcium carbonate production in *Porites panamensis* at its northernmost geographic distribution. *Marine Ecology*, 36, 1244-1255. <https://doi.org/10.1111/maec.12227>
- Nozagaray-López, C. O., Calderón-Aguilera, L. E., Hernández-Ayón JM, Reyes-Bonilla H, Carricart-Ganivet, J.P., Cabral-Tena, R. A., & Balart, E. F. (2014). Low calcification rates and calcium carbonate production in *Porites panamensis* at its northernmost geographic distribution. *Marine Ecology*, 34(4), 1244-1255. <https://doi.org/10.1111/maec.12227>
- Norzagaray-López, C. O., Ávila-López, M. del C., Chapa-Balcorta, C., Calderón-Aguilera, L. E., & Hernández-Ayón, M. (2013). Reducida producción de CaCO_3 por *Porites panamensis* en tres comunidades arrecifales del Pacífico mexicano. En: Pellat, F. P., Gonzáles, J. W., Bazan, M. & Saynes, V. (Eds.). Estado actual del conocimiento del ciclo de carbono y sus interacciones en México: Síntesis a 2013. pp. 437-441. https://www.academia.edu/7326183/2013Si_ntesis_Nacional_carbono
- Obeso-Nieblas, M., Shirasago-Germán, B., Gaviño-Rodríguez, J., Pérez-Lezama, E., Obeso-Huerta, H., & Jiménez-Illescas, A. (2008). Variabilidad hidrográfica en Bahía de La Paz, Golfo de California, México (1995-2005). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43(3), 559-567. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572008000300015>
- Ogden, J. C. (1977). Carbonate-sediment production by parrot fish and sea urchins on Caribbean reefs. *Studies in Geology*, 4. <https://www.researchgate.net/search.Search.html?query=Carbonate-sediment+production+by+parrot+fish+and+sea+urchins+on+Caribbean+reefs.&type=publication>
- Ong, L. & Holland, K. N. (2010). Bioerosion of coral reefs by two Hawaiian parrotfishes: species, size differences and fishery implications. *Marine Biology*, 157, 1313-1323. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00227-010-1411-y>
- Oppenheimer, M., Glavovic, B., Hinkel, J., Van de wal, R., Magnan, A. K., Abd-Elgawad, A., Cai, R., Cifuentes-Jara, M., Deconto, R. M., Ghosh, T., Hay, J., Isla, F., Marzeion, B., Meyssignac, B. & Sebesvari, Z. (2019). Sea level rise and implications for low lying islands, coasts and communities. In: Pörtner, H. O., Roberts, D.C., Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Tignor, M., Poloczanska, E., Mintenbeck, K., Alegría, A., Nicolai, M., Okem, A., Petzold, J., Rama, B., Weyer, N. M. (eds.). IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate. *Cambridge University Press*, 321-445. <https://doi.org/10.1017/9781009157964.006>
- 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(16), 1-16. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00227-022-04158-0>
- Page, M. J., McKenzie, J. E., Bossuyt, P. M., Boutron, I., Hoffmann, T. C., Mulrow, C. D., Shamseer, L., Tetzlaff, J. M., Akl, E. A., Brennan, S. E., Chou, R., Glanville, J., Grimshaw, J. M., Hróbjartsson, A.,

- Lalu, M. M., Li, T., Loder, E. W., Mayo-Wilson, E., McDonald, S., McGuinness, L. A., Stewart, L. A., Thomas, J., Tricco, A. C., Welch, V. A., Whiting, P., & Moher, D. (2022). A declaração PRISMA 2020: diretriz atualizada para relatar revisões sistemáticas. *Pan American Journal of Public Health*, 46. <https://doi.org/10.26633/RPSP.2022.112>
- Palacios, M. M., Muñoz, C. G., & Zapata, F. A. (2014). Fish corallivory on a pocilloporid reef and experimental coral responses to predation. *Coral Reefs*, 33, 625-636. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00338-014-1173-y>
- Pareja-Ortega, S. Cabral-Tena, R. A., Rodríguez-Troncoso, A. M., Álvarez-Filip, L., Calderón-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, 1-12. <https://doi.org/10.1111/maec.70015>
- Payri, C. E. (1997). *Hydrolithon reinboldii* rhodolith distribution, growth and carbon production of a French Polynesian reef. In Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium, 1, 755-760. Balboa, Panama: Smithsonian Tropical Research. <https://www.researchgate.net/search/Search.html?query=Hydrolithon+reinboldii+rhodolith+distribution%2C+growth+and+carbon+production+of+a+French+Polynesian+reef.+&type=publication>
- Pernice, M., Raina J. B., Rådecker N., Cárdenas, A., Pogoreutz, C., & Vools-Trac, R. (2020). Down to the bone: the role of overlooked endolithic microbiomes in reef coral health. *The ISME Journal*, 14(2), 325-334. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0548-z>
- Perry, C. T., Cabral-Tena, R. A., Álvarez-Filip, L., Lange, I., & Tortolero-Langarica, A. (2024). ReefBudget: Methodology, Eastern Tropical Pacific v1.0. online resource and methodology. University of Exeter. https://www.exeter.ac.uk/v8media/universityofexeter/schoolofgeography/reefbudget/documents/Reefbudget_ETP_methods_v1.pdf
- Perry, C. T., & Álvarez-Filip, L. (2018). Changing geo-ecological functions of coral reefs in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33, 976-988. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13247>
- Perry C. T., Lange, I., Januchowski-Hartley, F. A. (2018a). ReefBudget Indo Pacific: online resource and methodology. https://www.exeter.ac.uk/v8media/universityofexeter/schoolofgeography/reefbudget/documents/IP_ReefBudget_methodology.pdf
- Perry, C. T., Álvarez-Filip, L., Graham, N. A., Mumby, P. J., Wilson, S. K., Kench, P. S., Manzello, D. P., Morgan, K. M., Slangen, A. B. A., Thomson, D. P., Januchowski-Hartley, F., Smithers, S. G., Steneck, R. S., Carlton, R., Edinger, E., Enochs, I. C., Estrada-Saldívar, N., Haywood, M. D. E., Kolodziej, G., Murphy, G. N., Pérez-Cervantes, E., Suchley, A., Valentino, L., Boenish, R., Wilson, M., & Macdonald, C. (2018b). Loss of coral reef growth capacity to track future increases in sea level. *Nature*, 558, 396-406. <https://www.nature.com/articles/s41586-018-0194-z>
- Perry, C. T., Murphy, G. N., Graham, N. A., Wilson, S. K., Januchowski-Hartley, F. A., & East, H. K. (2015). Remote coral reefs can sustain high growth potential and may match future sea-level trends. *Scientific Reports*, 5(1), 1-8. <https://www.nature.com/articles/srep18289>

- Perry, C. T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Smithers, S. G., Edinger, E. N., Steneck, R. S., & Mumby, P. J., (2013). Caribbean-wide decline in carbonate production threatens coral reef growth. *Nature Communications*, 4(1402), 1-7. <https://www.nature.com/articles/ncomms2409>
- Perry, C. T., Edinger, E. N., Kench, P. S., Murphy, G. N., Smithers, S. G., Steneck, R. S., & Mumby, P. J., (2012). Estimating rates of biologically driven coral reef framework production and erosion: a new census-based carbonate budget methodology and applications to the reefs of Bonaire. *Coral Reefs*, 31, 853-868. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00338-012-0901-4>
- 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, 106-144. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2007.08.006>
- Perry, C. T., Spencer, T., & Kench, P. S. (2008). Carbonate budgets and reef production states: a geomorphic perspective on the ecological phase-shift concept. *Coral Reefs*, 27, 853-866. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00338-008-0418-z>
- Perry, C. T. (1999). Reef Framework Preservation in Four Contrasting Modern Reef Environments, Discovery Bay, Jamaica. *Journal Coast Research*, 15, 796-812. <https://www.jstor.org/stable/4298993>
- Peyrot-Clausade, M., Chazottes, V., & Pari, N. (1999). Bioerosion in the carbonate budget of two Indo-Pacific reefs: La Réunion (Indian Ocean) and Moorea (Pacific Ocean). *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 45, 151-155. <https://doi.org/10.37570/bgsd-1998-45-20>
- Piller, W. E., & Rasser, M. (1996). Rhodolith formation induced by reef erosion in the Red Sea, Egypt. *Coral Reefs*, 15, 191-198. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF01145891>
- Portela, E., Beier, E., Barton, E.D., Castro, R., Godínez, V., Palacios-Hernández, E., Fiedler, P.C., Sánchez-Velasco, L., & Trasviña, A. (2016). Water Masses and Circulation in the Tropical Pacific off Central Mexico and Surrounding Areas. *Journal of Physical Oceanography*, 46, 3069-3081. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-16-0068.1>
- 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), 1-9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043843>
- Prouty, N. G., Cohen, A., Yates, K. K., Storlazzi, C. D., Swarzenski, P. W., & White, D. (2017). Vulnerability of coral reefs to bioerosion from land-based sources of pollution. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(12), 9319-9331. <https://doi.org/10.1002/2017JC013264>
- Quinn, N. J., & Johnson, D. W. (1996). Cold water upwellings cover Gulf of Oman coral reefs. *Coral Reefs*, 15, 214. <https://www.researchgate.net/search.Search.html?query=Cold+water+upwellings+cover+Gulf+of+Oman+coral+reefs&type=publication>
- Randi, C. B., Becker, A. C., Willemes, M. J., Perry, C. T., Salgado, L. T., Tomazetto de Carvalho, R., Motta, F. S., Leão de Moura, R., Coreixas de Moraes, F., & Pereira-Filho, G. H. (2021). Calcium carbonate

- production in the southernmost subtropical Atlantic coral reef. *Marine Environmental Research* 172. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105490>
- Rasmussen, K. A., Macintyre, I. G., & Prufert, L. (1993). Modern stromatolite reefs fringing a brackish coastline, Chetumal Bay, Belize. *Geology*, 21, 199-202. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1993\)021<0199:MSRFAB>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1993)021<0199:MSRFAB>2.3.CO;2)
- Rasser, M. W., & Riegl, B. (2002). Holocene coral reef rubble and its binding agents. *Coral Reefs*, 21, 57-72. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00338-001-0206-5>
- Reaka-Kudla, M. L., Feingold, J. S., & Glynn, P. W. (1996). Experimental studies of rapid bioerosion of coral reefs in the Galápagos Islands. *Coral Reefs*, 15, 101-107. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF01771898>
- Reijmer, J. J. G., Bauch, T., & Schäfer, P. (2012). Carbonate facies patterns in surface sediments of upwelling and non-upwelling shelf environments (Panama, East Pacific). *Sedimentology*, 59, 32-56. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.2010.01214.x>
- Reis, V. M. dos, Karez, C. S., Mariath, R., de Moraes, F. C., de Carvalho, R. T., Brasileiro, P. S., Bahia R. da G., Lotufo, T. M. da C., Ramalho, L. V., de Moura, R. L., Francini-Filho, R. B., Pereira-Filho, G. H., Thompson, F. L., Bastos, A. C., Salgado, L. T., & Amado-Filho, G. M. (2016). Carbonate Production by Benthic Communities on Shallow Coralgall Reefs of Abrolhos Bank, Brazil. *PLoS ONE*, 11(4), 1-21. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154417>
- Reyes-Bonilla, H., Álvarez del Castillo Cárdenas, P.A., Calderón-Aguilera, L. E., Erosa-Ricárdez, C. E., Fernández Rivera Melo, F. J., Frausto, T. C., Luna Salguero, B. M., Moreno Sánchez, X. G., Mozqueda Torres, M. C., Norzagaray-López, C. O., & Petatán-Ramírez, D. (2014). Servicios ambientales de arrecifes coralinos: el caso del Parque Nacional Cabo Pulmo, B.C.S. In: Urciaga García, J. I. (ed) Desarrollo regional en Baja California Sur. *Una perspectiva de los servicios ecosistémicos*. México: Universidad Autónoma de Baja California Sur. Capítulo 3, 49-78. https://www.researchgate.net/profile/Andrea-Saenz-Arroyo/publication/261062037_Valoracion_Economica_de_los_Servicios_Ecosistemicos_de_los_Bosques_de_Sargassum_en_el_Golfo_de_California_Mexico/links/6021771da6fdcc37a8126a9c/Valoracion-Economica-de-los-Servicios-Ecosistemicos-de-los-Bosques-de-Sargassum-en-el-Golfo-de-California-Mexico.pdf
- Reyes-Bonilla, H., & López-Pérez, A. (2009). Coral and coral reef communities in the Gulf of California. Atlas of coastal ecosystems in the western Gulf of California. In: Johnson, A. & Ledezma-Vázquez, J. (Eds.). Atlas of Coastal Ecosystems in the Western Gulf of California. University of Arizona Press, Tucson, 45-57. https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=cTckKzQFIYwC&oi=fnd&pg=PA1&dq=Atlas+o+f+Coastal+Ecosystems+in+the+Western+Gulf+of+California&ots=sLfVUPSBgO&sig=xHMOlca75jA-WR89F-NDMR86bTII&redir_esc=y#v=onepage&q=Atlas%20of%20Coastal%20Ecosystems%20in%20the%20Western%20Gulf%20of%20California&f=false
- Reyes-Bonilla, H. (2003). Coral reefs of the Pacific coast of México. *Latin American Coral Reefs*, 331-349. <https://doi.org/10.1016/B978-044451388-5/50015-1>

- Reyes-Bonilla, H., Carriquiry, J. D., Leyte-Morales, G. E., & Cupul-Magaña, A. L. (2002). Effects of the El Niño-Southern Oscillation and the anti-El Niño event (1997–1999) on coral reefs of the western coast of México. *Coral Reefs*, 21, 368-372. <https://doi.org/10.1007/S00338-002-0255-4>
- Reyes-Bonilla, H., & Calderón-Aguilera, L. E. (1999). Population density, distribution and consumption rates of three corallivores at Cabo Pulmo reef, Gulf of California, Mexico. PSZNI. *Marine Ecology*, 20, 347-357. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0485.1999.2034080.x>
- Reyes-Bonilla, H. (1993). *Estructura de la comunidad, influencia de la depredación y biología poblacional de corales hermatípicos en el arrecife de Cabo Pulmo* [Tesis de Maestría en Ciencias, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California]. Repositorio Institucional. <http://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/2875>
- Robles-Payán, A., Reyes-Bonilla, H., & Cáceres-Martínez, C. (2021). Crecimiento y supervivencia de corales durante la fase inicial de cultivo en La Paz, Baja California Sur, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 92. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2021.92.3594>
- Rodríguez-Ruano, V., Toth, L. T., Enochs, I. C., Randall, C. J., & Aronson, R. B. (2023). Upwelling, climate change, and the shifting geography of coral reef development. *Scientific Reports*, 13, 1770. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-28489-0>
- Rodríguez-Troncoso, A. P., Tortolero-Langarica, J. J. A., Medellín-López, P. C., Canizales-Flores, H. M., Godínez-Domínguez, E., & Cupul-Magaña, A. L. (2023a). Evaluación de los indicadores demográficos de Pocillopora (Scleractinia: Pocilloporidae) en sitios insulares vs. costeros: implicaciones para un programa de restauración regional. *Revista de Biología Tropical* 71(S1), 1-12. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v71iS1.54790>
- Rodríguez-Troncoso, A. P., Tortolero-Langarica, J. J. A., Padilla-Guzmán, R., Kelly-Gutiérrez, L. D., & Cupul-Magaña, A. L. (2023b). Variación espacio-temporal en el crecimiento de fragmentos de coral de oportunidad en el Pacífico Tropical Oriental: implicaciones para la restauración de arrecifes de coral. *Revista de Biología Tropical* 71(S1), 1-14. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v71iS1.54850>
- Roik, A., Röthig, T., Pogoreutz, C., Saderne, V., & Voolstra, C. R. (2018). Coral reef carbonate budgets and ecological drivers in the central Red Sea – a naturally high temperature and high total alkalinity environment. *Biogeosciences*, 15, 6277-6296. <https://doi.org/10.5194/bg-15-6277-2018>
- Ryan, D. A., Opdyke, B. N., & Jell, J. S. (2001). Holocene sediments of Wistari Reef: Towards a global quantification of coral reef related neritic sedimentation in the Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 175, 173-184. <https://www.researchgate.net/search.Search.html?query=Holocene+sediments+of+Wistari+Reef%3A+towards+a+global+quantification+of+coral+reef+related+neritic+sedimentation+in+the+Holocene&type=publication>
- Santamaría-del-Ángel, E., Sebastia-Frasquet, M. T., González-Silvera, A., Aguilar-Maldonado, J., Mercado-Santana, A., & Herrera-Carmona, J. C. (2019). Uso potencial de las anomalías estandarizadas en la interpretación de fenómenos oceanográficos globales a escalas locales. En: Rivera-Arriaga, E., Sánchez-Gil, P., Gutiérrez, J. (Eds). *Tópicos de Agenda para la Sostenibilidad de Costas y Mares Mexicanos*, Universidad Autónoma de Campeche, 193-212. <https://www.researchgate.net/search.Search.html?query=Uso+potencial+de+las+anomalías+est>

[andarizadas+en+la+interpretación+de+fenómenos+oceanográficos+globales+a+escalas+locales.+Chapter+Procesos+y+ciclos+en+la+costa.&type=publication](#)

- Schäfer, P., Fortunato, H., Bader, B., Liebetrau, V., Bauch, T., Reijmer, J. J. G. (2011). Growth rates and carbonate production by coralline red algae in upwelling and non-upwelling settings along the pacific coast of Panama. *Palaios* 26, 420-432. <https://doi.org/10.2110/palo.2010.p10-138r>
- Scheirer, C. J., Ray, W. S., Hare, N. (1976). The Analysis of Ranked Data Derived from Completely Randomized Factorial Designs'. *Biometrics*, 429-434. <https://www.jstor.org/stable/2529511>
- Schönberg, C. H., Fang, J. K., Carreiro-Silva, M., Tribollet, A., & Wisshak, M. (2017). Bioerosion: the other ocean acidification problem. *ICES Journal of Marine Science*, 74(4), 895-925. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw254>
- Scoffin, T. P. (1992). Taphonomy of coral reefs: a review. *Coral Reefs*, 11, 57-77. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00357423>
- Scoffin, T. P., Stearn, C. W., Boucher, D., Frydl, P., Hawkins, C. M., Hunter, I. G., & MacGeachy, J. K. (1980) Calcium carbonate budget of a fringing reef on the west coast of Barbados. Part II Erosion, sediments and internal structure. *Bulletin Marine Science*, 30, 475-508. <https://www.researchgate.net/search.Search.html?query=ScoffinTP%2C+Stearn+CW%2C+Boucher+D%2C+Frydl+P%2C+Hawkins+CM%2C+Hunter+IG%2C+MacGeachy+JK+%281980%29+Calcium+carbonate+budget+of+a+fringing+reef+on+the+west+coast+of+Barbados.+Part+II+Erosion%2C+sediments+and+internal+structure.+Bull+Mar+Sci+30%3A475-508>
- Sheppard, C., Davy, S., Pilling, G., & Graham, N. (2017). The biology of coral reefs. *Oxford University Press*. https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=vhBADwAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP1&dq=Sheppard+et+al+2017&ots=fBJBD_QLsu&sig=HrNtCKJF-464Y5sb_73XJqIL8TM&redir_esc=y#v=onepage&q=Sheppard%20et%20al%202017&f=false
- Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M., Halpern, B. S., Jorge, M. A., Al Lombana, Lourie, S. A., Martin, K. D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C. A. & Robertson, J. (2007). Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57(7), 573-583. <https://doi.org/10.1641/B570707>
- Stearn, C. W., Scoffin, T. P., & Martindale, W. (1977). Calcium carbonate budget of a fringing reef on the West Coast of Barbados Part I—zonation and productivity. *Bulletin of Marine Science*, 27(3), 479-510. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/1977/00000027/00000003/art00008>
- Takeshita, Y., McGillis, W., Briggs, E. M., Carter, A. L., Donham, E. M., Martz, T. R., & Smith, J. E. (2016). Assessment of net community production and calcification of a coral reef using a boundary layer approach. *Journal Geophysical Research: Oceans*, 121, 5655-5671. <https://doi.org/10.1002/2016JC011886>
- Taylor, P. D., & Wilson, M. A. (2003). Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth Science Reviews*, 62, 1-103. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(02\)00131-9](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(02)00131-9)

- Taylor, P. D., & Wilson M. A. (2002). A New Terminology for Marine Organisms Inhabiting Hard Substrates. *Research Letters Palaos*, 17, 522-525. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2002\)017<0522:ANTFMO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2002)017<0522:ANTFMO>2.0.CO;2)
- Timmermann, A., Oberhuber, J., Bacher, A., Esch, M., Latif, M., & Roeckner, E. (1999). Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming, *Nature*, 398, 694-696. <https://www.nature.com/articles/19505>
- Tomascik, T. (1990). Growth rates of two morphotypes of *Montastrea annularis* along a eutrophication gradient, Barbados, W.I. *Marine Pollution Bulletin*, 21, 376–381. [https://doi.org/10.1016/0025-326X\(90\)90645-O](https://doi.org/10.1016/0025-326X(90)90645-O)
- Toro-Farmer, G., Cantera, J. R., Londoño-Cruz, E., Orozco, C., & Neira, R. (2004). Patrones de distribución y tasas de bioerosión del erizo *Centrostephanus coronatus* (Diadematoida: Diadematidae), en el arrecife de Playa Blanca, Pacífico colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 52(1), 67-76. https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442004000100010
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Álvarez-Filip, L., Cupul-Magaña, A. L., & Carricart-Ganivet, J. P. (2023). The contribution of assisted coral restoration to calcium carbonate production in Eastern Pacific reefs. *Revista de Biología Tropical*, 71 (S1), 1-15. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v71iS1.54849>
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L., Morales-de-Anda, D. E., Caselle, J. E., & Carricart-Ganivet, J. P. (2022). Coral calcification and carbonate production in the Eastern Tropical Pacific: The role of branching and massive corals in the reef maintenance. *Geobiology*, 20, 533–545. <https://doi.org/10.1111/gbi.12491>
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L., & Rinkevich, B. (2020). Micro-Fragmentation as an Effective and Applied Tool to Restore Remote Reefs in the Eastern Tropical Pacific. *International journal Environmental Research and Public Health*, 17(6574), 1-16. <https://doi.org/10.3390/ijerph17186574>
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L., Alarcón-Ortega, L. C., & Santiago-Valentín, J. D. (2019). Accelerated recovery of calcium carbonate production in coral reefs using low-tech ecological restoration. *Ecological Engineering*, 128, 89-97. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2019.01.002>
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L., & Carricart-Ganivet, J. P. (2017a). Calcification and growth rate recovery of the reef-building *Pocillopora* species in the northeast tropical Pacific following an ENSO disturbance. *PeerJ*, 5, 1-21. <https://doi.org/10.7717/peerj.3191>
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Carricart-Ganivet, J. P., Cupul-Magaña, A. L. & Rodríguez-Troncoso, A. P. (2017b). Historical insights on growth rates of the reef-building corals *Pavona gigantea* and *Porites panamensis* from the Northeastern tropical Pacific. *Marine environmental research*, 132, 23-32. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.10.004>
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Carricart-Ganivet, J. P., & Cupul-Magaña, A. L. (2016a). Skeletal extension, density and calcification rates of massive free-living coral *Porites*

- lobata* Dana, 1846. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 478, 68-76. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2016.02.005>
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Cupul-Magaña, A. L., Carricart-Ganivet, J. P., Mayfield, A. B., & Rodríguez-Troncoso, A. P. (2016b). Differences in growth and calcification rates in the reef-building coral *Porites lobata*: The implications of morphotype and gender on coral growth. *Frontiers in Marine Science*, 3(179), 1-10. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00179>
- Tribollet, A., Chauvin, A., & Cuet, P. (2019). Carbonate dissolution by reef microbial borers: a biogeological process producing alkalinity under different pCO₂ conditions. *Facies* 65(9), 1-10. <https://doi.org/10.1007/s10347-018-0548-x>
- Tribollet, A. & Golubic, S. (2011). Reef Bioerosion: Agents and Processes. In: Z. Dubinsky & N. Stambler (eds.), *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. 435-449 p. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-007-0114-4_25
- Tribollet, A., Radtke, G., & Golubic, S. (2011). Bioerosion. In: Reitner, J., & Thiel, V. (eds). *Encyclopedia of Geobiology*, 117-134. https://www.uni-frankfurt.de/127170092/Carb_Envs.pdf
- Tribollet, A., & Golubic, S. (2005). Cross-shelf differences in the pattern and pace of bioerosion of experimental carbonate sub-strates exposed for 3 years on the northern Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs*, 24, 422-434. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00338-005-0003-7>
- Van Hooidonk, R., Maynard, J. A., Manzello, D. P., & Planes, S. (2014). Opposite latitudinal gradients in projected ocean acidification and bleaching impacts on coral reefs. *Global Change Biology*, 20, 103-112. <https://doi.org/10.1111/gcb.12394>
- 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), 1-25. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142196>
- Vargas-Ángel, B., Zapata, F. A., Hernández, H., & Jiménez, J. M. (2001). Coral and coral reef responses to the 1997–98 El Niño event on the pacific coast of Colombia. *Bulletin of Marine Science*, 69(1), 111–132. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/2001/00000069/00000001/art00008>
- Vásquez-Elizondo, R. M., & Enríquez, S. (2016). Coralline algal physiology is more adversely affected by elevated temperature than reduced pH. *Scientific Reports*, 6(19030), 1-14. <https://www.nature.com/articles/srep19030>
- Vecsei, A. (2004). A new estimate of global reefal carbonate production including the fore-reefs. *Global and Planetary Change*, 43, 1-18. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2003.12.002>
- Verdugo-Díaz, G., Martínez-López, A., Villegas-Aguilera, M. M., Gaxiola-Castro, G. (2014). Producción primaria y eficiencia fotosintética en cuenca Alfonso, Bahía de La Paz, Golfo de California, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 49, 527-536. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572014000300009>

- Vogel, K., Gektidis, M., Golubic, S., Kiene, W.E., & Radtke, G. (2000): Experimental studies on microbial bioerosion at Lee Stocking Island, Bahamas and One Tree Island, Great Barrier Reef, Australia: implications for paleoecological reconstructions. *Lethaia*, 33, 190-204. <https://doi.org/10.1080/00241160025100053>
- Von Prahl, H., & Vargas-Ángel, B. (1990). Tasa de crecimiento del coral *Pocillopora damicornis* en un arrecife costero del Pacífico Colombiano. *Revista de Ciencias*, 2. <https://www.researchgate.net/search.Search.html?query=Crecimiento+del+coral+Pocillopora+damicornis+durante+y+después+del+fenómeno+El+Niño+1982-1983+en+la+Isla+de+Gorgona%2C+Colombia.&type=publication>
- Von Prahl, H. (1986). Crecimiento del coral *Pocillopora damicornis* durante y después del fenómeno El Niño 1982–1983 en la Isla de Gorgona, Colombia. Resúmenes XXI Congreso Nacional de Ciencias Biológicas, Cali. PDF
- Wang, C., & Fiedler, P. C. (2006). ENSO variability and the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69, 239-266. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.004>
- Wellington, G. M., & Glynn, P. W. (1983). Environmental influences on skeletal banding in Eastern Pacific (Panama) corals. *Coral reefs*, 1(4), 215-222. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00304418>
- Wizemann, A., Nandini, S. D., Stuhldreier, I., Sánchez-Noguera, C., Wisshak, M., Westphal, H., Rixen, T., Wild, C., & Reymond, C. E. (2018). Rapid bioerosion in a tropical upwelling coral reef. *PLoS ONE*, 13(9), 1-22. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202887>
- Zapata, F. A., & Morales, Y. A. (1997). Spatial and temporal patterns of fish diversity in a coral reef at Gorgona Island, Colombia. In *Proceedings of the 8th international Coral Reef symposium*, 1, 1029-1034. <https://www.researchgate.net/search.Search.html?query=Spatial+and+temporal+patterns+of+fish+diversity+in+a+coral+reef+at+Gorgona+Island%2C+Colombia.+In%3A+Lessios+HA%2C+MacIntyre+IG+%28eds%29+Proc+8th+Int+Coral+Reef+Symp%2C+vol+1.+Smithsonian+Tropical+Research+Institute%2C+Balboa%2C+Pana+ma%2C+pp+1029-1034&type=publication>

Anexos

Tabla 9. Datos obtenidos en la revisión de literatura de los parámetros de crecimiento: Extensión lineal (cm año^{-1}) densidad esquelética (g cm^{-3}) y tasa de calcificación ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) para diferentes especies de corales escleractinios del POT

Especie	País-Sitio	Extensión lineal (cm año^{-1})	Densidad esquelética (g cm^{-3})	Tasa de calcificación ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$)	Referencia
<i>Pocillopora</i> sp.	México				
	Huatulco			12.4 ± 7.04	Cabral-Tena et al., 2023
	Bahía de La Paz	4.63*			Robles-Payán et al., 2021
	Islas Marías	1.86 ± 0.31	2.28 ± 0.34	0.38 ± 0.36	González-Pabón et al., 2021
		2.74 ± 0.33	2.19 ± 0.14	$6.02 \pm 0.93 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$	Tortolero-Langarica et al., 2020
				37.45	Tortolero-Langarica et al., 2022
				19.58	Tortolero-Langarica et al., 2023
	PNII			11.6 ± 3.3	Norzagaray-López et al., 2024
	Islas Marietas	2 - 7.2			Rodríguez-Troncoso et al., 2023a
		4.47		2.91	Tortolero-Langarica et al., 2019
		3.07 ± 0.5	2.14	$6.6 \pm 1.26 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$	Martínez-Castillo et al., 2022
		3.96*			Rodríguez-Troncoso et al., 2023b
	Nayarit	2.97 ± 0.55	2.21	$6.54 \pm 1.28 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$	Martínez-Castillo et al., 2022
		5.16*			Rodríguez-Troncoso et al., 2023b
	Costa Rica				
	Bahía Culebra	4.12 ± 2.77			Combillet et al., 2022
	Colombia				
	Isla Gorgona	2.7		5.6	Palacios et al., 2014
	Panamá				
	Golfo de Panamá			$3.1 - 2.0 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$	Rodríguez-Ruano et al., 2023

	Golfo de Chiriquí			2.9 - 2.3 g cm ⁻² año ⁻¹	Rodríguez-Ruano et al., 2023
<i>Pocillopora damicornis</i>	Panamá				
	Golfo de Panamá	3.08		6.7 g cm ⁻² año ⁻¹	Glynn, 1977
		2.2*			Glynn y Stewart, 1973
		2.78		5.75 - 5.50 g cm ⁻² año ⁻¹	Manzello, 2010
	Golfo de Chiriquí	3.86		5.1 g cm ⁻² año ⁻¹	Glynn, 1977
		3.32		1.62**	Eakin, 1996
	Colombia				
	Isla Gorgona	1.89	1.7	3.16	Lizcano-Sandoval et al., 2018
		2.78 - 3.81			Vargas-Ángel et al., 2001
		2.37			Von Prah, 1986
	Utría	1.27			Von Prah y Vargas-Ángel, 1990
		2.14 - 3.74			Vargas-Ángel et al., 2001
	México				
	Huatulco			17.17	Cabral-Tena et al., 2020
		2.94 ± 0.32	1.78 ± 0.31	5.23 ± 1.03 g cm ⁻² año ⁻¹	Medellín-Maldonado et al., 2016
	Islas Marietas			24.97	Muñoz-Alfaro et al., 2023
		2.31 - 3.73	1.65 ± 0.18	5.62 - 5.99 g cm ⁻² año ⁻¹	Tortolero-Langarica et al., 2017a
	Isla Espíritu Santo			16.29	Navarrete-Torices et al., 2023
	Cabo Pulmo	1.7 - 3.9		4 - 9.1	Reyes-Bonilla, 1993
	PNII	1.2 - 8.7			Gómez-Petersen et al., 2023
	Oaxaca	1.75	1.36	2.38 g cm ⁻² año ⁻¹	Medellín-Maldonado et al., 2024
	Ecuador				
	Islas Galápagos	1.6			Glynn, 1994
		2.54			Glynn, 1994
		2.24			Glynn et al., 1979
	Costa Rica				

	Isla del Caño	3.46			Guzmán y Cortés, 1989
		2.98			Guzmán y Cortés, 1989
	Golfo de Papagayo	3.8			Jiménez y Cortés, 2003
		5.3 - 6.7			Jiménez y Cortés, 2003
	Playa Blanca	2.6			Méndez-Venegas et al., 2021
<i>Pocillopora verrucosa</i>	México				
	Huatulco			19.44	Cabral-Tena et al., 2020
	Oaxaca	1.27	1.48	1.88 g cm ⁻² año ⁻¹	Medellín-Maldonado et al., 2024
	Zihutanejo	3.42 ± 0.32	1.47 ± 0.01	5.04 ± 0.44 g cm ⁻² año ⁻¹	Medellín-Maldonado et al., 2016
	Islas Marietas			25.7	Muñoz-Alfaro et al., 2023
		2.69 - 3.69		5.82 - 6.10 g cm ⁻² año ⁻¹	Tortolero-Langarica et al., 2017a
	Isla Espíritu Santo			21.16	Navarrete-Torices et al., 2023
	PNII	1.63 y 16.8*			Gómez-Petersen et al., 2023
	Nayarit	2.97±0.55	2.21±0.14	6.54±1.28	Martínez-Castillo et al., 2022
<i>Pocillopora meandrina</i>	México				
	Huatulco	2.02 ± 0.39		15.6	Cabral-Tena et al., 2020
			1.47 ± 0.09	2.99 ± 0.74 g cm ⁻² año ⁻¹	Medellín-Maldonado et al., 2016
	Oaxaca	1.38	1.25	1.72 g cm ⁻² año ⁻¹	Medellín-Maldonado et al., 2024
	Isla Espíritu Santo			15.43	Navarrete-Torices et al., 2023
	Costa Rica				
	Golfo de Papagayo	4.46 - 3.42			Jiménez y Cortés, 2003
<i>Pocillopora capitata</i>	México				
	Huatulco	2.92 ± 0.23		17.61	Cabral-Tena et al., 2020
			1.67 ± 0.07	4.87 ± 0.14	Medellín-Maldonado et al., 2016
	Islas Marietas			23.28	Muñoz-Alfaro et al., 2023
		2.31 - 3.93		4.31 - 5.31 g cm ⁻² año ⁻¹	Tortolero-Langarica et al., 2017a
	Isla Espíritu Santo			19.74	Navarrete-Torices et al., 2023

	Oaxaca	1.3	1.38	1.79 g cm ⁻² año ⁻¹	Medellín-Maldonado et al., 2024
	PNII	1.62 - 17.7			Gómez-Petersen et al., 2023
<i>Pocillopora eydouxi</i>	Costa Rica				
	Golfo de Papagayo	3.08			Jiménez y Cortés, 2003
	México				
	Huatulco			16.21	Cabral-Tena et al., 2020
<i>Pocillopora inflata</i>	México				
	Oaxaca	1.45	1.27	1.84 g cm ⁻² año ⁻¹	Medellín-Maldonado et al., 2024
	Costa Rica				
	Golfo de Papagayo	3.1			Jiménez y Cortés, 2003
		3.15			Glynn, 1999
<i>Pocillopora grandis</i>	México				
	Islas Marietas			25.44	Muñoz-Alfaro et al., 2023
<i>Pocillopora elegans</i>	Panamá				
	Golfo de Panamá	2.74			Manzello, 2010
	Costa Rica				
	Bahía Culebra	4.57	1.19		Alvarado et al., 2012
	Isla del Caño	3.33	1.19		Alvarado et al., 2012
		3.48			Guzmán y Cortés, 1989
		3.17			Guzmán y Cortés, 1989
	Golfo de Papagayo	4.38			Jiménez y Cortés, 2003
		4.1 - 5.2			Jiménez y Cortés, 2003
	Playa Blanca	2.79			Méndez-Venegas et al., 2021
	Ecuador				
	Islas Galápagos	1.75			Glynn, 1994
		2.85			Glynn, 1994
		2.24			Glynn et al., 1979

<i>Porites panamensis</i>	México				
	Islas Marietas	0.38 ± 0.12		0.49 ± 0.16 g cm ⁻² año ⁻¹	Norzagaray-López et al., 2014
				3.66	Muñoz-Alfaro et al., 2023
		0.33 ± 0.13	1.11 ± 0.17	0.36 ± 0.15	Tortolero-Langarica et al., 2017b
	Huatulco			3.4	Cabral-Tena et al., 2020
		0.31 ± 0.07	1.15 - 0.98	0.34 ± 0.07 g cm ⁻² año ⁻¹	Medellín-Maldonado et al., 2016
	Isla Espíritu Santo			12.29	Navarrete-Torices et al., 2023
	Bahía de La Paz	1.2		1.25 g cm ⁻² año ⁻¹	Norzagaray-López et al., 2014
	Cabo Pulmo	0.91±0.29		1.22 ± 0.44 g cm ⁻² año ⁻¹	Norzagaray-López et al., 2014
	Bahía de los Ángeles	0.44	0.96	0.44 g cm ⁻² año ⁻¹	Cabral-Tena et al., 2013
	Bahía Concepción	0.4	1.05	0.4 g cm ⁻² año ⁻¹	Cabral-Tena et al., 2013
	Bahía de La Paz	1.1	0.94	1.2 cm ⁻² año ⁻¹	Cabral-Tena et al., 2013
	Islas Marietas y PNII		1.43 ± 0.8		Cosain-Díaz et al., 2021
	Oaxaca	0.51	1.31	0.67 g cm ⁻² año ⁻¹	Medellín-Maldonado et al., 2024
<i>Porites lobata</i>	México				
	Zihuatanejo	0.60 ± 0.16	1.30 - 1.15	0.72 ± 0.22 g cm ⁻² año ⁻¹	Medellín-Maldonado et al., 2016
	PNII			1.41 ± 0.42	Norzagaray-López et al., 2024
		0.57 ± 0.03	1.17 ± 0.02	0.65 ± 0.03 g cm ⁻² año ⁻¹	Tortolero-Langarica et al., 2016b
		0.47 ± 0.23	1.08 ± 0.14	0.51 ± 0.26 g cm ⁻² año ⁻¹	Tortolero-Langarica et al., 2016a
	Islas Marietas y PNII		1.32 ± 0.10		Cosain-Díaz et al., 2021
	Costa Rica				
	Isla del Caño	1.34	1.32		Alvarado et al., 2012
		1.17			Guzmán y Cortés, 1989
		1.53			Guzmán y Cortés, 1989
		1.05			Guzmán y Cortés, 1989
	Isla Cocos	1.16	1.26		Alvarado et al., 2012
	Ecuador				

	Islas Galápagos	0.89	1.23	1.09 g cm ⁻² año ⁻¹	Glynn, 1994
		0.73	1.3	0.95 g cm ⁻² año ⁻¹	Manzello et al., 2014
		0.5	1.59	0.79 g cm ⁻² año ⁻¹	Manzello et al., 2014
		0.7	0.97	0.68 g cm ⁻² año ⁻¹	Manzello et al., 2014
		0.46	1.08	0.49 g cm ⁻² año ⁻¹	Manzello et al., 2014
		0.8			Glynn y Wellington, 1983
	Polinesia Francesa				
	Isla Clipperton	1.3			Glynn et al., 1996
<i>Porites lutea</i>	México				
	Bahía de los Ángeles	0.81 ± 0.29		1.01 ± 0.38 g cm ⁻² año ⁻¹	Norzagaray-López et al., 2014
<i>Pavona varians</i>	México				
	Huatulco			4.5	Cabral-Tena et al., 2020
		0.43 ± 0.07	0.95 - 0.82	0.45 ± 0.09 g cm ⁻² año ⁻¹	Medellín-Maldonado et al., 2016
	Oaxaca	0.37	1.4	0.51 g cm ⁻² año ⁻¹	Medellín-Maldonado et al., 2024
	Panamá				
	Golfo de Panamá	0.32	1.96	0.63 g cm ⁻² año ⁻¹	Manzello, 2010b
	Costa Rica				
	Isla del Caño	0.35			Guzmán y Cortés, 1989
<i>Pavona gigantea</i>	México				
	Huatulco			11.3	Cabral-Tena et al., 2020
	Zihuatanejo	0.91 ± 0.07	1.32 - 0.98	1.13 ± 0.09 g cm ⁻² año ⁻¹	Medellín-Maldonado et al., 2016
	Isla Espíritu Santo			14.75	Navarrete-Torices et al., 2023
	Islas Marietas	0.50 ± 0.16	1.70 ± 0.26	0.84 ± 0.29 g cm ⁻² año ⁻¹	Tortolero-Langarica et al., 2017b
		0.86 ± 0.24	1.26		Martínez-Castillo et al., 2022
	Oaxaca	0.88	1.34	1.18 g cm ⁻² año ⁻¹	Medellín-Maldonado et al., 2024
	Islas Marietas y PNII		1.61		Cosain-Díaz et al., 2021
	Panamá				

	Golfo de Panamá	0.92	1.48	1.35 g cm ⁻² año ⁻¹	Manzello, 2010
		0.85	1.75	1.44 g cm ⁻² año ⁻¹	Wellington y Glynn, 1983
		0.85 - 0.92			Glynn y Wellington, 1983
		1.45-0.9			Matthews et al., 2008
	Ecuador				
	Islas Galápagos	0.68 - 1.05			Glynn y Wellington, 1983
	Costa Rica				
	Golfo de Papagayo	0.7			Glynn et al., 1983
<i>Pavona clavus</i>	Isla del Caño	0.83			Guzmán y Cortés, 1989
	México				
	Islas Marietas			12.79	Muñoz-Alfaro et al., 2023
	Islas Marías	0.92 ± 0.16	1.39 ± 0.25	1.25 ± 0.21 g cm ⁻² año ⁻¹	Tortolero-Langarica et al., 2020
				13.7	Tortolero-Langarica et al., 2022
				3.97	Tortolero-Langarica et al., 2023
	Cabo Pulmo			0.6 - 1.15	Reyes-Bonilla, 1993
	Panamá				
	Golfo de Panamá	0.98	1.69	1.64 g cm ⁻² año ⁻¹	Manzello, 2010
		1.32	1.44	2.04 g cm ⁻² año ⁻¹	Wellington y Glynn, 1983
		1.25 - 1.47			Matthews et al., 2008
	Golfo de Chiriquí	0.93	1.86	1.32 g cm ⁻² año ⁻¹	Wellington y Glynn, 1983
	Ecuador				
	Islas Galápagos	1.22			Glynn y Wellington, 1983
	Costa Rica				
	Isla del Caño	0.96			Guzmán y Cortés, 1989
	Golfo de Papagayo	1.58			Jiménez y Cortés, 2003
	Golfo de Papagayo	2 - 1.27			Jiménez y Cortés, 2003
	Costa Rica				

<i>Psammocora stellata</i>	Golfo de Papagayo	0.95 - 1.87			Jiménez y Cortés, 2003
		1.31			Bezi et al., 2006
	México				
	Isla Espiritu Santo			14.25	Navarrete-Torices et al., 2023
	Colombia				
	Isla Gorgona	1.53 - 1.22			Vargas-Ángel et al., 2001
<i>Gardineroseris planulata</i>	Panamá				
	Isla Contadora	0.61	1.63	0.98 g cm ⁻² año ⁻¹	Manzello, 2010
		1.32			Glynn, 1985
	Costa Rica				
	Golfo de Papagayo	1.04			Guzmán y Cortés, 1989
<i>Psammocora profundacella</i>	Costa Rica				
	Isla del Caño	0.62			Guzmán y Cortés, 1989

* Datos ajustados a las unidades de medida mayormente utilizadas.

** Tasa de calcificación obtenida luego de promediar la tasa de calcificación estimada para diferentes zonas del arrecife

Tabla 10. Tasas de calcificación reportadas para el POT. LG=Las Gatas, IZ=Islote Zacatoso, LLI=La Llave, PNII=Parque Nacional Isla Isabel, IES=Isla Espíritu Santo, Yel=Yelapa, IM=Islas Marietas

País-Sitio	Tasa de calcificación (kg CaCO ₃ m ⁻² año ⁻¹)	Referencias
México		
Zihuatanejo-LG	3.65	Alvarado-Rodríguez et al., 2019
Zihuatanejo- IZ	0.90	Alvarado-Rodríguez et al., 2019
Zihuatanejo-LG	1.4	Alvarado-Rodríguez et al., 2021
Zihuatanejo-IZ	2.15±0.99	Alvarado-Rodríguez et al., 2022
Zihuatanejo-LG	1.2±0.4	Alvarado-Rodríguez et al., 2023
Zihuatanejo	1.13*	Nava et al., 2022
Zihuatanejo	0.69*	Nava et al., 2022
PNII	0.43*	Orrante-Alcaraz et al., 2023
Las Monas	0.55*	Orrante-Alcaraz et al., 2023
PNII	0.30*	Orrante-Alcaraz et al., 2023
Bahía de los Ángeles-LLI	2.1 ± 0.7	Alvarado-Rodríguez et al., 2023
Bahía de los Ángeles-LLI	1.7 ± 0.67	Alvarado-Rodríguez et al., 2022
Bahía de Banderas-Yel	1.04 ± 0.43	Pareja-Ortega et al., 2025
Bahía de La Paz-IES	1.01 ± 0.57	Pareja-Ortega et al., 2025
Bahía de Banderas-IM	1.85 ± 0.94	Borbón-Fuentes, 2025
Panamá		
Golfo de Chiriquí	62.8±59.8 **	Enochs et al., 2021
Golfo de Panamá	266.5±166.5 **	Enochs et al., 2021

*Tasas recalculadas para ser expresadas en kg m⁻² año⁻¹.

**Unidades en cm³ m⁻² año⁻¹, reportan solo cobertura

Tabla 11. Tasas de bioerosión para las especies de erizos del POT

Espece	País-Sitio	Densidad (ind m ⁻²)	Tasa de bioerosión (kg m ⁻² año ⁻¹)	Tasa de bioerosión (g ind ⁻¹ día ⁻¹)	Referencias
<i>Diadema mexicanum</i>	México				
	Huatulco	0.75		0.03±0.01	López-Pérez y López-López, 2016
		0.26 - 4.17	0.25-4		Benítez-Villalobos et al., 2008
		0.06±0.02	0.01±0.01		Alvarado et al., 2016a
		1-6.8		2.08	Herrera-Escalante et al., 2005
		3.26	8.1		Herrera-Escalante, 2011
	Cabo Pulmo	0.03	0.001		Herrera-Escalante, 2011
	Isla Espíritu Santo	0.28±0.06	0.06±0.01		Alvarado et al., 2016a
	Zihuatanejo	0.4±0.06		0.02±0.003	López-Pérez y López-López, 2016
		0.16±0.11	0.03±0.02		Alvarado et al., 2016a
	Islas Marietas	0.07±0.01	0.24 ± 0.11		Alvarado et al., 2016a
		0.18	0.009		Herrera-Escalante, 2011
	PNII	0.65	0.21		Herrera-Escalante, 2011
	Puerto Ángel	1.74±0.35		0.09±0.02	López-Pérez y López-López, 2016
	Panamá				
	Golfo Chiriquí	3-50	6-14		Eakin, 1992
		3-18.7	1.04		Eakin, 1996
		2-4 y 60-90	0.19		Glynn, 1988
	Golfo Panamá	0.34±0.19	0.09±0.03		Alvarado et al., 2016a
	Colombia				
	Isla Gorgona	2.77	0.38		Lozano-Cortés et al., 2011
	Costa Rica				

	Isla del Coco	0.45±0.10	0.37±0.11	2.25	Alvarado et al., 2012
	Isla del Caño	0.28±0.14	0.06±0.04	0.56	Alvarado et al., 2012
	Bahía Culebra	2.19±0.57	0.75±0.20	0.94	Alvarado et al., 2012
	Ecuador				
	Islas Galápagos	27.2		0.47	Glynn, 1988
<i>Eucidaris thouarsii</i>	Colombia				
	Isla Gorgona	4-20			Glynn et al., 1982
	México				
	Cabo Pulmo	0.17		1.83	Reyes-Bonilla y Calderón Aguilera, 1999
	Ecuador				
	Islas Galápagos	10-15		0.67±0.09	Glynn et al., 1979
				0.40-0.84	Glynn et al., 1979
		40	22.8		Reaka-Kudla et al., 1996
	Costa Rica				
	PNM Ballena	0.01-0.03			Alvarado y Fernández, 2005
<i>Eucidaris galapagensis</i>	Ecuador				
	Islas Galápagos	10-50	20-40	1.98	Glynn, 1988
		1.3			Glynn et al., 2015
		3.15			Glynn et al., 2017b
<i>Centrostephanus coronatus</i>	Colombia				
	Isla Gorgona	6.86	0.19	0.75	Toro-Farmer et al., 2004
	Bahía Málaga	0.13	0.02		Lozano-Cortés et al., 2011

Tabla 12. Tasas de bioerosión de peces para el POT

Especie	País-Sitio	Densidad (ind m ⁻²)	Tasa de bioerosión (kg m ⁻² año ⁻¹)	Tasa de bioerosión (g ind ⁻¹ día ⁻¹)	Referencia
<i>Arothron meleagris</i>	Colombia				
	Isla Gorgona	0.017*	0.87	233.3	Palacios et al., 2014
	México				
	Cabo Pulmo	0.0039*	0.02	16.4	Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999
	Huatulco	0.04±0.01	0.73		Cabral-Tena et al., 2023
	Panamá				
	Golfo de Panamá	39 ind ha ⁻¹		10.13	Glynn et al., 1972
<i>Sufflamen verres</i>	México				
	Huatulco	0.01±0.01	0.21		Cabral-Tena et al., 2023
	Colombia				
	Isla Gorgona	270 ind ha ⁻¹	1.13	42 kg ind ⁻¹ año ⁻¹	Francisco, 2000
<i>Pseudobalistes naufragium</i>	Isla Gorgona	30	0.62	110.8	Francisco, 2000
<i>Scarus ghobban</i>	Isla Gorgona	1544	1.59	40.2	Jiménez, 1999

*Densidades recalculadas para ser expresadas en ind m⁻²

Tabla 13. Tasas de bioerosión endolítica reportadas para el POT. PNII=Parque Nacional Islas Marías

País	Sitio	Macrobioerosión	Microbioerosión	Referencia
Colombia	Isla Gorgona	$2.84 \pm 3.54 \text{ g kg}^{-1} \text{ año}^{-1}$		Cardona-Gutiérrez y Londoño-Cruz, 2020
		$1.807 \pm 3.8 \text{ g kg}^{-1} \text{ año}^{-1}$		Cardona-Gutiérrez y Londoño-Cruz, 2020
		$1.5 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$		Londoño-Cruz et al., 2003
		$2 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$		Londoño-Cruz et al., 2003
Costa Rica	Golfo de Papagayo	$1.5 \pm 0.2 \text{ mg d}^{-1}$		Wizemann et al., 2018
Ecuador	Isla Galápagos	$2.6 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$		Reaka-Kudla et al., 1996
México	PNII	0.31 ± 0.11		Norzagaray-López et al., 2024
	Huatulco	$0.51 \pm 0.11 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$	0.81 ± 0.15	Medellín-Maldonado et al., 2023
		$0.90 \pm 0.11 - 0.53 \pm 0.03 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$	1.15 ± 0.7	Medellín-Maldonado et al., 2023
		$5 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$	0.65	Cabral-Tena et al., 2023
Panamá	Golfo de Panamá	$232.4 \pm 861.1 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$	$189.8 \pm 118.7 \text{ cm}^{-3} \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$	Enochs et al., 2021
			8.1 ± 0.1	Rodríguez-Ruano et al., 2023
		$154.7 \pm 120.4 \text{ cm}^{-3} \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$		Enochs et al., 2021
	Golfo de Chiriquí	$7.43 \text{ y } 8.29 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$		Eakin, 1996
		$1328.2 \pm 1,974.0 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$	$47.3 \pm 40.4 \text{ cm}^{-3} \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$	Enochs et al., 2021
			6.3 ± 0.1	Rodríguez-Ruano et al., 2023
		$4.3 \pm 10.5 \text{ cm}^{-3} \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$		Enochs et al., 2021

Nótese que los datos extraídos presentan diferentes unidades de medida. Esto puede ser evidencia de una falta de estandarización de los métodos utilizados para las cuantificaciones de la endobioerosión.

Tabla 14. Resultados de la prueba Scheirer Ray Hare y post hoc de Dunn's para la tasa de calcificación de esclerobiontes totales en Yelapa e Isla Espíritu Santo-IES. Se presentan las diferencias significativas resaltadas

Tasa de calcificación de Esclerobiontes totales										
				Yelapa				IES		
Sitio	Tiempo	Sitio*Tiempo		Tiempo	Superficie	Superficie*Tiempo		Tiempo	Superficie	Superficie*Tiempo
H=0.13 p>0.05	H=9.13 p<0.05	H= 14.7 p<0.001		H= 4.31 p=0.2296	H=17.2 p<0.001	H=21.5 p=0.010		H= 18.5 p<0.001	H= 7.31 p=0.062	H=9.12 p>0.05
Tiempo	6 vs 12	Z= -2.84 p=0.026		Superficie	SIC vs SIE	Z=-3.03 P=0.015		Tiempo	6 vs 12	Z=-3.05 p=0.013
					SIE vs SSE	Z=3.8 P<0.001			12 vs 24	Z=3.93 p<0.001
									12 vs 18	Z=3.29 p<0.05

Tabla 15. Resultados de la prueba Scheirer Ray Hare para la tasa de calcificación de los calcificadores incrustantes a nivel de grupo taxonómico en Yelapa e Isla Espíritu Santo-IES. Se presentan las diferencias significativas resaltadas.

Tasa de calcificación							
Grupo taxonómico	Sitio	Yelapa			IES		
		Tiempo	Superficie	Superficie*Tiempo	Tiempo	Superficie	Superficie*Tiempo
Balanos	H=1.01 p=0.31	H=2.08 p=0.55	H=20.90 p<0.001	H=20.34 p=0.0158	H=6.29 p=0.098	H=14.42 p=0.002	H=9.8 p=0.36
Moluscos	H=5.31 p=0.021	H=11.58 p=0.009	H=8.1 p=0.043	H=7.7 p=0.556	H=17.9 p<0.001	H=1.7 p=0.637	H=5.9 p=0.746
Briozoos	H=31.2 p<0.001	H=18.14 p<0.001	H=26.4 p<0.001	H=3.75 p=0.92	H=16.8 p<0.001	H=4.8 p=0.18	H=7.3 p=0.603
ACC	H=3.9 p=0.047	H=22.12 p<0.001	H=23.9 p<0.001	H=7.27 p=0.608	H=41.1 p<0.001	H=9.3 p=0.025	H=10.02 p=0.348
Poliquetos	H=9.99 p=0.001	H=5.13 p=0.162	H=14.6 p=0.002	H=9.96 p=0.353	H=28.3 p<0.001	H=2.12 p=0.541	H=8.1 p=0.521
Foraminiferos	H=0.18 p=0.66	H=3.23 p=0.35	H=25.04 p<0.001	H=23.5 p=0.005	H=7.14 p=0.067	H=2.5 p=0.47	H=11.5 p=0.24

Ver Anexo Tabla 17 y Anexo Tabla 18 para identificar donde están las diferencias

Tabla 16. Resultados de la prueba Scheirer Ray Hare para la cobertura de los calcificadores incrustantes a nivel de grupo taxonómico en Yelapa e Isla Espíritu Santo-IES. Se presentan las diferencias significativas resaltadas.

Cobertura									
Grupo taxonómico	Sitio		Yelapa				IES		
			Tiempo	Superficie	Superficie*Tiempo		Tiempo	Superficie	Superficie*Tiempo
Balanos	H=8.66 p=0.003		H=2.43 p=0.48	H=24.11 p<0.001	H=21.3 p=0.01		H=12.85 p=0.005	H=6.34 p<0.001	H=7.96 p=0.53
Moluscos	H=5.52 p=0.02		H=18.27 p<0.001	H=8.39 p=0.038	H=9.88 p=0.35		H=6.5 p=0.089	H=1.8 p=0.61	H=6.02 p=0.73
Briozoos	H=40.2 p<0.001		H=5.13 p=0.16	H=17.9 p<0.001	H=6.7 p=0.66		H=8.6 p=0.035	H=18.2 p<0.001	H=8.8 p=0.45
ACC	H=0.33 p=0.56		H=16.7 p<0.001	H=30.3 p<0.001	H=5.09 p=0.82		H=20.5 p<0.001	H=13.1 p=0.004	H=8.9 p=0.44
Poliquetos	H=24.8 p<0.001		H=15.05 p=0.002	H=19.4 p<0.001	H=4.2 p=0.9		H=4.07 p=0.25	H=9.9 p=0.018	H=8.4 p=0.49
Foraminiferos	H=9.55 p=0.002		H=1.98 p=0.57	H=14.7 p=0.002	H=15.9 p=0.068		H=0.3 p=0.95	H=1.2 p=0.75	H=13.9 p=0.12

H=valor del estadístico y su valor de significancia (p-valor).

Ver Anexo Tabla 19 y Anexo Tabla 20 para identificar donde están las diferencias

Tabla 17. Resultados de la prueba post hoc de Dunn's para la tasa de calcificación de los grupos taxonómicos en Yelapa.

Yelapa											
Grupos taxonómicos											
Tiempo	Moluscos	Briozoos	ACC		Superficie	Balanos	Moluscos	Briozoos	ACC	Poliquetos	Foraminiferos
6 vs 22	NA	Z=-3.55 p<0.05	NA		SSE vs SSC	NA	Z=2.67 p=0.04	Z=2.95 p=0.02	Z=-4.2 p<0001	Z=2.71 p=0.04	Z=-4.32 p<0.001
6 vs 24	Z=3.12 p=0.01	Z=-3.72 p=0.001	Z=-4.4 p<0.001		SSE vs SIC	NA	NA	Z=3.76, p=0.001	NA	Z=3.06, p=0.01	NA
12 vs 24	NA	NA	Z=3.65 p=0.001		SSE vs SIE	Z=3.8 p<0.001	NA	Z=4.9, p<0.001	Z=-4.08 p<0.001	Z=3.41, p<0.05	Z=-3.72 p=0.001
18 vs 24	NA	NA	Z=2.87 p=0.02		SSC vs SIC	NA	NA	NA	NA	NA	Z=3.06 p=0.013
					SSC vs SIE	Z=3.06 p=0.013	NA	NA	NA	NA	NA
					SIC vs SIE	Z=-4.05 p<0.001	NA	NA	NA	NA	NA

Z=valor del estadístico y su valor de significancia (p-valor). Tiempo de despliegue de las CAUs = 6, 12, 18 y 24 meses.

SSE=Superficie superior expuesta, SSC= Superficie superior críptica, SIC=Superficie inferior críptica, SIE= Superficie inferior expuesta. NA= no aplica (no presentaron diferencias)

Tabla 18. Resultados de la prueba post hoc de Dunn's para la tasa de calcificación de los grupos taxonómicos en Yelapa.

IES								
Grupos taxonómicos								
Tiempo	Moluscos	Briozoos	ACC	Poliquetos		Superficie	Balanos	ACC
6 vs 12	Z=3.64 p=0.001	NA	Z=-2.8 p=0.03	Z=3.5 p<0.05		SSE vs SSC	Z=-2.65 p=0.047	Z=-3.02 p=0.014
6 vs 18	NA	NA	Z=-6.4, p<0.001	NA		SSE vs SIC	Z=-3.6, p<0.05	NA
6 vs 24	NA	Z=-2.87 p=0.02	Z=-3.3, p<0.05	NA				
12 vs 18	Z=2.96 p=0.018	NA	Z=3.6, p<0.05	Z=3.06 p=0.01				
12 vs 24	Z=3.61 p<0.05	Z=3.8 p<0.001	NA	Z=5.2 p<0.001				
18 vs 24	NA	Z=3.01 p=0.015	Z=-3.1 p=0.01	NA				

Z=valor del estadístico y su valor de significancia (p-valor). Tiempo de despliegue de las CAUs = 6, 12, 18 y 24 meses.

SSE=Superficie superior expuesta, SSC= Superficie superior críptica, SIC=Superficie inferior críptica, SIE= Superficie inferior expuesta. NA= no aplica (no presentaron diferencias)

Tabla 19. Resultados de la prueba post hoc de Dunn's para el porcentaje de cobertura de los grupos taxonómicos en Yelapa.

Yelapa										
Grupos taxonómicos										
Tiempo	Moluscos	Poliquetos	ACC		Superficie	Balanos	ACC	Briozoos	Poliquetos	Foraminíferos
6 vs 18	Z= 3.53 p=0.002	Z= 3.22 p=0.007	NA		SSE vs SSC	NA	Z= -5.2 p<0.001	NA	Z= 4.15 p<0.001	Z= -3.29 p=0.006
6 vs 24	Z= 3.65 p=0.001	Z= 3.47 p=0.003	Z= -2.85 p=0.02		SSE vs SIC	NA	NA	Z= 2.98 p=0.01	Z= 2.79 p=0.03	NA
12 vs 24	NA	NA	Z=3.9 p<0.001		SSE vs SIE	Z= 4.22 p<0.001	Z= -3.85 p<0.001	Z= 4.04 p<0.001	Z= 3.29 p=0.006	Z= -2.85 p=0.03
18 vs 24	NA	NA	Z= 2.72 p=0.04		SSC vs SIC	NA	Z= 3.07 p=0.01	NA	NA	NA
					SSC vs SIE	Z= 3.79 p<0.001	NA	NA	NA	NA
					SIC vs SIE	Z= -3.95 p<0.001	NA	NA	NA	NA

Z=valor del estadístico y su valor de significancia (p-valor). Tiempo de despliegue de las CAUs = 6, 12, 18 y 24 meses.

SSE=Superficie superior expuesta, SSC= Superficie superior críptica, SIC=Superficie inferior críptica, SIE= Superficie inferior expuesta. NA= no aplica (no presentaron diferencias)

Tabla 20. Resultados de la prueba post hoc de Dunn's para el porcentaje de cobertura de los grupos taxonómicos en Isla Espíritu Santo-IES.

IES								
Grupos taxonómicos								
Tiempo	Balanos	ACC		Superficie	Balanos	ACC	Briozoos	Poliquetos
6 vs 12	Z= 2.83 p=0.03	Z=-3.11 p=0.01		SSE vs SSC	Z= -3.01 p=0.02	Z= -3.25 p=0.006	NA	Z= 3.09 p=0.01
6 vs 18	Z= 3.3 p=0.006	Z= -4.3 p<0.001		SSE vs SIC	Z= -3.19 p=0.008	NA	Z= 4.11 p<0.001	NA
				SSE vs SIE	NA	Z= -2.98 p=0.02	Z= 3.04 p=0.01	NA
				SIC vs SIE	Z= -2.65 p=0.047	NA	NA	NA

Z=valor del estadístico y su valor de significancia (p-valor). Tiempo de despliegue de las CAUs = 6, 12, 18 y 24 meses.

SSE=Superficie superior expuesta, SSC= Superficie superior críptica, SIC=Superficie inferior críptica, SIE= Superficie inferior expuesta. NA= no aplica (no presentaron diferencias)