



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**TASA DE CALCIFICACIÓN DE LOS CORALES DEL GÉNERO *MONTASTRAEA* Y
PORITES ASTREOIDES EN FUNCIÓN DE LA TEMPERATURA SUPERFICIAL DEL
OCÉANO Y EL ESTADO DE SATURACIÓN DE LA ARAGONITA EN EL CARIBE
MEXICANO.**

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA

BIOL. AGUSTIN ISRAEL CRUZ ORTEGA

DIRECTOR DE TESIS

DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(UNIDAD ACADÉMICA DE PUERTO MORELOS)

COMITÉ TUTOR

DR. PAUL BLANCHON

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA.
(UNIDAD ACADÉMICA DE PUERTO MORELOS)

DR. SUSANA ENRÍQUEZ DOMÍNGUEZ

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA.
(UNIDAD ACADÉMICA DE PUERTO MORELOS)

DR. ROBERTO IGLESIAS PRIETO

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA.
(UNIDAD ACADÉMICA DE PUERTO MORELOS)

DR. GUILLERMO JAVIER HORTA PUGA

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
(FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA)

México D.F., Febrero, 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta 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 titular de los Derechos de Autor.

Índice de Contenido

Resumen	1
Introducción	2
Temperatura de las Agua Superficial del Océano (TASO)	3
Acidificación del océano	4
Calcificación coralina	6
Antecedentes	8
Tasas de calcificación en relación a la TASO	8
Tasas de calcificación en relación al Ω_{ara}	9
Justificación	12
Objetivos	13
Objetivo General.....	13
Objetivos particulares	13
Material y Método	14
Área de estudio.....	14
Obtención de muestras.....	15
Tasas de calcificación	15
TASO	16
Ω_{ara}	16
Análisis estadístico	17
Resultados	18
Tasas de calcificación	18
TASO	20
Índices cronológicos maestros.....	21
Tasas de calcificación - TASO.....	24
Ω_{ara}	26
Tasas de Calcificación – Ω_{ara}	27
Discusión	28
Conclusiones	32
Literatura citada	33
Anexo 1	39
Anexo 2.....	50
Anexo 3.....	52

Resumen

El incremento en la concentración del dióxido de carbono en la atmósfera durante el siglo XX ha provocado a nivel global el aumento en la temperatura de las aguas superficiales del océano (TASO) (promedio 0.74°C) y la acidificación del agua de mar, en 0.1 unidades de pH, ocasiona la disminución del estado de saturación de aragonita, la principal forma de carbonato usada por los corales escleractínios para formar sus esqueletos. Ambos factores tienen un fuerte impacto en las tasas de calcificación de los corales formadores de arrecifes. Usando la técnica de densitometría óptica se calcularon las tasas de calcificación de los corales hermatípicos *Montastraea faveolata*, *M. franksi* y *Porites astreoides* y su correlación con el aumento de la TASO así como la caída del estado de saturación de aragonita en el Caribe Mexicano. Los resultados muestran que las tasas de calcificación de *M. faveolata* disminuyó en promedio 0.12 gramos por centímetro al año y *P. astreoides* en promedio 0.40 gramos por centímetro al año por el aumento de cada 1°C en la TASO. El modelo estadístico de las correlaciones entre TASO y tasas de calcificación no muestra diferencias significativas entre las pendientes de *P. astreoides* como en *Montastraea spp.* (prueba de F, $P < 0.05$) en Mahahual y Chinchorro. El análisis del estado de saturación de aragonita indica la caída del valor promedio anual en el Caribe y muestra una correlación positiva significativa con *P. astreoides* presente en Chinchorro, sin embargo, este valor se puede considerar aparente, ya que los valores de correlación encontrados en *M. faveolata* en Chinchorro y *P. astreoides* en Mahahual no son significativos y por el hecho de que las especies que crecen en Mahahual no muestran una disminución en sus tasas de calcificación en razón del tiempo. La diferencia en la caída de las pendientes de calcificación en relación con el aumento de la TASO entre *P. astreoides* y *Montastraea spp.* podría indicar que la temperatura afecta de manera distinta a nivel de género. En el caso de *P. astreoides* podría afectar su habilidad de competir por espacio en el arrecife, ya que la caída de las tasas de calcificación de este género se correlacionan principalmente con la disminución de la extensión esqueletal; mientras que en *Montastraea spp.* provocaría que los esqueletos de estas especies se tornen más susceptibles a la erosión física y biológica debido a que los recursos de calcificación en este género se utilizan en el incrementando de la densidad de su esqueleto. Los resultados de este trabajo muestran que la disminución de las tasas de calcificación de las principales especies formadoras de arrecifes en el Caribe Mexicano compromete la acreción coralina causando la pérdida de hábitats para miles de especies asociadas a este ecosistema por la disminución significativa de la estructura y complejidad arrecifal.

Introducción

Los arrecifes de coral son estructuras biogénicas compuestas principalmente de corales escleractínios, que producen grandes cantidades de carbonato de calcio debido a la calcificación coralina; además proporcionan una gran complejidad estructural al arrecife (Wild *et al.* 2011) que determina la habilidad de los corales para competir por espacio y luz, factores determinantes para estos organismos (Tanzil *et al.* 2009), da refugio a miles de especies asociadas a este ecosistema (De'ath *et al.* 2009, Weis y Allemand 2009) y contrarresta la erosión física y biológica asegurando la acreción arrecifal (Kleypas *et al.* 1999, Tanzil *et al.* 2009); por lo tanto, si disminuyen las tasas de calcificación de los corales constructores de arrecifes tendrían un profundo efecto en la resiliencia de los ecosistemas arrecifales (Wild *et al.* 2011) y un gran impacto económico en las sociedades humanas, ya que provee de servicios vitales como la pesca, turismo, protección a las costas, así como la obtención de materiales de construcción y de nuevos compuestos bioquímicos útiles para la humanidad (Hoegh-Gulberg 1999, Moberg y Folke 1999).

Actualmente, los arrecifes coralinos están considerados como uno de los ecosistemas marinos más amenazados por la influencia directa de las actividades antropogénicas (Hoegh-Gulberg 1999) y por la acumulación de gases invernadero en la atmósfera. Durante el siglo 20, el incremento en la concentración del CO_2 ha causado que se elevara la temperatura promedio del océano $0.74^\circ C$ y un aumento del nivel del mar de ~ 17 cm a nivel global; esto ha incrementado el blanqueamiento y enfermedades coralinas, además ha causado, la acidificación del agua de mar de 0.1 unidades de pH (Kleypas *et al.* 1999, Caldeira y Wickett 2003, Pelejero *et al.* 2005, Orr *et al.* 2005, Cohen y Holcomb 2009) y la disminución de la concentración de carbonatos $[CaCO_3]$ causando un fuerte impacto en el estado de salud de los arrecifes coralinos por lo que es necesario conocer la relación que existe entre estos parámetros con la que se considera el proceso de salud más importante de los corales constructores de arrecifes, la calcificación coralina.

Temperatura de las Agua Superficial del Océano (TASO)

El incremento de la temperatura global del océano durante el siglo XX, aproximadamente de 0.74 °C (IPCC 2007), se ha asociado con distintas afectaciones en los arrecifes coralinos; como la reducción de tasas de fecundidad y la desincronización reproductiva de los corales escleractinios (Jokiel y Coles 1990). Sin embargo, la principal amenaza para estos ecosistemas es el blanqueamiento coralino; ya que el número de reportes e intensidad de este fenómeno aumentó dramáticamente desde principios de los ochentas del siglo XX y esta relacionado principalmente con la frecuencia de anomalías en la TASO, que se presenta cuando los valores máximos en la temperatura del agua se elevan mas de 1° C en periodos de pocas semanas (McWilliams *et al.* 2005, Baker *et al.* 2008, Carrilli *et al.* 2009) o por factores abióticos que pueden causar blanqueamiento o tener un efecto sinérgico con la temperatura como cambios en la salinidad, sedimentación, exposición a radiación ultravioleta y estrés térmico por baja temperatura (Lesser 2011)

La respuesta del blanqueamiento coralino produce la pérdida de pigmentos y/o células del simbionte coralino y muerte celular por apoptosis o necrosis del hospedero (Desalvo *et al.* 2006). Dependiendo de la intensidad del blanqueamiento, el coral se ve afectado en varios niveles (Hoegh-Guldberg 1999). Se ha registrado que durante los eventos de este fenómeno, las tasas de calcificación disminuyen (Goreau y MacFarlane 1990; Desalvo *et al.* 2006) e incluso pueden llegar a detenerse por completo (Porter *et al.* 1989) hasta el límite de perder un año de crecimiento (Leder *et al.* 1991). Sin embargo, se ha observado que los corales escleractínios pueden experimentar estrés térmico, sin llegar a blanquearse, exhibiendo reducidas tasas de calcificación (Desalvo *et al.* 2006, Wórum *et al.* 2007). Por otro lado, los fenómenos de blanqueamiento pueden afectar en diferente intensidad a los arrecifes coralinos de una misma región, ya que el aumento en la TASO no es uniforme y/o puede estar ligado a fenómenos ambientales (Peñaflor *et al.* 2009).

Otro aspecto de gran importancia ligado al aumento en la TASO es el incremento en la presencia de enfermedades infecciosas que afecta a los corales; debido a que los patógenos aumentan sus tasas de crecimiento y transmisión, haciendo a los corales más susceptibles a enfermedades (Bruckner y Bruckner 1997, Cervino *et al.* 2004, Harvell *et al.* 2007), lo cual

podría llegar a provocar grandes epidemias, haciendo posible la pérdida de bastas congregaciones coralinas, amenazando los ecosistemas arrecifales (Bruno *et al.* 2007).

Acidificación del océano

La concentración de CO_2 en la atmósfera ha aumentado de entre ~280 a más de ~380 ppm (IPCC 2007) desde la era preindustrial hasta ahora; debido principalmente a la combustión de combustibles fósiles y la deforestación (Gattuso *et al.* 1998). Aproximadamente el 25% de este CO_2 que se encuentra en la atmósfera, actualmente, se han incorporando en el océano. Esto ha ocasionado una disminución en el pH en las capas superficiales del océano, aproximadamente de 0.1 unidades globalmente, pero podría caer hasta 0.7 unidades para 2300 (Caldeira y Wickett 2003).

La consecuencia de éste decremento tiene grandes implicaciones en la distribución de las concentraciones de Carbono Inorgánico Disuelto (CID) que comprende tres especies químicas separadas: iones de bicarbonato (HCO_3^-) que frecuentemente esta en un ~90% del total del CID, iones de carbonato (CO_3^{2-}) que típicamente se encuentra en un ~10% del total y en menor proporción el CO_2 disuelto ($CO_{2(aq)}$) aproximadamente el 1% de total (Wolf-Gladrow *et al.* 1999, Tyrrel 2008).

Esta distribución se ve afectada debido a que el CO_2 cuando reacciona con el agua de mar produce ácido carbónico, el cual se disocia rápidamente en iones de HCO_3^- y protones H^+ ; de este modo las moléculas de CO_3^{2-} que se encuentran en el agua se combinan con H^+ para formar HCO_3^- , aumentando así su concentración, por lo tanto la entrada de grandes cantidades de CO_2 en el océano disminuye [CO_3^{2-}] (Kleypas *et al.* 1999; Hoegh-Guldberg *et al.* 2007). Estos cambios en el pH comprometen la distribución normal de las especies de CID en el futuro (Tyrrel 2008) (Fig. 1); se estima entonces, que las dos principales formas del CO_3^{2-} usadas por los organismos para formar son conchas o esqueletos, calcita (foraminíferos, esponjas calcáreas, octocorales) y aragónita (corales escleractínios, briozoos, anélidos) (Morse y Mackenzie 1990), pueden caer hasta la mitad de su concentración y en consecuencia su estado de saturación (Ω) para el 2100 (Orr *et al.* 2005). El estado de

saturación del carbonato de calcio (Ω) está dado por:

$$\Omega = \frac{[Ca^{2+}][CO_3^{2-}]}{K'_{sp}}$$

Donde K'_{sp} es el producto de la solubilidad estequiométrica para la fase mineral en particular del $CaCO_3$ [calcita (calc), aragonita (ara) o magnesio-calcita (mc)].

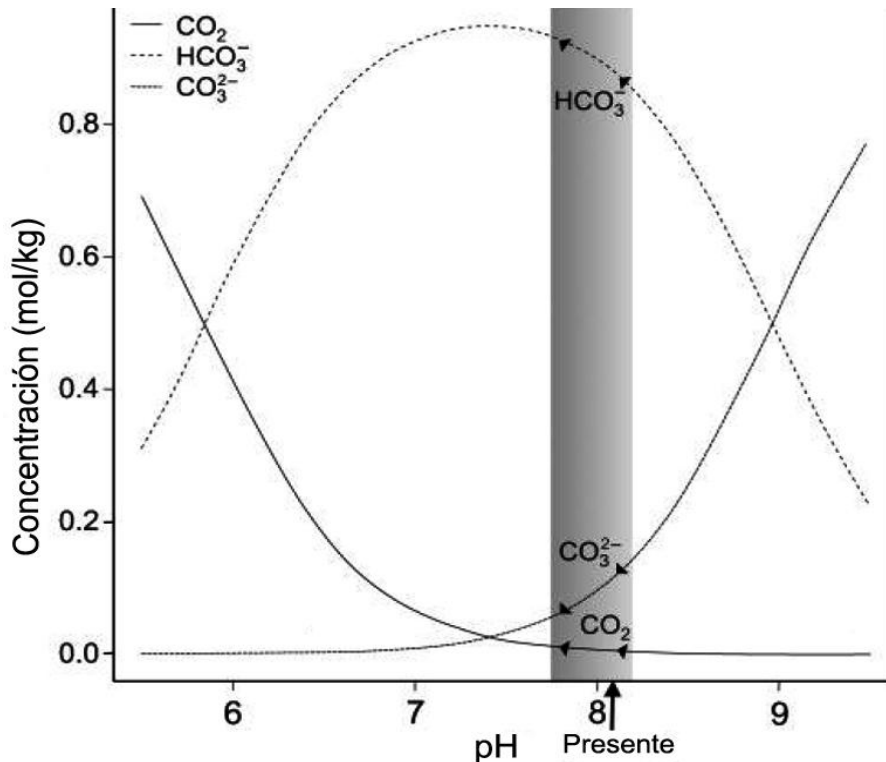


Figura 1 – Distribución de las especies de carbono inorgánico disuelto en función del pH. La barra gris muestra el cambio hipotético del pH desde la era preindustrial (8.2 unidades de pH) hasta donde los valores de aragonita llegan a la insaturación (7.75 unidades de pH) (modificado de Logan 2010).

Hoy en día las aguas superficiales tropicales del océano se encuentran supersaturadas ($\Omega > 1.0$) con respecto a todas las fases minerales (Kleypas *et al.* 1999). Cabe destacar que el estado de saturación está ampliamente determinado por la concentración del ion carbonato [CO_3^{2-}], debido a que la concentración del ion calcio [Ca^{2+}] es un parámetro que se mantiene estable en el agua de mar, también adicionalmente a la variación natural que va del ecuador hacia los polos, a que el CO_2 no se incorpora de manera uniforme en el océano (Tyrrel 2008) y a variaciones en la temperatura, salinidad y presión (Morse y Mackenzie

1990).

Calcificación coralina

El esqueleto coralino es la base de los arrecifes coralinos que forman la bio-contrucción más grande a nivel mundial. La formación del esqueleto coralino es el resultado de la depositación de carbonato de calcio en forma de aragonita; al cual se le conoce como calcificación coralina. A pesar de que aún no se entiende por completo el mecanismo fisiológico de la calcificación coralina (Allemand *et al.* 2011), es considerado el proceso central del estado de salud y éxito ecológico de los corales formadores de arrecifes (Weis y Allemand 2009). Hasta ahora, se considera que este proceso esta controlado por dos diferentes vías: la primera, dirigida por una matriz orgánica donde los iones de carbonato se forman a partir de iones de bicarbonato o de la hidratación de CO_2 de la fotosíntesis del simbiote y/o por el transporte de iones de carbonato a través de las capas del hospedero y liberación directamente en el sitio de la calcificación (Allemand *et al.* 2011).

El crecimiento del esqueleto coralino está controlado por dos procesos principales: (1) la disponibilidad de energía para el depósito activo de material calcáreo (i.e., la tasa de calcificación; Fang *et al.* 1989; Colombo-Pallota *et al.* 2010) y (2) la manera en que dicho material es usado por el coral para la construcción del esqueleto (Carricart-Ganivet y Merino 2001), lo cuál puede resultar en dos estrategias de crecimiento: en la inversión de los recursos de calcificación en extensión lineal o en densidad esquelética (Carricart-Ganivet 2004). Por ejemplo, las especies del género *Porites* invierten sus recursos de calcificación incrementando su extensión lineal llevando al coral a ocupar espacio lo más rápidamente posible (Lough y Barnes 2000); a diferencia de las especies del género *Montastraea* que invierten sus recursos extra de calcificación en la construcción de esqueletos más densos (Carricart-Ganivet 2004).

Knutson y colaboradores (1972) descubrieron que los esqueletos de algunos corales masivos exhiben un patrón de crecimiento anual, en forma de pares de bandas de alta y baja densidad (densidad masa, $g\ cm^{-3}$); el cual se observa en radiografías tomadas a lajas obtenidas en el eje de crecimiento máximo de los corales. Las características del crecimiento anual obtenidas a partir de dicho patrón de bandas son la tasa de extensión esquelética

(crecimiento lineal, cm año^{-1}) y la tasa de calcificación (velocidad de depositación de CaCO_3 por unidad de área, $\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$), ésta última se calcula multiplicando la densidad anual promedio del esqueleto por la tasa de extensión anual correspondiente (Dodge y Brass 1984).

Las bandas de crecimiento anual de los corales hermatípicos, pueden ser usadas para registros proxy de los océanos tropicales. Esto se debe a que al precipitarse los cristales de aragonita en el esqueleto coralino, se incorporan otros elementos que se encuentran en el agua de mar, asociados a factores ambientales como la química del agua, sedimentación, contaminación, temperatura superficial del agua (Buster y Holmes 2006); además, proporcionan información e identificación de los principales controles ambientales de las tasas de crecimiento coralina (p.ej., Dodge y Vaisnys 1975, Barnes y Lough 1996, Lough y Barnes 2000, Carricart-Ganivet y Merino 2001, Carricart-Ganivet 2004, Carricart-Ganivet *et al.* 2007, Wórum *et al.* 2007, Cooper *et al.* 2008, Horta-Puga y Carriquiry 2008, Carrilli *et al.* 2009, De'Ath *et al.* 2009) permitiendo hacer proyecciones a largo plazo de posibles efectos en los arrecifales coralinos.

Antecedentes

Tasas de calcificación en relación a la TASO

Se ha comprobado que las tasas de calcificación de los corales alcanzan un umbral térmico asociado a la TASO, el cual se puede explicar a través de una distribución Gaussiana (Jokiel y Coles 1977; Howe y Marshall 2002; Marshall y Clode 2004; Wórum *et al.* 2007); adicionalmente, existe evidencia que indica que las especies coralinas se adaptan al promedio de la TASO en la que se encuentran, por lo que pueden alcanzar un umbral térmico diferente en regiones distintas (Carricart-Ganivet 2004; Elizalde-Rendón *et al.* 2010).

En el Atlántico occidental, las especies de género *Montastraea* han sido ampliamente usadas para obtener las características de crecimiento coralino. Se han ligado a la influencia de gradientes de eutrofización (Dodge y Brass 1984; Tomascik 1990), gradiente continental (Hudson 1981, Carricart *et al.* 2000, Carricart y Merino 2001), eventos de blanqueamiento (Goreau y MacFarlane 1990) y con factores como la TASO (Cruz-Piñon *et al.* 2003, Carricart-Ganivet 2004, Wórum *et al.* 2007; Dávalos-Dehullu *et al.* 2008). En este sentido, en el Caribe mexicano, en base a las tasas de calcificación de las especies del género *Montastraea*, Wórum y colaboradores (2007) elaboran un modelo del umbral máximo de calcificación para estas especies, que se alcanza a los 28.8 °C; además evidencian la formación de dobles bandas de alta densidad como indicio de estrés térmico.

Por otro lado, de acuerdo al modelo diseñado por Buddemeier y colaboradores (2009), con base a el impacto del cambio climático, acidificación del océano, eventos de blanqueamiento en arrecifes coralinos, bajo los escenarios de emisiones de la IPCC (2007), predicen la caída de la cobertura coralina del 5% para el año 2035 en todo el Caribe; concluyen además, que este porcentaje podría aumentar si se consideran fenómenos ambientales como huracanes y/o influencia la antropogénica.

En el Indo-Pacífico las especies del género *Porites* se han utilizado las variaciones de las características de crecimiento coralino para generar información en función de la diferencia de arrecifes cercanos y alejados de la costa (Lough y Barnes 1992), por latitud (Lough y Barnes 2000) así como parámetros ambientales como la sedimentación (Barnes y Lough

1999) y la TASO (Lough y Barnes 1997, Lough 2008, Cooper *et al.* 2008, De'ath *et al.* 2009).

Con respecto a este último parámetro, el trabajo de Cooper y colaboradores (2008) registran que en el Norte de la GBA, las tasas de calcificación en corales masivos del género *Porites* cayeron un ~21% en 16 años; de $1.96 \text{ g cm}^{-2}\text{año}^{-1}$ hasta $1.59 \text{ g cm}^{-2}\text{año}^{-1}$ en relación con el aumento de la TASO en la zona; así también, los resultados obtenidos de De'ath *et al.* (2009), en un estudio a través de la GBA, muestran una caída en las tasas de calcificación en un 14.2% desde 1990; sin embargo destacan que la calcificación aumenta linealmente con el incremento de la TASO a gran escala, pero tiene una respuesta indirecta a las anomalías de temperatura anual.

En el sur de Tailandia las tasas de calcificación de la especie *Porites lutea* en dos periodos de tiempo, con diferencia de casi 20 años, disminuyeron 23.5% ligadas al aumento de $0.7 \text{ }^{\circ}\text{C}$ en la TASO en las últimas cuatro décadas (Tanzil *et al.* 2009).

En el Caribe los trabajos relacionados con las características de crecimiento del genero *Porites* se han llevado a cabo principalmente con la especie *Porites astreoides* (Highsmith *et al.* 1983, Hughes 1987, Bastidas y García 1999, Mallela y Perry 2007, Elizalde-Rendón *et al.* 2010) sin embargo hasta el momento no se han vinculado a la TASO o con la acidificación del océano.

Tasas de calcificación en relación al Ω_{ara}

Se han realizado varios trabajos, de manera experimental, en relación a la caída del Ω_{ara} y las tasas de calcificación en organismos marinos tropicales y comunidades coralinas (Tabla 1). La conclusión más significativa en estos trabajos es que las tasas de calcificación tienen una relación directa con la disminución del Ω_{ara} . Otro aspecto en el que coinciden estos trabajos es que debido al aumento de la presión parcial de CO_2 en la atmósfera, las tasas de calcificación coralina caerán drásticamente en el presente siglo.

Todos estos estudios confirman que la disminución del Ω_{ara} debido a la acidificación del océano es la causa principal de la caída de las tasas de calcificación en los corales escleractínios, sin embargo el mecanismo fundamental del proceso de calcificación no es

claro todavía, por lo que se han planteado varias hipótesis de los mecanismos que afectan este proceso, atribuyendo mayor afectación al aumento del pH y de bicarbonato en el agua de mar que por la disminución de la disponibilidad de carbonatos.

Tabla 1. - Predicción de cambio en la calcificación en corales, comunidades coralinas y otros ecosistemas durante el periodo entre 1880-2100 (Tomado de Reynaud et al. 2003)

Especies o Comunidad	Porcentaje de cambio	Referencia
<i>Stylophora pistillata</i>	-3	Gattusso et al. (1998)
<i>Porites porites</i>	-19	Marubini & Thake (1999)
Okinawa reef flat	-79	Ohde & Van Woesik (1999)
Biosphere 2 (reef mesocosm)	-65	Langdon et al. (2000)
Coral community (reef mesocosm)	-27	Leclercq et al. (2000)
Coral community (reef mesocosm)	-19	Leclercq et al. (2002)
<i>Turbinaria reniformis</i>	-13	Marubini et al. (2003)
<i>Galaxea fascicularis</i>	-16	
<i>Pavona cactus</i>	-18	
<i>Acropora verweyi</i>	-18	
Biosphere 2 (reef mesocosm)	-85	Langdon et al. (2003)
<i>Stylophora pistillata</i>	-50	Reynaud et al. (2003)

Algunos autores consideran que la combinación de la TASO y la disminución del Ω_{ara} podría llevar a una disminución más rápida y elevada de las tasas de calcificación de los corales escleractínios (Reynaud *et al.* 2003, Veron *et al.* 2009) sin embargo, Reynaud *et al.* (2003) determina, en experimentos de laboratorio, que la caída de las tasas de calcificación se deben principalmente a la temperatura.

El modelo propuesto para el Caribe Central para estimar la variabilidad espacial y estacional del Ω_{ara} revela que los valores que existen hasta ahora son altos, estables y persistentes en toda la zona; sin embargo, se registra una disminución de 4.05 a 3.9 (-0.08), a una tasa anual de 0.012 Ω_{ara} desde 1996 al 2006, lo cual, según los trabajos de la tabla 1, representa una amenaza para los arrecifes coralinos presentes en la zona. Por otro lado, el modelo no ha caracterizado, hasta ahora, adecuadamente la zona costera ocupada por arrecifes, debido principalmente a la influencia continental produciendo un efecto “mascara” producido por la parte terrestre del modelo (Fig. 2) (Gledhill *et al.* 2008).

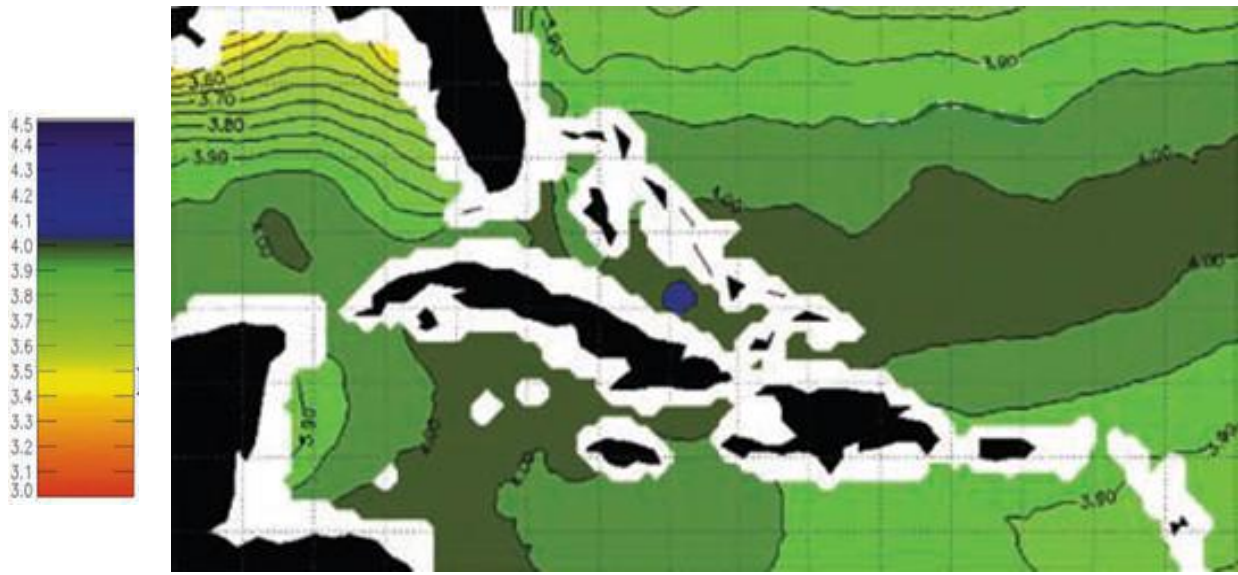


Figura 2. Estado de saturación de aragonita registrado para el año 2006 en el Gran Caribe Central. En la izquierda se muestra la escala de valores del Ω_{ara} (modificado de Gledhill *et al.* 2008).

Justificación

De acuerdo a toda la evidencia que existe alrededor del aumento de temperatura en las aguas superficiales del océano, así como la evidente caída del Ω_{ara} de manera global, es necesario conocer si existe una relación directa con las tasas de calcificación de las principales especies constructoras de arrecifes coralinos en el Caribe como *Montastraea faveolata*, *M. franksi* y *Porites astreoides* (Chornesky y Peters 1987, Goreau 1959) y determinar el impacto que tienen en estas especies de gran valor para estos ecosistemas.

Por lo tanto, se escogieron dos sitios del Caribe mexicano que presentan como principales constructores del arrecife a las especies *M. faveolata*, *M. franksi* y *P. astreoides*. El arrecife de Banco Chinchorro muestra un bajo nivel de impactos y amenazas antropogénicas, ya que al ser una reserva ecológica, la presencia de actividades humanas está regulada, además la única actividad constante en la zona son las pequeñas pesquerías las cuales no representan una amenaza potencial para esta zona (Chávez e Hidalgo 1987, Sosa-Cordero *et al.* 1993, Sosa-Cordero 1994, Carricart-Ganivet y Beltrán-Torres 1998, Vega-Zepeda *et al.* 2007) y el arrecife de Mahahual presenta actividad turística principalmente durante las temporadas vacacionales y en menor medida pesca artesanal, sin embargo, posee aguas claras, con baja concentración de nutrientes y sedimentación (Cruz-Piñón *et al.* 2003).

Objetivos

Objetivo General

El presente trabajo pretende evaluar, de manera retrospectiva, la tasa de calcificación en tres especies de corales hermatípicos en el Caribe mexicano y buscar las posibles relaciones con la TASO y el Ω_{ara} .

Objetivos particulares

1. Obtener las tasas de calcificación anuales de las especies de corales hermatípicos *Montastraea faveolata*, *M. franksi* y *Porites astreoides*.
2. Comparar el promedio de las tasas de calcificación anuales presentes en el Arrecife Banco Chinchorro y el Arrecife Mahahual, Caribe Mexicano.
3. Vincular las tasas de calcificación anual de las especies a la TASO y el Ω_{ara} en el arrecife Banco Chinchorro y Mahahual, Caribe mexicano.

Material y Método

Área de estudio

El arrecife de Banco Chinchorro (Fig. 3) es decretado como Reserva de la Biosfera por el gobierno mexicano en 1996, se localiza a 27 km de la costa sureste de la Península de Yucatán ($18^{\circ}23'-18^{\circ}47'N$, $87^{\circ}14'-87^{\circ}27'W$). Es un arrecife de forma oval, de 48 km de largo y 18 km en su parte más ancha, con una laguna somera (2 a 9 m de profundidad) de aproximadamente 500 km^2 y está separado del continente por un canal de 1000 m de profundidad (Jordán y Martín 1987, Vega-Zepeda *et al.* 2007).

El arrecife de Mahahual ($18^{\circ} 43'' N$; $87^{\circ} 41'' O$) (Fig. 3) es parte del arrecife discontinuo que bordea la costa este de la península de Yucatán, que va desde el extremo norte de la península, al sur de Isla Contoy hasta la bahía de Chetumal en el sur, luego se prolonga hasta el Golfo de Honduras. En esta región no existen ríos que descarguen sus aguas en la zona arrecifal (Merino *et al.* 1990).

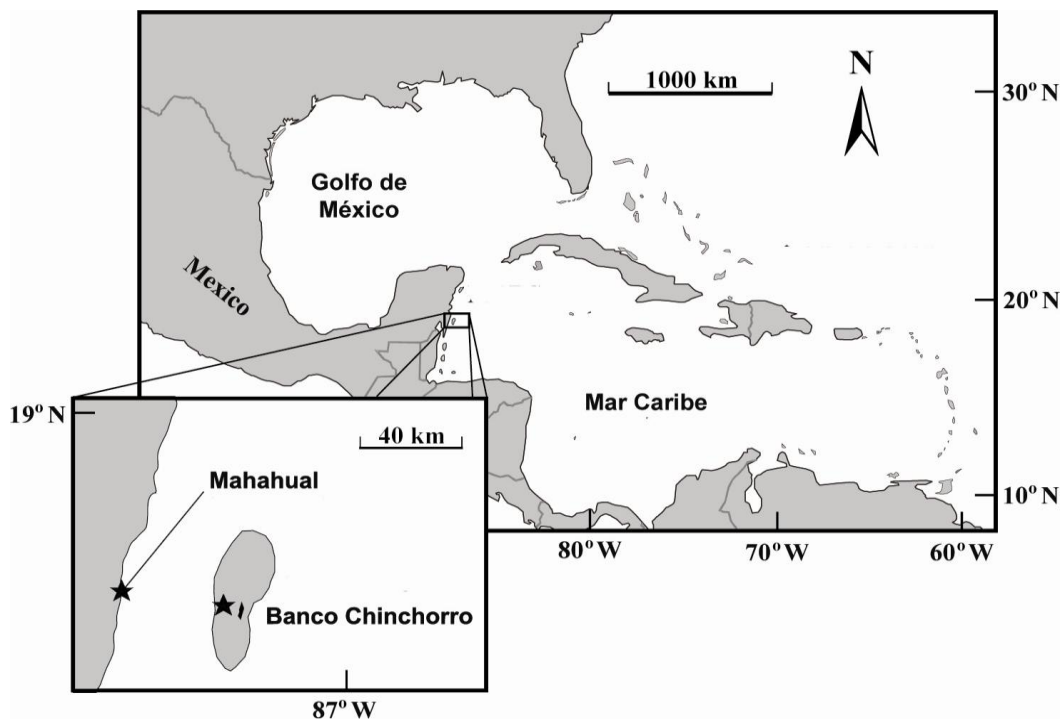


Figura 3. (*) Sitios donde fueron colectadas las muestras en el Caribe mexicano.

Obtención de muestras

Las muestras de *M. faveolata* y *M. franksi* se obtuvieron por la obtención de núcleos de 3 cm de diámetro y ~20 cm de longitud, que se extrajeron siguiendo el eje de mayor crecimiento en colonias sanas (con un diámetro aproximado de 100 cm), por medio de un taladro neumático de mano, con un barril de filo diamantado manejado por un buceador SCUBA. Después de obtener cada núcleo, se colocó en el hueco una pelota de unicel para prevenir la bioerosión causada por organismos perforadores y proveer de un sustrato duro sobre el cual el tejido coralino pueda crecer nuevamente (Wórum *et al.* 2007). Para el caso de *P. astreoides*, se extrajeron colonias completas y sanas de ~20 cm del eje máximo de crecimiento vertical.

Para el arrecife de Mahahual se colectaron tres núcleos de colonias de *M. faveolata*, *M. franksi* y siete colonias de *P. astreoides* en el mes de abril de 2006 y para el arrecife Banco Chinchorro se obtuvieron núcleos de ocho colonias de *M. faveolata* y cuatro colonias de *P. astreoides* en abril de 2010. Todas las colonias se encontraban creciendo entre 2-3 metros de profundidad en la laguna arrecifal de ambos arrecifes.

Tasas de calcificación

Se obtuvo una laja de ~7 mm de grosor de cada núcleo de *Montastraea spp* y colonia de *P. astreoides*, por medio de una sierra de filo diamantado para cortar roca, que posteriormente se utilizó para obtener los datos de calcificación anual de cada especie, mediante la metodología de densitometría óptica propuesta por Carricart-Ganivet y Barnes (2007).

De cada laja se obtuvo una radiografía por medio de un equipo radiográfico convencional, a una distancia focal de 1.80 m, donde se incluyó una barra de aluminio para corregir el efecto tacón, que es una variación de intensidad de los rayos X a lo largo del eje cátodo-ánodo y una cuña de aragonita de concha de *Tridacna maxima*, como estándar para obtener los valores de densidad absoluta en las lajas coralinas. Cada radiografía de *Montastraea spp* se digitalizó utilizando un escáner para radiografías (ScanMaker 9800XL con TMA de 1600 ldi) a una resolución de 300 dpi. Las muestras de las colonias de *P. astreoides* la imagen digitalizada se obtuvo directamente del equipo radiográfico. Todas las imágenes fueron convertidas a una resolución de 75 dpi por medio del programa Adobe Photoshop CS3

(Adobe Systems Incorporates, USA).

De la radiografía de cada laja, por medio del programa ImageJ (versión 1.44p) se produjo una serie de datos de densidad de los cuales, por medio de los valores consecutivos de densidad mínima en el caso de *P. astreoides* y densidad máxima para *Montastraea spp*, se obtuvo el promedio de densidad y tasa de extensión anual. La tasa de calcificación anual ($\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) fue calculada como el producto de la extensión anual (cm año^{-1}) y el promedio de la densidad ($\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$) del esqueleto depositado de dicha extensión. Posteriormente, se obtuvo el promedio de calcificación anual para cada año registrado entre las muestras de la misma especie en cada sitio de estudio.

TASO

La media anual de la TASO para los periodos de 1977 a 2006 y 1985 a 2009 para los arrecifes de Mahahual y de Banco Chinchorro respectivamente, de la Hadley Centre Sea ice and SST (HadISST). Estos datos son promedios generados por la Met Office Marine Data Bank (MDB), que incluye los datos recibidos a través del Global Telecommunications System (GTS) a partir de 1982. Con el propósito de mejorar la cobertura de datos donde la MBD no tiene datos, la HadISST utiliza datos de la media mensual de la TASO de 1871 a 1995 de Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set (COADS) (ver Rayner *et al.* 2003).

Ω_{ara}

Los datos de Ω_{ara} se obtuvieron usando la Ocean Acidification Product Suite (OAPS, v0.5) producidos por la National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) Coral Reef Watch, entre el mes de noviembre de 2003 a diciembre de 2010, bajo un modelo que corre nominalmente a 25 km de resolución. Desafortunadamente, los datos anteriores al 2003 dependían de la World Ocean Atlas salinity climatologies, como resultado, los datos son burdos y muestran una influencia sustancial del continente (Glendhill *et al.* 2008).

Se asume que las variaciones en el tiempo de los modelos de la TASO y la Ω_{ara} ocurren de manera similar en la columna de agua, por lo tanto, tienen la misma influencia en las tasas de calcificación de los corales formadores de arrecifes en el caribe mexicano.

Análisis estadístico

Las diferencias del promedio de las tasas de calcificación entre las especies y de los sitios fueron analizadas por ANOVA de una vía seguida de la prueba múltiple de Tukey. Las relaciones en el tiempo entre los promedios anuales de las tasas de calcificación, TASO y Ω_{ara} , se realizó por medio de regresiones lineales; adicionalmente, las pendientes de las regresiones lineales fueron comparadas con la prueba de F para observar las diferencias entre las especies y los sitios, por último para observar la tendencia de los parámetros así como la calcificación promedio anual de las especies en ambos sitios de estudio, se construyeron índices cronológicos maestros (Index master chronologies) (Tomascik 1990) para lo cual se obtuvieron promedios corridos de 3 años para *Montastraea spp* y 2 años para *P. astreoides*.

Resultados

Tasas de calcificación

A partir de los valores de extensión y densidad de las muestras analizadas de manera retrospectiva (Anexo 1) se obtuvo el valor promedio anual de calcificación por especie en los sitios del estudio (Tabla 2). Se encontró que la tasa de calcificación promedio total encontrada en Mahahual para *M. franksi* ($0.83 \pm 0.08 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) fue significativamente más baja que *M. faveolata* en el mismo sitio ($0.96 \pm 0.07 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) así como en Chinchorro ($0.97 \pm 0.04 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) ($p < 0.0001$, $F = 48.24$) (Fig. 4a). En el caso de *P. astreoides* no se observaron diferencias significativas ($p < 0.0001$, $F = 0.23$) entre Mahahual ($80 \pm 0.06 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) y Banco Chinchorro ($0.81 \pm 0.07 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) (Fig. 4b).

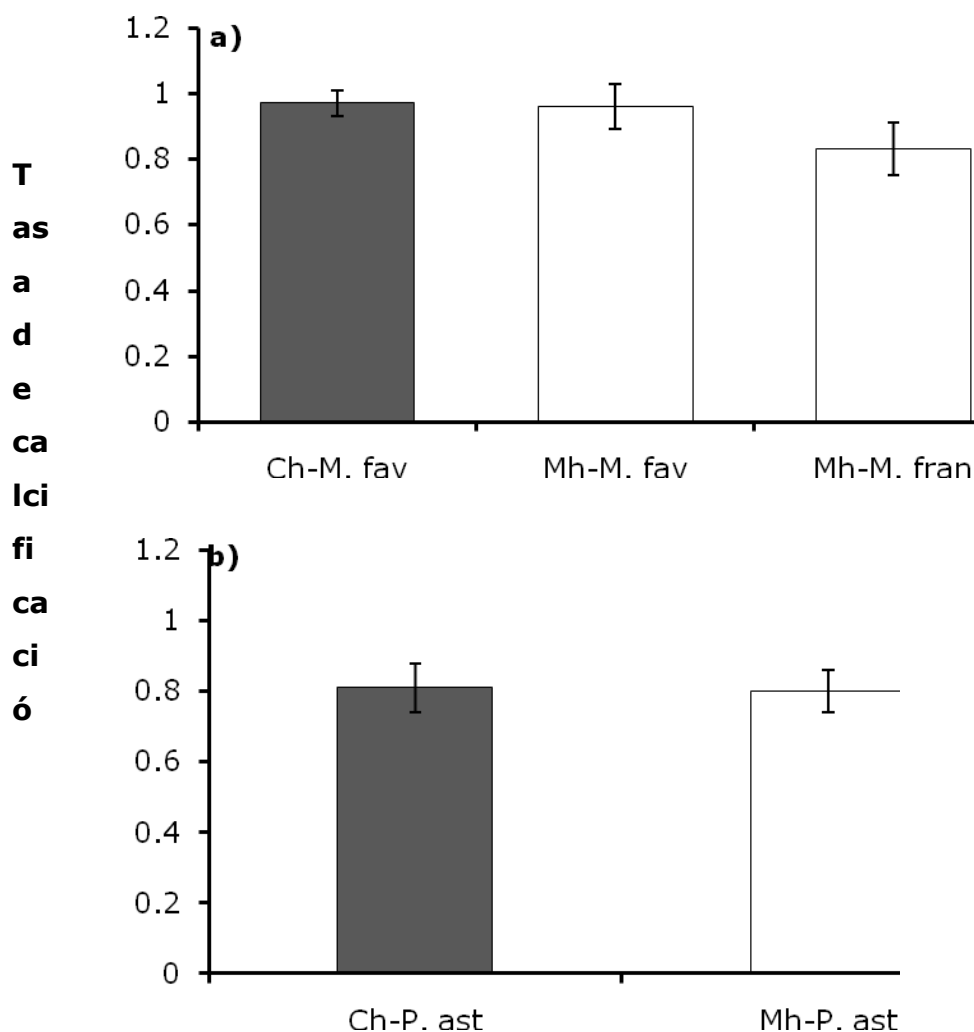


Figura 4. Tasas de calcificación anual promedio de las especies a) *M. faveolata* (M. fav), *M.*

franksi (M. fran) y b) *P. astreoides* (P. ast) en Mahahual (Mh) y Banco Chinchorro (Ch).

Tabla 2. Tasas de calcificación ($\text{g cm}^{-2} \text{año}^{-1}$) promedio anual de las especies en el área de estudio. (\pm) Desviación estándar.

<u>Chinchorro</u>				<u>Mahahual</u>								
Año	<i>M. faveolata</i>	<i>P. astreoides</i>		Año	<i>M. faveolata</i>	<i>M. franksi</i>	Año	<i>P. astreoides</i>				
2009	0.96	± 0.29	0.70	± 0.08	2003	0.92	± 0.12	0.88	± 0.04	2006	0.84	± 0.18
2008	0.94	± 0.21	0.67	± 0.11	2002	0.99	± 0.18	0.87	± 0.05	2005	0.85	± 0.08
2007	0.88	± 0.17	0.78	± 0.17	2001	0.90	± 0.04	0.57	± 0.01	2004	1.00	± 0.28
2006	0.86	± 0.35	0.76	± 0.05	2000	0.98	± 0.27	1.02	± 0.09	2003	0.72	± 0.16
2005	1.00	± 0.26	0.85	± 0.15	1999	0.85	± 0.11	0.94	± 0.11	2002	0.93	± 0.06
2004	0.96	± 0.18	0.77	± 0.16	1998	1.02	± 0.20	0.84	± 0.23	2001	0.75	± 0.11
2003	1.05	± 0.29	0.88	± 0.04	1997	0.90	± 0.10	1.00	± 0.06	2000	0.85	± 0.07
2002	0.92	± 0.22	0.76	± 0.11	1996	0.80	± 0.22	0.81	± 0.03	1999	0.79	± 0.07
2001	0.95	± 0.24	1.00	± 0.12	1995	0.94	± 0.02	0.92	± 0.07	1998	0.77	± 0.05
2000	0.97	± 0.18	0.81	± 0.24	1994	0.94	± 0.11	0.84	± 0.03	1997	0.71	± 0.08
1999	0.94	± 0.11	0.70	± 0.05	1993	0.97	± 0.07	0.73	± 0.16	1996	0.95	± 0.39
1998	0.82	± 0.21	1.01		1992	1.29	± 0.22	0.93	± 0.17			
1997	1.13	± 0.32			1991	0.92	± 0.10	0.80	± 0.01			
1996	0.89	± 0.16			1990	0.99	± 0.03	0.68	± 0.15			
1995	0.94	± 0.21			1989	0.96	± 0.10	0.92	± 0.06			
1994	0.97	± 0.28			1988	0.97	± 0.10	1.03	± 0.17			
1993	1.12	± 0.26			1987	1.05	± 0.18	0.74	± 0.04			
1992	0.91	± 0.14			1986	1.08	± 0.10	0.89	± 0.29			
1991	1.03	± 0.37			1985	0.99	± 0.18	1.09	± 0.02			
1990	0.92	± 0.29			1984	1.03	± 0.09	0.75	± 0.03			
1989	1.12	± 0.40			1983	1.08	± 0.01	0.76	± 0.02			
1988	0.97	± 0.32			1982	0.61	± 0.00	0.87	± 0.12			
1987	0.91	± 0.32			1981	0.93	± 0.01	0.87	± 0.10			
1986	1.12	± 0.28			1980	0.88	± 0.02	0.68	± 0.14			
1985	1.00	± 0.34			1979	1.01	± 0.12	0.83	± 0.00			
					1978	0.93	± 0.03	0.61	± 0.00			
					1977	1.17	± 0.16	0.54	± 0.00			

TASO

Se observa un aumento del promedio anual en la TASO de 0.6 °C de 1985 a 2009 en Banco Chinchorro (Fig. 5), equivalente a 2.5 °C por siglo. En Mahahual, no se registra una tendencia clara entre los años de 1977 a 2003 (Fig. 4) debido posiblemente, al ajuste de la interpolación de los datos del modelo, ya que a partir de 1982 se aplica un método diferente a años anteriores, por lo tanto la línea de tiempo en esta zona del estudio se ve influenciada por las nuevas adaptaciones al modelo (Rayner *et al.* 2003). Sin embargo, a partir de 1982 hasta 2003 presenta un aumento de 0.35 °C equivalentes a 2.0 °C por siglo. Los valores del promedio anual de cada año en ambos sitios se encuentran en el anexo 2.

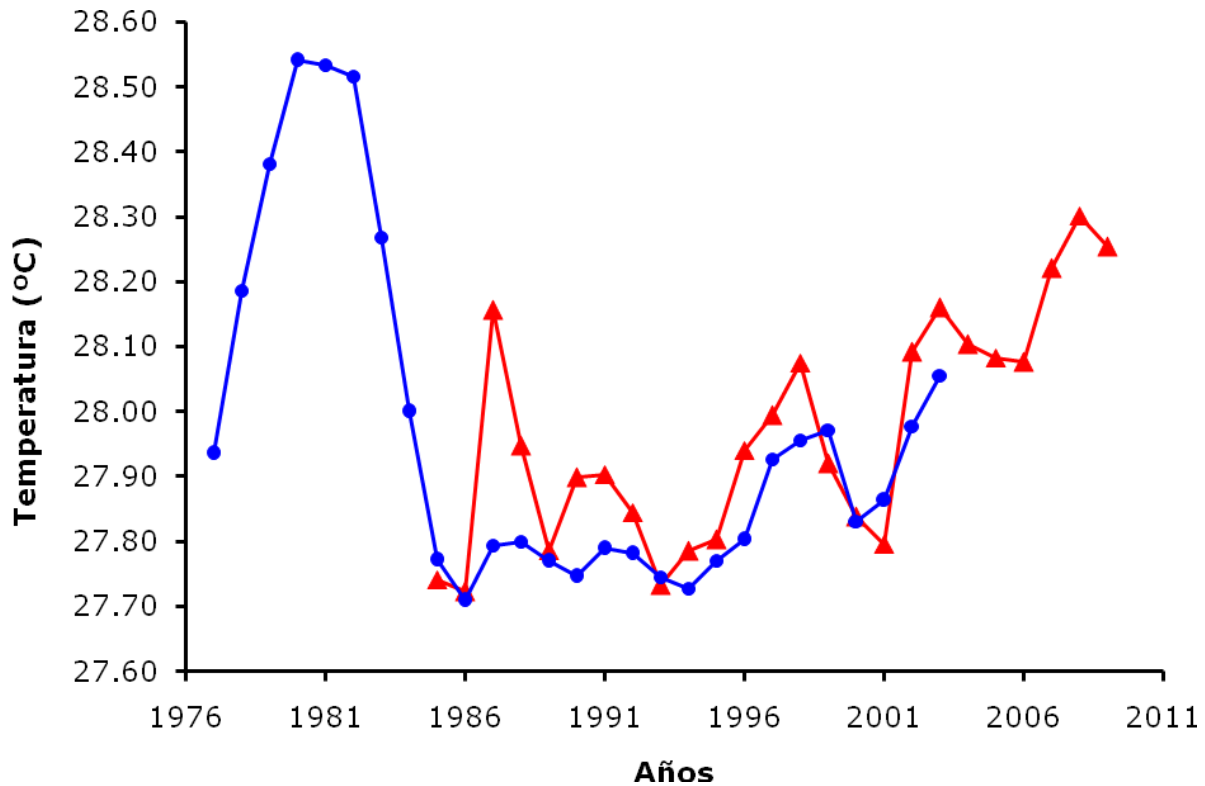


Figura 5. Promedio de la temperatura anual en Banco Chinchorro (1985-2009) y Mahahual (1976-2003). Banco Chinchorro – Línea roja, Mahahual – Línea azul.

Índices cronológicos maestros

Los datos indexados de las tasas de calcificación de *Montastraea spp* y la TASO analizadas en Mahahual (Fig. 6b), no muestran una clara tendencia entre los años de 1977 a 2003; mientras que en Banco Chinchorro, se observa una disminución en la tasas de calcificación de *M. faveolata* y el aumento de la TASO en el periodo de 1985 a 2009 (Fig. 6a).

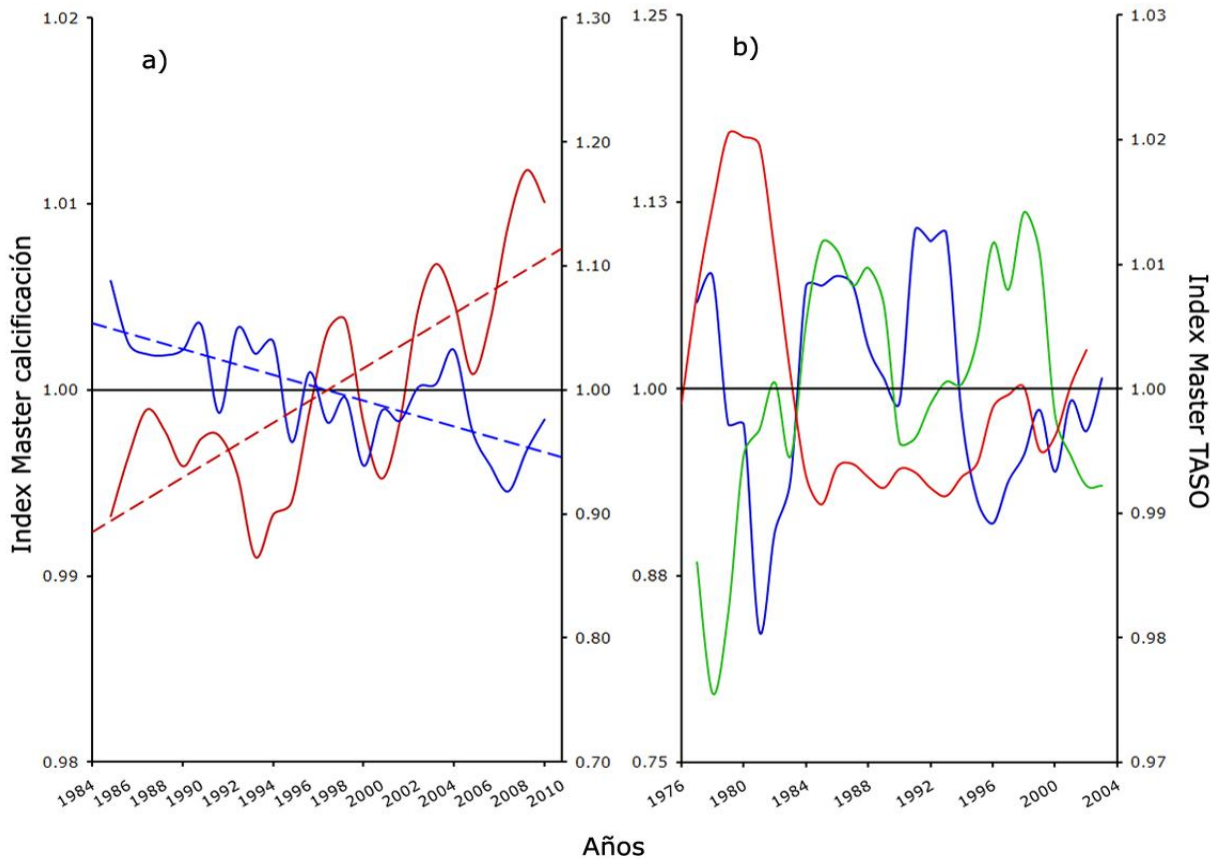


Figura 6. Índice cronológico maestro de la TASO (línea roja) y tasa de calcificación de *M. faveolata* (línea azul) y *M. franksi* (línea verde). a) = Banco Chinchorro; b) = Mahahual.

En el caso de la especie *P. astreoides* en Banco Chinchorro se evidencia la caída de las tasas de calcificación y el aumento de la TASO desde 1998 al 2009 (Fig. 7a); mientras que en Mahahual no se presenta una tendencia clara, tanto de las tasas de calcificación como de la TASO entre los años 1996 y 2006 (Fig. 7b).

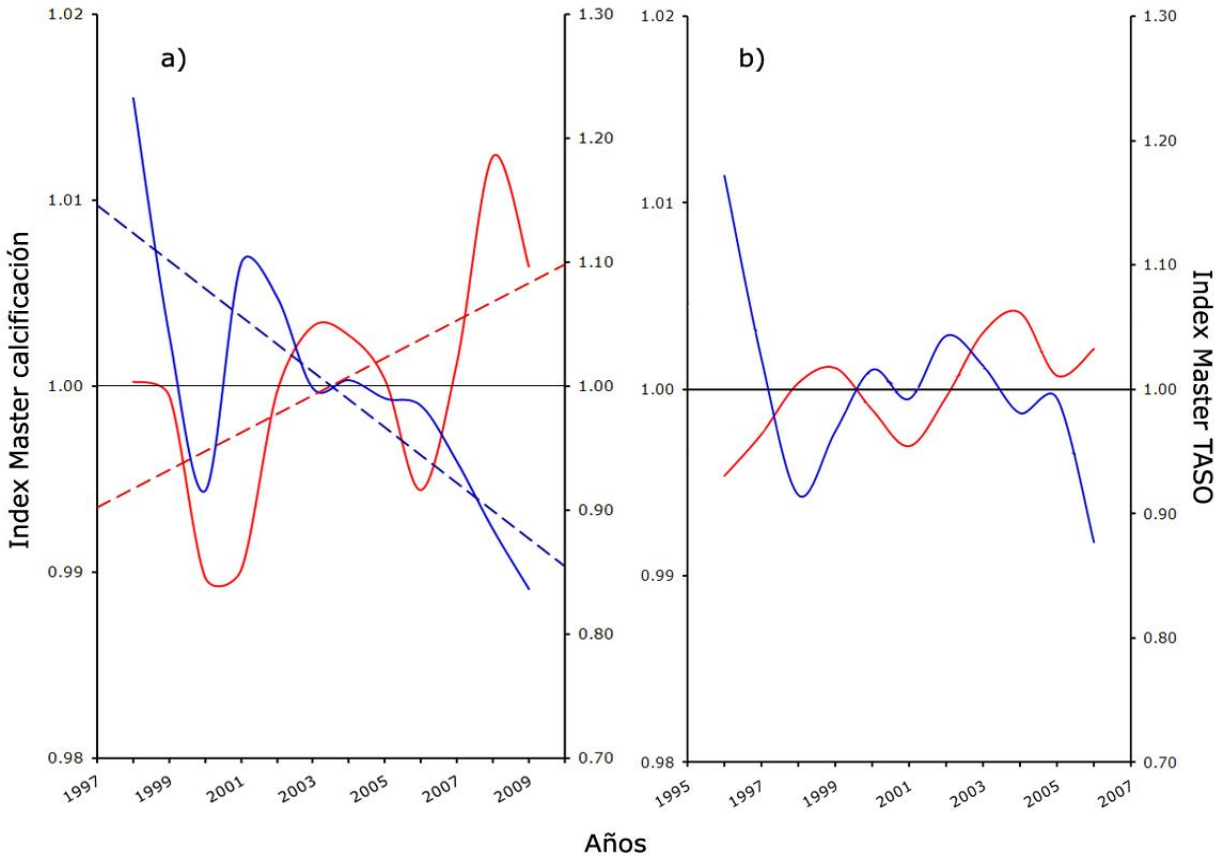


Figura 7. Índice cronológico maestro de la TASO (línea roja) y tasa de calcificación de *P. astreoides* (línea azul). a) = Banco Chinchorro, b) = Mahahual.

Las tasas de calcificación de las especies analizadas en Chinchorro presentaron valores significativos de correlación en el tiempo (Tabla 3), mientras que en Mahahual se registraron valores bajos de correlación.

Tabla 3. Coeficiente de correlación de la TASO y las tasas de calcificación de las especies en función del tiempo (asterisco indican correlación significativa, $P < 0.05$).

	Coeficiente de correlación	Línea de tiempo
Ω_{ara}	-94*	2003-2009
<u>Banco Chinchorro</u>		
TASO	0.77*	1985-2009
<i>Montastraea faveolata</i>	-0.55*	1985-2009
<i>Porites astreoides</i>	-0.75*	1998-2009
<u>Mahahual</u>		
TASO	-0.20	1977-2006
<i>Montastraea faveolata</i>	0.35	1977-2003
<i>Montastraea franksi</i>	-0.14	1977-2003
<i>Porites astreoides</i>	-0.51	1996-2006

Tasas de calcificación - TASO

El promedio anual de las tasas de calcificación de todas las especies analizadas tuvieron una correlación negativa con el promedio anual de la TASO en ambos sitios (Tabla 4). La tasa de calcificación de *M. faveolata* disminuyó $\sim 0.13 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$; *M. franksi* registra una caída de entre $\sim 0.11 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y *P. astreoides* de $\sim 0.40 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ por el aumento de cada 1°C en la TASO en ambos arrecifes (Fig. 8). El modelo estadístico de las correlaciones (Tabla 5) no muestra diferencias significativas entre las pendientes en *P. astreoides* como en *Montastraea spp* (prueba de F, $P \geq 0.05$) entre los sitios.

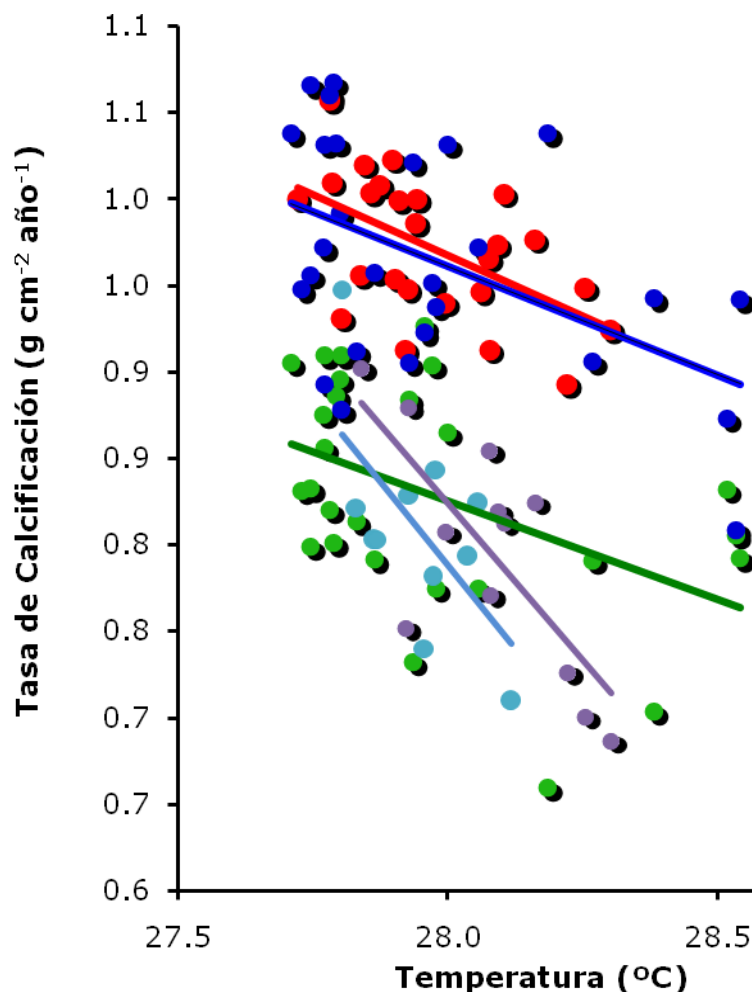


Figura 8. Correlación de las tasas de calcificación en función en el aumento de la TASO de las especies *M. faveolata*, *M. franksi* y *P. astreoides* en el arrecife Banco Chinchorro y de Mahahual. Línea Roja – *M. faveolata* en Banco Chinchorro, Línea morada – *P. astreoides* en Banco Chinchorro, Línea azul – *M. faveolata* en Mahahual, Línea verde – *M. Franksi* en Mahahual, Línea azul claro – *P. astreoides* en Mahahual.

Tabla 4. Coeficiente de correlación de las tasas de calcificación de las especies en función de la temperatura.

	Coeficiente de correlación	Línea de tiempo
<u>Banco Chinchorro</u>		
<i>Montastraea faveolata</i>	-0.54	1985-2009
<i>Porites astreoides</i>	-0.75	1998-2009
<u>Mahahual</u>		
<i>Montastraea faveolata</i>	-0.49	1977-2003
<i>Montastraea franksi</i>	-0.45	1977-2003
<i>Porites astreoides</i>	-0.63	1996-2006

Tabla 5. Modelo estadístico entre la relación de las tasas de calcificación promedio anual y el promedio de temperatura anual de las especies *Montastraea spp.* y *P. astreoides* de Banco Chinchorro y Mahahual.

Temperatura-Calcificación	Ecuación	R ²
<u>Banco Chinchorro</u>		
<i>M. faveolata</i>	$y = -0.13x + 4.60$	0.27 (P = 0.007)
<i>P. astreoides</i>	$y = -0.36x + 10.99$	0.56 (P = 0.005)
<u>Mahahual</u>		
<i>M. faveolata</i>	$y = -0.13x + 4.48$	0.24 (P < 0.01)
<i>M. franksi</i>	$y = -0.11x + 4.03$	0.20 (P < 0.02)
<i>P. astreoides</i>	$y = -0.38x + 11.52$	0.39 (P = 0.03)

Ω_{ara}

La tendencia de Ω_{ara} entre 2003 a 2010 en Banco Chinchorro y Mahahual muestra una caída de 0.096 unidades, los valores del promedio mensual y anual de este parámetro se encuentran en el anexo 3. Sin embargo, el valor de 3.92 Ω_{ara} de la zona de estudio es considerado un valor alto según Gledhill y colaboradores (2008) (Fig. 9). Estos valores abarcan ambas zonas de estudio (18° N, 87.5° O) ya que la resolución a la cual corre el modelo es de 25 km.

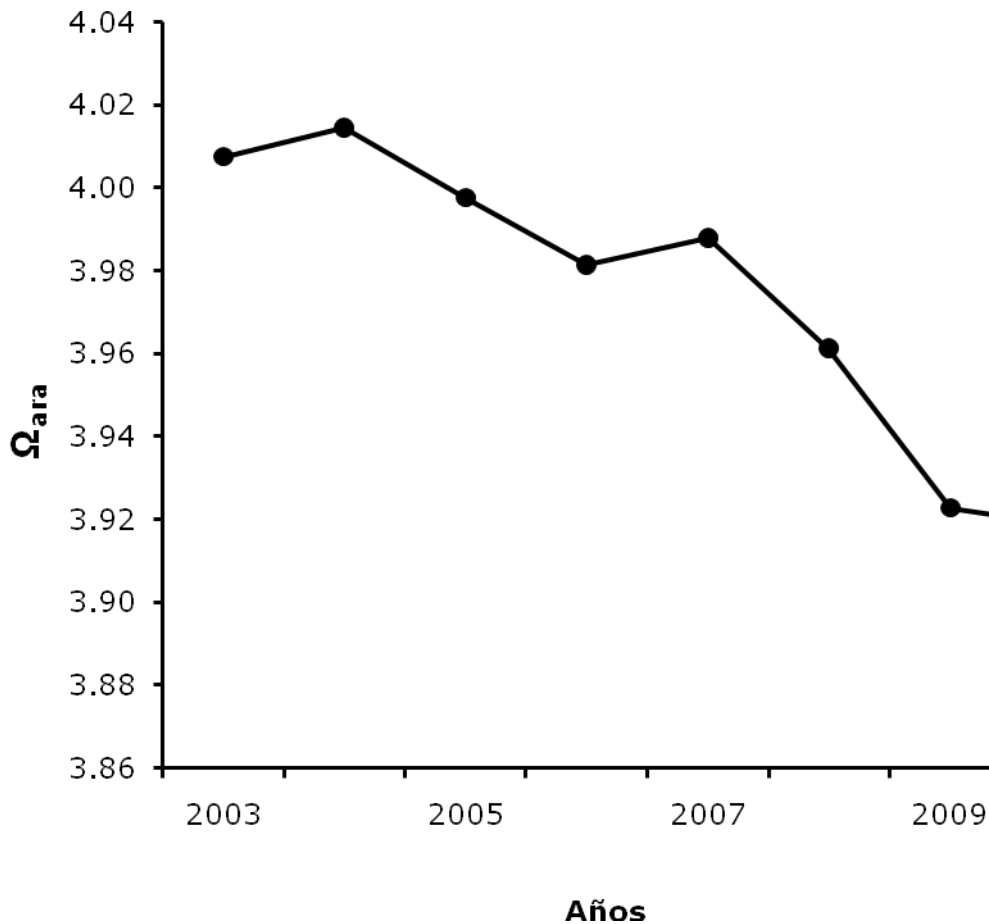


Figura 9. Estado de saturación del aragonita (Ω_{ara}) en Banco Chinchorro y Mahahual. Promedio anual de 2003 a 2010.

Tasas de Calcificación – Ω_{ara}

Los datos de Ω_{ara} que se tienen son de 2003 a 2010, solo se hicieron correlaciones con las tasas de calcificación de las especies analizadas en Chinchorro y *P. astreoides* en Mahahual; debido a que son las únicas que se ajustan a los valores de este parámetro en el tiempo.

Nuestros resultados muestran que mientras cae el valor promedio anual de Ω_{ara} también disminuye la tasa de calcificación coralina, mostrando una correlación positiva del Ω_{ara} con *P. astreoides* significativa presente en Chinchorro sin embargo, este valor se puede considerar aparente, ya que los valores de correlación encontrados en *M. faveolata* en Chinchorro y *P. astreoides* en Mahahual no son significativos (Tabla 6) y por el hecho de que las especies que crecen en Mahahual no muestran una disminución en sus tasas de calcificación en razón del tiempo (Tabla 3).

Tabla 6. Coeficiente de correlación entre el Ω_{ara} y las tasas de calcificación de las especies *P. astreoides* y *M. faveolata* en Banco Chinchorro y Mahahual en función del tiempo (asterisco indican correlación significativa, $P < 0.01$).

	Coeficiente de correlación	Línea de tiempo
Ω_{ara}	-94*	2003-2009
<u>Banco Chinchorro</u>		
<i>Porites astreoides</i>	0.83*	2003-2009
<i>Montastraea faveolata</i>	0.36	2003-2009
<u>Mahahual</u>		
<i>Porites astreoides</i>	0.78	2003-2006

Discusión

Nuestro análisis muestra un evidente aumento de la TASO, al menos en últimos 20 años (Fig. 3) y una caída del Ω_{ara} en la última década en ambos sitios (Fig. 4), lo que confirma los efectos del calentamiento global (IPCC 2007) en el Caribe Mexicano. Ambos factores son de particular importancia en la calidad del agua en los ecosistemas arrecifales (Knowlton y Jackson 2008); sin embargo, se considera al incremento en la temperatura del océano como el principal factor que influye de manera directa a los arrecifes coralinos (Wild *et al.* 2011).

Las correlaciones que se encontraron de la TASO con las tasas de calcificación en esta investigación hacen valida esta suposición, ya que dicha relación se presentó en todas las especies y arrecifes; de hecho, las tasas de calcificación son prácticamente las mismas en ambos sitios tanto de *M. faveolata* como de *P. astreoides* (Fig. 8), lo que podría indicar que están sujetos a condiciones ambientales muy similares. Por otro lado, se destaca que el promedio anual de calcificación de *M. franksi* es muy parecido al de *P. astreoides* a pesar de que pertenecen a diferentes géneros y diferente estrategias de calcificación (Fig. 8).

Las tasas de calcificación de *Montastraea spp.* muestran una disminución del 20% en veinte años y *P. astreoides* 30% en una década; podemos suponer entonces que *P. astreoides* es más sensible al aumento de la TASO que *Montastraea spp.* en el Caribe mexicano ya que muestra un porcentaje menor de cambio en sus tasas de calcificación en un periodo de tiempo mayor que el que presenta *P. astreoides* registrados en este trabajo.

Aun que el porcentaje de cambio de *P. astreoides*, es mayor que las especies masivas del mismo género en la GBA presentados en los trabajos de Cooper *et al.* (2008) que reportan una caída del 20% en un periodo de tiempo de 16 años en arrecifes situados al norte de la GBA; De'ath y colaboradores (2009) a través de un gran número de arrecifes a través de toda la zona registran una caída del 14% a partir de 1990 y en el Arrecife Rib de la GBA presenta una caída del 20% en 13 años (Carricart-Ganivet *et al.* 2012), nuestros resultados muestran que no hay diferencias significativas en las pendientes en función de la

temperatura (Tabla 5, prueba de F, $P \leq 0.05$) entre *Montastraea spp.* y *P. astreoides* en ambos sitios de trabajo (Fig. 8); cabe destacar que *P. astreoides* también muestra una pendiente muy parecida con respecto a especies del mismo genero en la GBA (Carricart-Ganivet *et al.* 2012).

La caída de las pendientes de calcificación en relación con el aumento de la TASO en *P. astreoides* son más pronunciadas que las de *Montastraea spp.* lo cual podría indicar que la temperatura ejerce de manera diferente a nivel de género. En el caso de *Porites spp.* que invierte sus recursos de calcificación principalmente en extensión esquelética, podría afectar la habilidad de competir por espacio en el arrecife de *P. astreoides*; ya que la caída las tasas de calcificación de este género se correlacionan principalmente con la disminución de la extensión esquelética (Lough y Barnes 2000, Lough 2008); mientras que en *Montastraea spp.* podría provocar que los esqueletos de estas especies se tornen más susceptibles a la erosión física y biológica debido a que los recursos de calcificación en este genero se utilizan en el incrementando la densidad de su esqueleto, manteniendo la misma extensión esquelética aún bajo estrés térmico (Carricart-Ganivet 2004, 2011).

Los resultados de este trabajo muestra que las tasas de calcificación de las principales especies formadoras de arrecifes en el Caribe Mexicano han sufrido un gran impacto en las últimas dos décadas. La caída de tasas de calcificación de los corales hermatípicos compromete la acreción coralina provocando que los arrecifes coralinos se tornen más vulnerables a la erosión física y biológica (Hutchings 1986; Enochs y Manzello 2012); causando la pérdida de hábitats para miles de especies asociadas a este ecosistema (Wild *et al.* 2011) debido a la disminución significativa de la estructura y complejidad arrecifal (Alvares-Filip *et al.* 2011).

La pérdida de la complejidad estructural arrecifal en el Caribe se ha registrado desde principios de los ochentas con la muerte masiva de poblaciones de corales del genero *Acropora* (Aronson y Precht 2001). Este hecho dio lugar a que especies con menor crecimiento y complejidad como *Montastraea spp.* fueran los principales constructores arrecifales en el Caribe, seguido de *Agaricia spp.* y *Porites spp.*, corales de corta vida (Green *et al.* 2008) y crecimiento vertical más lento, según nuestros datos, dando como resultado,

arrecifes planos con menor complejidad estructural (Alvares-Filip *et al.* 2009, Green *et al.* 2008). Edmunds y Elahi (2007) registran la disminución de la cobertura de *Montastraea spp*, mientras que *P. astreoides* en la últimas décadas aumento su abundancia en el Caribe (Edmunds 2010), por lo que posiblemente se esté dando nuevamente un cambio en la composición estructural arrecifal actual en el Caribe (Green *et al.* 2008). De ser cierto, la forma de los arrecifes en el Caribe se vería totalmente comprometida; ya que al ser *P. astreoides* la principal especie que constituya y de forma a los arrecifes en el futuro en el Caribe estaría seriamente amenazada por el aumento de la TASO ya que dejaría de calcificar a finales del presente siglo según el modelo de temperatura propuesto por Carricart-Ganivet *et al.* (2012).

Además, este trabajo no considera factores fundamentales que podrían afectar las tasas de calcificación de los arrecifes coralinos por el aumento de la TASO como eventos masivos de blanqueamiento (Carrilli *et al.* 2009), aumento e incidencia de enfermedades coralinas (Harvell *et al.* 2007) e impactos antropogénicos locales que podrían llevar a reducir el umbral térmico de tolerancia de los arrecifes (Carrilli *et al.* 2010) haciéndolos aún más sensibles al aumento de la TASO.

En cuanto a la caída del Ω_{ara} , no se evidencio un claro efecto entre este parámetro y la disminución de las tasas de calcificación de los principales constructores de arrecifes en el Caribe mexicano. Desafortunadamente la cantidad de datos de calcificación asociados a la disminución de Ω_{ara} en este estudio (Tabla 6), son insuficientes para poder determinar si existe una influencia clara en las tasas de calcificación anual de las especies analizada; asimismo, al ser tan grande la resolución del modelo de Ω_{ara} en la zona, se pierde la precisión de la caracterización de sitios, debido principalmente a que no se ha interpretado adecuadamente las zonas costeras respecto a este parámetro (Glendhill *et al.* 2008). Por otro lado, bajo el modelo fisiológico de calcificación, la disminución en la disponibilidad de carbonatos en el agua de mar no se considera de manera primordial la causa de la disminución de las tasas de calcificación, sino otros factores como la disminución del pH y la disponibilidad de bicarbonato en agua de mar; además las oscilaciones interanuales del Ω_{ara} en el modelo que se utilizó rebasan las medias anuales en el Caribe o Glendhill *et al.* 2008).; por lo tanto, no se puede atribuir una clara asociación entre las tasas de calcificación de los

principales corales formadores de arrecifes, con la caída de Ω_{ara} en el Caribe Mexicano.

Algunos trabajos realizados en campo, sugieren la influencia de este parámetro como posible causa de la caída de las tasas de crecimiento de corales hermatípicos (Cooper *et al.* 2008, Bak *et al.* 2009, De'ath *et al.* 2009), sin embargo no muestran ninguna prueba evidente de dicha suposición. Jury y colaboradores (2010) consideran que el Ω_{ara} como único factor predictivo de las tasas de calcificación no es lo suficientemente robusto para atribuir los efectos de la acidificación del océano en el proceso de calcificación coralina y propone que se deben de considerar todos los elementos de la química de los carbonatos en las aguas superficiales del mar para poder determinar el verdadero efecto de la acidificación del océano en las especies de corales hermatípicos. Adicionalmente, se considera en el caso particular de *P. astreoides* una especie muy resistente a la disminución del Ω_{ara} , ya que se ha encontrado creciendo en ambientes naturales con valores muy bajos de saturación de carbonatos ($\Omega \sim 0.5$) y de pH (6.70–7.30) (Crook *et al.* 2011); lo que refuerza la suposición de este trabajo que plantea que la caída de Ω_{ara} no tiene efecto sobre esta especie y posiblemente sea el mismo caso para *Montastraea spp.*

Sin embargo, no se puede descartar un impacto más pronunciado de estos dos factores en el futuro, debido al continuo aumento de la TASO, 0.2°C por década, así como de la predicción de la caída de los valores de Ω_{ara} hasta niveles sub-óptimos ($<3 \Omega_{\text{ara}}$) (Guinotte *et al.* 2003) ya que podrían actuar de manera sinérgica causando el deterioro del estado de salud de los arrecifes coralinos en el Caribe.

Conclusiones

Los resultados de este trabajo muestra que las tasas de calcificación de tres de las principales especies formadoras de arrecifes en el Caribe Mexicano han sufrido un gran impacto en las últimas dos décadas; ya que se registro una disminución del 20% en veinte años en las tasas de calcificación de *Montastraea spp.* y de *P. astreoides* de un 30% en una década.

De acuerdo a los valores de correlación que se encontraron en este trabajo se puede considerar al aumento de la TASO como la principal causa de la caída de las tasas de calcificación de las tres principales especies formadores de arrecifes en el Caribe Mexicano.

La caída de las tasas de calcificación de *Porites astreoides* es más rápida que la de *Montastraea spp.*

De acuerdo con la caída del Ω_{ara} presente en las zonas de estudio y por la precisión y cantidad de datos obtenidos de este parámetro no se puede considerar que tenga un efecto en las tasas de calcificación de las principales especies formadoras de arrecifes en el Caribe.

De seguir la tendencia actual de la TASO en el futuro podrían tener un fuerte impacto sobre las tasas de calcificación de los principales constructores de arrecifes en el Caribe Mexicano.

Por otro lado, se tienen que hacer estudios más precisos considerando todas las especies químicas del carbono inorgánico disuelto para poder determinar el efecto de la acidificación oceánica en las tasas de calcificación de los corales hermatípicos del Caribe mexicano.

Literatura citada

- Alvarez-Filip L., S.M. Dulvy, N.K. Côté, A.R. Watkinson, J.A. Gill. 2011. Coral identity underpins architectural complexity on Caribbean reefs. *Ecological Applications*. 21: 2223–2231.
- Alvarez-Filip L., N.K. Dulvy, J.A. Gill, S.M. Côté, A.R. Watkinson. 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B*. 276: 3019-3025.
- Allemand D., E. Tambutté, D. Zoccola, S. Tambutté. 2011. Coral Calcification, Cells to Reefs in Dubinsky Z. and N. Stambler (Eds). *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Springer. doi 10.1007/978-94-007-0114-4.
- Aronson R.B. and W.F. Precht. 2001. White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia*. 460:25–38.
- Bak R.P.M., G. Nieuwland, E.H. Meesters. 2009. Coral growth rates revisited after 31 years : what is causing lower extension rates in *Acropora palmata*?. *Bulletin of Marine Science*. 84(3):287–294.
- Barnes D.J. and J.M. Lough 1996. Coral skeletons: storage and recovery of environmental information. *Global Change Biology*. 2:569-582.
- Barnes D.J. and J.M. Lough 1999. *Porites* growth characteristics in a changed environment: Misima Island, Papua New Guinea. *Coral Reefs*. 18:213-218.
- Baker A.C., P.W. Glynn, B. Rigel. 2008. Climate change and coral reef bleaching: An ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future Outlook. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 80:435-471.
- Bastidas C. and E. García 1999. Content on the Reef Coral *Porites astreoides*: an Evaluation of River Influence and 35 Years of Chronology. *Marine Pollution Bulletin*. 38(10):899-890.
- Bruckner A.W., R.J. Bruckner, E.H. Williams Jr. 1997. Spread of a black-band disease epizootic through the coral reef system in St. Ann's Bay, Jamaica. *Bulletin Marine Science*. 61:919-928.
- Bruno J.F., E.R. Selig, K.S. Casey, C.A. Page, B.L. Willis, C.D. Harvell, H. Sweatman, A.M. Melendy. 2007. Thermal Stress and Coral Cover as Drivers of Coral Disease Outbreaks. *PLoS Biol* 5(6) doi:10.1371/journal.pbio.0050124.
- Buddemeier R.W., D.R. Lane, J.A. Martinich. 2009. Modeling regional coral reef responses to global warming and changes in ocean chemistry: Caribbean case study. *Climatic Change*. doi 10.1007/s10584-011-0022-z.
- Buster N.A. and C.W. Holmes. 2006. Magnesium content within the skeletal architecture of the coral *Montastraea faveolata*: locations of brucite precipitation and implications to fine-scale data fluctuations. *Coral Reefs*. 25:243–253.
- Caldeira K. and M.E. Wickett. 2003. Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*. 425:365.
- Carricart-Ganivet J.P. 2004. Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 302: 249-260.
- Carricart-Ganivet J.P. 2011. Coral skeletal extension rate: an environmental signal or a subject to inaccuracies?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 405:73-79.
- Carricart-Ganivet J.P. and D.J. Barnes. 2007. Densitometry from digitized images of X-radiographs: Methodology for measurement of coral skeletal density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 344:67-72.
- Carricart-Ganivet J.P., A.U. Beltran-Torres, M. Merino, M.A. Ruiz-Zárate. 2000. Skeletal extensión, density and calcification rate of the building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) in the Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science*. 66:215-224.
- Carricart-Ganivet J.P., N. Cabanillas-Terán, I. Cruz-Ortega and P. Blanchon 2012. Sensitivity of Calcification to Thermal Stress Varies among Genera of Massive Reef-Building Corals. *PLoS One*.
- Carricart-Ganivet J.P. and M. Merino 2001. Growth responses of the reef building coral *Montastraea*

- annularis* along a gradient of continental influence in the southern Gulf of Mexico. *Bulletin Marine Science*. 68:133-146.
- Carricart-Ganivet J.P. and A.U. Beltrán-Torres 1998. Chinchorro Bank: A threatened Mexican Caribbean atoll. *Coral Reefs*. 17:36.
- Carilli J.E., R.D. Norris, B.A. Black, S.M. Walsh, M.McField. 2009. Local Stressors Reduce Coral Resilience to Bleaching.
- Carilli J.E., R.D. Norris, B.A. Black, S.M. Walsh, M. McField. 2010. Century-scale records of coral growth rates indicate that local stressors reduce coral thermal tolerance threshold. *Global Change Biology*. 16:1247-1257.
- Cervino J.M., R. Hayes, S.W. Polson, S.C. Polson, T.J. Goreau, R.J. Martinez, G.W. Smith. 2004. Relationship of *Vibrio* species infection and elevated temperatures to yellow blotch/band disease in Caribbean corals. *Applied Environmental Microbiology*. 70:6855-6864.
- Chávez E.A., E. Hidalgo 1987. The human impact on the coral reef environment in Mexico. *Proceedings of the Workshop México-Australia in Marine Science*. Mérida, México, 81-86 pp.
- Chornesky E.A. and E.C. Peters. 1987. Sexual reproduction and colony growth in the scleractinian coral *Porites astreoides*. *Biological Bulletin*. 172:161-177.
- Cohen A.L. and M. Holcomb. 2009. Why corals care about ocean acidification: Uncovering the mechanism. *Oceanography*. 22(4):118–127.
- Colombo-Pallotta M.F., A. Rodríguez-Román, R. Iglesias-Prieto. 2010. Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glycerol. *Coral Reefs*. 29:899–907.
- Cooper T.F., G. De'ath, K.E. Fabricius, J.M. Lough. 2008. Declining coral calcification in massive *Porites* in two near-shore regions on the northern Great Barrier Reef. *Global Change Biology*. 14:529-538.
- Crook E.D., D. Potts, M. Rebolledo-Vieyra, L. Hernandez, A. Paytan. 2011. Calcifying coral abundance near low-pH springs: implications for future ocean acidification. *Coral Reefs*. doi 10.1007/s00338-011-0839-y
- Cruz-Piñon G., J.P. Carricart-Ganivet, J. Espinoza-Avalos. 2003. Montly skeletal extension rates of hermatypic corals *Montastraea annularis* and *Montastraea faveolata*: biological and environmental controls. *Marine Biology*. 143:491-500.
- Dávalos-Dehullu E., H. Hernández- Arana, J.P. Carricart-Ganivet. 2008. On the causes of density banding in skeletons of corals of the genus *Montastrea*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 365:142-147.
- De'ath G., J.M. Lough, K.E. Fabricius. 2009. Declining coral calcification on the Great Barrier Reef. *Science*. 323:116-119.
- Desalvo M.K., C.R. Voolstra, S. Sunagawa, J.A. Schwarz, J.H. Stillman, M. A. Coffroth, A.M. Szmant, M. Medina. 2006. Differential gene expression during thermal stress and bleaching in the Caribbean coral *Montastraea faveolata*. *Molecular Ecology*. doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03879.x
- Dodge R.E. and G.W. Brass. 1984. Skeletal extension, density and calcification of the reef coral, *Montastrea annularis*: St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Bulletin Marine Science*. 34:288-307
- Dodge R.E. and J.R. Vaisnys. 1975. Hermatypic coral growth banding as environmental recorder. *Nature*. 258:706-708.
- Edmunds P.J. 2010. Population biology of *Porites astreoides* and *Diploria strigosa* on a shallow Caribbean reef. *Marine Ecology Progress Series*.
- Edmunds P.J. and R. Elahi. 2007. The Demographics of a 15-Year Decline in Cover of the Caribbean Reef Coral *Montastraea annularis*. *Ecological Monographs*. 77(1): 3-18.
- Elizalde-Rendón E.M., G. Horta-Puga, P. González-Díaz, J.P. Carricart-Ganivet. 2010. Growth characteristics of the reef-building coral *Porites astreoides* under different environmental conditions in the Western Atlantic. doi 10.1007/s00338-010-0604-7.
- Enochs I.C. and Manzello D.P. 2012. Responses of Cryptofaunal Species Richness and Trophic Potential to Coral Reef Habitat Degradation. *Diversity*. 4:94-104. doi:10.3390/d4010094.

- Fang L.S., Y-W.J Chen, C.-S. Chen 1989. Why does the white tip of stony coral grow so fast without zooxanthellae?. *Marine Biology*. 103:359-363.
- Furla P., D. Allemand, J.M. Shick, C. Ferrier-Page's, S. Richier, A. Plantivaux, P-L Merle, S. Tambutte'. 2005. The symbiotic anthozoan: A physiological chimera between alga and animal. *Integr Comp Biol* 45:595–604
- Gattuso J.P., M. Frankignoulle, I. Bourge, S. Romaine, R.W. Buddemeir. 1998. Effect of calcium carbonate saturation of seawater on coral calcification. *Global and Planetary Change*. 18: 37-46.
- Gledhill D.K., R. Wanninkhof, F.J. Millero, M. Eakin. 2008. Ocean acidification of the Great Caribbean Region 1996-2006. *Journal of Geophysical Research*. 113:1-11.
- Goreau T.F. 1959. The ecology of Jamaican coral reefs. I. Species composition and zonation. *Ecology*. 40:67-90.
- Goreau T.J. and H.A. MacFarlane. 1990. Reduced growth rate of *Montastrea annularis* following the 1987-1988 coral-bleaching event. *Coral Reefs*. 8:211-215.
- Green D.H., P.J. Edmunds, R.C. Carpenter. 2008. Increasing relative abundance of *Porites astreoides* on Caribbean reefs mediated by an overall decline in coral cover. *Marine Ecological Progress Series*. 359: 1-10.
- Guinotte J.M., R.W. Buddemeier, J.A. Kleypas. 2003. Future coral reef habitat marginality: Temporal and spatial effects of climate change in the Pacific basin. *Coral Reefs*. 22(4): 551– 558.
- Harvell D., E. Jordán-Dahlgren, S.M. Merkel, E. Rosenberg, L. Raymundo, G. Smith, E. Weil, B.L. Willis. 2007. Coral disease, environmental drivers, and the balance between coral and microbial associates. *Oceanography*. 20:172-195.
- Highsmith R.C., R.L. Lueptow, S.C. Schonberg. 1983. Growth and bioerosion of three massive corals on the Belize Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series*. 13:261-271.
- Hoegh-Guldberg O., P.J. Mumby, A.J. Hooten, R.S. Steneck, P. Greenfield, E. Gomez, C.D. Harvell, P.F. Sale, A.J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C.M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R.H. Bradbury, A. Dubi, M.E. Hatzilios. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*. 318:1737-1742.
- Hoegh-Guldberg O. 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine and Freshwater Research*. 50:839–866.
- Hoegh-Guldberg O., P.J. Mumby, A.J. Hooten, R.S. Steneck, P. Greenfield, E. Gomez, C.D. Harvell, P.F. Sale, A.J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C.M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R.H. Bradbury, A. Dubi, M.E. Hatzilios. 2007. Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science*. 318(5857):1737-1742.
- Horta-Puga G. and J.D. Carriquiry. 2008. Growth of the hermatypic *Montastraea cavernosa* in the Veracruz Reef System. *Ciencias Marinas*. 34:107-112.
- Howe S. and A.T. Marshall. 2002. Temperature effects on calcification rate and skeletal deposition in the temperate coral, *Plesiastrea versipora* (Lamarck). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 275:63-81.
- Hudson J.H. 1981. Growth rates in *Montastrea annularis*: A record of environmental change in Key Largo Coral Reef Marine Sanctuary, Florida. *Bulletin of Marine Science*. 31:444–459.
- Hughes T. 1987. Skeletal density and growth form of corals. *Marine Ecology Progress Series*. 35:259-266.
- Hutchings P.A. 1986. Biological destruction of coral reefs. *Coral Reefs*. 4:239-252.
- IPCC (2007) In: Solomon S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor, H.L. Miller Eds. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press. 396 pp.
- Jokiel P.L. and S.L. Coles. 1977. Effects of temperature on the mortality and Growth of Hawaiian reef corals. *Marine Biology*. 43:201-208.
- Jokiel P.L. and S.L. Coles. 1990. Response of Hawaiian and other Indo-Pacific reef corals to elevated temperature. *Coral Reefs*. 8:155-162.

- Jordán E. and M. Martin 1987. Chinchorro: Morphology and composition of a Caribbean atoll. *Atoll Research Bulletin*. 310:1-320.
- Jury C.P., R.F. Whitehead, A.M. Szmant. 2010. Effects of variations in carbonate chemistry on the calcification rates of *Madracis auretenra* (= *Madracis mirabilis* sensu Wells, 1973): bicarbonate concentrations best predict calcification rates. *Global Change Biology*. 16:1632–1644.
doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02057.x
- Kleypas J.A., R.W. Buddemeier, D. Archer, J.P. Gattuso, C. Langdon, B.N. Opdyke. 1999. Geochemical Consequences of Increased Atmospheric Carbon Dioxide on Coral Reefs. *Science*. 284:118–120.
- Knowlton N. and J.B.C. Jackson. 2008. Shifting baselines, local impacts, and global change on coral reefs. *PLoS Biol* 6(2): e54. doi:10.1371/journal.pbio.0060054
- Knutson D.W., R.W. Buddemeier, S.V. Smith. 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science*. 177:270-272.
- Langdon C., T. Takahashi, C. Sweeney, D. Chipman, J. Goddard, F. Marubini, H. Aceves, H. Barnett M. Atkinson. 2000. Effect of calcium carbonate saturation state on the calcification rate of an experimental coral reef. *Global Biogeochemical Cycles*. 14: 639-654.
- Langdon C., W. Broecker., D. Hammond, E. Glenn, K. Fitzsimmons, S.G Nelson, T.S. Peng, I. Hadjas, G. Bonani. 2003. Effect of elevated CO₂ on the community metabolism of an experimental coral reef. *Global Biogeochemical Cycles*. 17:1101–1114.
- Leclercq N., J.P. Gattuso, J. Jaubert. 2000. CO₂ partial pressure controls the calcification rate of coral community. *Global Change Biology*. 6:329-334.
- Leclercq, N. J. P. Gattuso, J. Jaubert. 2002. Primary production, respiration, and calcification of a coral reef mesocosm under increased CO₂ partial pressure. *Limnology and Oceanography*. 47: 558-564.
- Leder J.J., A.M. Szmant, P.K. Swart. 1991. The effect of prolonged "bleaching" on skeletal banding and stable isotopic composition in *Montastrea annularis*. *Coral Reefs*. 10:19-27
- Lesser M.P. 2011. Coral Bleaching: Causes and Mechanisms in Coral Reefs: An Ecosystem in Transition. Dubinsky Z. and N. Stambler. (Eds). *Coral Reefs*. Springer.
doi 10.1007/978-94-007-0114-4_23.
- Logan C.A. 2010. A review of ocean acidification and America's Response. *BioScience*. 60(10): 819-828.
- Lough J.M. 2008. Coral calcification from skeletal records revisited. *Marine Ecology Progress Series*. 373:257–264.
- Lough J.M., D.J. Barnes. 1992. Comparisons of skeletal density variations in *Porites* from the central Great Barrier Reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 155:1-25.
- Lough J.M., D.J. Barnes. 1997. Several centuries of variation in skeletal extension, density and calcification in massive *Porites* colonies from the Great Barrier Reef: A proxy for seawater temperature and a background of variability against which to identify unnatural change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 211:29-67.
- Lough J.M., D.J. Barnes. 2000. Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 245:225-243.
- Mallela J, C.T. Perry. 2007. Calcium carbonate budgets for two coral reefs affected by different terrestrial runoff regimes, Rio Bueno, Jamaica. *Coral Reefs*. 26:129–145.
- Marubini F., B. Thake. 1999. Bicarbonate addition promotes coral growth. *Limnology and Oceanography*. 44 (3):716–720.
- Marubini F., C. Ferrier-Pages, J.P. Cuif. 2003. Suppression of skeletal growth in scleractinian corals by decreasing ambient carbonate-ion concentration: a cross-family comparison. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*. 270: 179-184.
- Marshall A. and P. Clode. 2004. Calcification rate and the effect of temperature in a zooxanthellate and an azooxanthellate scleractinian reef coral. *Coral Reefs*. 23:218-224.
- McWilliams J.P., A.G. Jennifer, J.S. William, R.W. Andrew. 2005. Accelerating Impacts of Temperature-Induced Coral Bleaching in the Caribbean. *Ecology*. 86(8):2055-2060.

- Merino M., S. Czitrom, E. Jordan, E. Martin, P. Thome, O. Moreno. 1990. Hydrology and rain flushing of the Nichupte Lagoon system, Cancun, Mexico. *Estuarine Coastal Shelf Science*. 30: 223-237.
- Moberg F. and C. Folke. 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*. 29: 215-233.
- Morse J.W. and F.T. Mackenzie 1990. *Geochemistry of Sedimentary Carbonates*. Elsevier Science Publisher B. V. Amsterdam, The Netherlands. pp. 179-238.
- Ohde S. and R. Van Woesik. 1999. Carbon dioxide flux and metabolic processes of a coral reef, Okinawa. *Bulletin of Marine Science*. 65(2): 559-576.
- Orr J.C., V.J. Olivier, A.L. Bopp, S.C. Doney, R.A. Feely, A. Gnanadesikan, N. Gruber, A. Ishida, F. Joos, R.M. Key, K. Lindsay, E. Maier-Reimer, R. Matear, P. Monfray, A. Mouchet, R.G. Najjar, G.K. Plattner, K.B. Rodgers, C.L. Sabine, J.L. Sarmiento., R. Schlitzer, R.D. Slater, I.J. Totterdell, M.F. Weirig, Y. Yamanaka., A. Yool. 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*. 437: 681-686.
- Pelejero C., E. Calvo, M.T. McCulloch, J.F. Marshall, M.K. Gagan, J.M. Lough, B.N. Opdyke. 2005. Preindustrial to Modern Interdecadal Variability in Coral Reef pH. *Nature*. 309:2004-2007.
- Peñaflo E.L., W.J. Kirving, A.E. Strong, S.F. Heron, L.T. David 2009. Sea-surface temperature and thermal stress in the Coral Triangle over the past two decades. *Coral reefs*. 28:841-850.
- Porter J.W., W.K. Fitt, W.J. Spero, C.S. Rogers, M.W. White. 1989. Bleaching in reef corals: physiological and stable isotopic responses. *Proceeding of the National Academy of Science*. 86:9342-9346.
- Rayner N.A, D.E Parker, E.B Horton, C.K Folland, L.V Alexander, D.P Rowell, E.C Kent, A. Kaplan 2003. Global analyses of sea surface temperature, sea ice, and night marine air temperature since the late nineteenth century. *Journal Geophysical Research*. 108:4407.
- Reynaud S., N. Leclercq, S. Romaine-Lioud, C. Ferrier-Pagès, J. Jaubert, J.P. Gattuso. 2003. Interacting effects of CO₂ partial pressure and temperature on photosynthesis and calcification in a scleractinian coral. *Global change Biology*. 9:1660-1668.
- Sosa-Cordero E. 1994. Principales pesquerías del sur de Quintana Roo: Evolución reciente, avances y perspectivas. En: Yañes-Arancibia A (ed) *Recursos faunísticos del litoral de la Península de Yucatán*. Universidad Autónoma de Campeche, México. EPOMEX Serie Científica. 2:57-73.
- Sosa-Cordero E., A. Medina-Quej, A. Ramírez-González, M. Domínguez-Viveros, W. Aguilar-Dávila 1993. Invertebrados marinos explotados en Quintana Roo. En: Salazar-Vallejo SI, González NE (eds) *Biodiversidad Marina y Costera de México*. Comisión Nacional de Biodiversidad y CIQRO, México. 709-734 pp.
- Tanzil J.T.I., B.E. Brown, A.W. Tudhope, R.P. Dunne. 2009. Decline in skeletal growth of the coral *Porites lutea* from the Adaman Sea, South Thailand between 1984 and 2005. *Coral Reefs*. 28:519-528.
- Tyrrel T. 2008. Calcium carbonate cycling in future oceans and its influence on future climates. *Journal of Plankton Research*. 30:141-156.
- Tomascik T. 1990. Growth rates of two morphotypes of *Montastrea annularis* along a eutrophication gradient, Barbados, W.I. *Marine Pollution Bulletin*. 21:376-381.
- Vega-Zepeda A., H. Hernández-Arana, J.P. Carricart-Ganivet 2007. Spatial and size-frequency distribution of *Acropora* (Cnidaria: Scleractinia) species in Chinchorro Bank, Mexican Caribbean: implications for management. *Coral Reefs*. 26:671-676.
- Veron J.E.N., O. Hoegh-Guldberg, T.M. Lenton, J.M. Lough, D.O. Obura, P. Pearce-Kelly, C.R.C. Sheppard, M. Spalding, M.G. Stafford-Smith, A.D. Rogers. 2009. The coral reef crisis: The critical importance of <350 ppm CO₂. *Marine Pollution Bulletin*. 58: 1428-1436.
- Weis V.M. and D. Allemand. 2009. What Determines Coral Health?. *Science*. 324:1153-1155.
- Wild C., O. Hoegh-Guldberg, M.S. Naumann, M.F. Colombo-Pallotta, M. Ateweberhan, W.K. Fitt, R. Iglesias-Prieto, C. Palmer, J.C. Bythell, J.C. Ortiz, Y. Loya, R. Woesik. 2011. Climate change impedes scleractinian corals as primary reef ecosystem engineers. *Marine and Freshwater Research*. 62:205-215.

- Wolf-Gladrow D.A., U. Riebesell, S. Burkhardt, J. Bijma 1999. Direct effects of CO₂ concentration on growth and isotopic composition of marine plankton. *Tellus*. 51: 461-476.
- Wórum F.P., J.P Carricart-Ganivet, L. Benson, D. Golicher. 2007. Simulation and observations of annual density banding in skeletons of *Montastraea* (Cnidaria : Scleractinia) growing under thermal stress associated with ocean warming. *Limnology and Oceanography*. 52: 2317-2323.

Anexo 1

Montastraea faveolata creciendo en Chinchorro

Promedio anual de las tasas de extensión (cm año⁻¹) y desviación estándar (DE).

Año	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M11	Promedio	DE
2009	0.60	0.53	0.67	0.90	1.10	1.20	0.80	0.87	0.53	0.77	0.80	±0.22
2008	1.10	0.50	0.87	0.63	1.07	0.97	1.20	0.67	0.80	0.70	0.85	±0.22
2007	0.50	0.87	0.97	0.60	0.63	1.03	0.90	0.67	0.93	0.73	0.78	±0.17
2006	0.70	0.57	0.83	1.00	1.47	0.93	0.50	0.43	0.63	0.60	0.77	±0.29
2005	0.87	0.47	1.07	0.93	0.80	1.03	0.53	0.77	0.73	0.93	0.81	±0.19
2004	0.53	0.83	0.90	0.87	0.73	0.87	1.07	0.77	0.67	0.97	0.82	±0.14
2003	0.57	0.60	1.10	1.20	1.27	0.90	0.97	0.73	0.87	0.57	0.88	±0.25
2002	0.90	0.80	0.87	0.40	0.87	0.96	0.80	0.53	0.83	1.00	0.80	±0.18
2001	0.50	0.63	0.60	0.73	1.17	0.96	0.50	0.73	0.83	0.93	0.76	±0.20
2000	0.93	0.63	1.23	0.80	1.07	0.80	0.60	0.70	0.63	0.70	0.81	±0.20
1999	0.70	0.67	0.86	0.67	0.87	0.98	1.00	0.73	0.80	0.73	0.80	±0.12
1998	0.40	0.60	0.50	0.60	1.10	1.08	0.57	0.73	0.73	0.57	0.69	±0.22
1997	1.37	0.60	1.06	0.70	1.30	1.09	0.83	0.57	0.57	0.97	0.91	±0.28
1996	0.60	0.50	0.66	0.70	0.93	0.77	0.67	0.76	0.63	0.83	0.71	±0.12
1995	0.53	0.83	0.90	0.83	0.93	1.20	0.50	0.79	0.67	0.77	0.80	±0.19
1994	0.37	0.90	1.01	0.90	1.03	1.07	0.90	0.39	0.87	0.93	0.84	±0.24
1993	0.80	0.87	0.81	1.00	1.13	0.93	0.90	0.82	1.07	1.40	0.97	±0.18
1992	0.83	0.77	0.97	0.73	0.73	0.97	0.93	0.57	0.67	0.70	0.79	±0.13
1991	0.83	0.67	1.28	0.70	0.90	0.93	0.93	0.80	0.57	1.40	0.90	±0.25
1990	0.87	1.00	0.81	1.02		0.57	0.57	0.37	0.54	1.03	0.75	±0.23
1989	0.33	0.90	1.47	0.87		1.00	0.60	0.73	1.12	1.13	0.91	±0.31
1988	0.47	1.03	1.05	0.70			0.47	1.13	0.66	0.90	0.80	±0.25
1987	0.47	0.77	0.76	0.53			1.07	0.77	0.62	1.16	0.77	±0.23
1986	1.03	0.67	0.76	0.99			0.93	0.87	1.32	0.70	0.91	±0.20
1985	1.07	0.93	0.53	0.38			0.97	0.73	0.97	0.93	0.81	±0.23

Promedio anual de las tasas de densidad (g CaCO₃ cm⁻³) y desviación estándar (DE)

Año	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M11	Promedio	DE
2009	1.20	1.35	1.26	1.60	1.23	1.08	0.88	1.26	1.08	1.11	1.20	±0.18
2008	1.17	1.24	1.26	1.46	1.18	1.05	0.64	1.31	1.03	1.02	1.14	±0.21
2007	1.36	1.06	1.29	1.13	1.23	0.93	1.00	1.33	1.07	0.96	1.14	±0.15
2006	1.29	1.13	1.21	1.01	1.23	0.83	1.19	1.25	1.21	1.01	1.14	±0.14
2005	1.19	1.27	1.46	1.04	1.26	1.13	1.15	1.23	1.46	1.09	1.23	±0.13
2004	1.31	1.11	1.59	1.00	1.14	1.03	0.95	1.37	1.36	0.99	1.18	±0.20
2003	1.31	1.24	1.46	1.03	1.12	1.05	1.09	1.40	1.23	1.19	1.21	±0.14
2002	1.27	1.17	1.27	1.22	1.08	0.88	0.93	1.34	1.25	1.25	1.17	±0.15
2001	1.41	1.39	1.15	1.15	1.04	1.18	1.11	1.36	1.36	1.45	1.26	±0.14
2000	1.17	1.30	1.09	1.09	1.08	1.28	1.10	1.19	1.49	1.45	1.22	±0.14
1999	1.16	1.40	1.33	1.17	1.06	1.06	0.92	1.17	1.32	1.33	1.19	±0.15
1998	1.26	1.32	1.46	1.19	0.97	1.12	1.08	1.23	1.41	1.13	1.22	±0.14
1997	1.16	1.32	1.39	1.19	1.06	1.21	1.06	1.30	1.52	1.53	1.27	±0.16
1996	1.25	1.33	1.26	1.13	1.15	1.19	1.07	1.25	1.47	1.47	1.26	±0.13
1995	1.29	1.16	1.19	1.10	1.19	1.12	1.14	1.28	1.38	1.04	1.19	±0.10
1994	1.29	1.12	1.20	1.08	1.17	1.18	0.91	1.15	1.29	1.28	1.17	±0.11
1993	1.22	1.14	1.23	1.08	1.05	1.12	0.99	1.07	1.31	1.25	1.15	±0.10
1992	1.19	1.15	1.12	1.17	1.03	1.12	1.02	1.07	1.36	1.42	1.16	±0.13
1991	1.19	1.27	1.08	1.13	0.90	1.05	0.99	1.06	1.27	1.44	1.14	±0.15
1990	1.14	1.27	1.08	1.07		1.16	1.17	1.51	1.36	1.42	1.24	±0.15
1989	1.01	1.29	1.11	1.05		1.17	1.16	1.49	1.38	1.32	1.22	±0.15
1988	1.08	1.12	1.07	1.18			1.18	1.30	1.35	1.38	1.21	±0.11
1987	1.16	1.16	1.10	1.24			0.90	1.19	1.33	1.44	1.19	±0.15
1986	1.08	1.28	1.02	1.26			1.08	1.19	1.34	1.67	1.24	±0.19
1985	0.98	1.21	0.99	1.37			1.01	1.21	1.39	1.66	1.23	±0.22

Porites astreoides creciendo en Chinchorro

Promedio anual de las tasas de extensión (cm año⁻¹) y desviación estándar (DE).

Año	Pa1	Pa2	Pa5	Pa6	Promedio	DE
2009	0.42	0.39	0.49	0.42	0.43	±0.04
2008	0.39	0.53	0.35	0.42	0.42	±0.08
2007	0.39	0.71	0.46	0.42	0.49	±0.14
2006	0.42	0.53	0.53	0.42	0.48	±0.06
2005	0.56	0.64	0.42	0.49	0.53	±0.09
2004	0.56	0.53	0.46	0.35	0.48	±0.09
2003	0.53	0.60	0.53	0.49	0.54	±0.04
2002	0.49	0.56	0.42	0.39	0.47	±0.08
2001	0.56	0.78	0.56	0.60	0.63	±0.10
2000		0.46	0.42	0.64	0.51	±0.11
1999			0.42	0.42	0.42	±0.00
1998				0.56	0.56	±0.00

Promedio anual de las tasas de densidad ($\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$) y desviación estándar (DE)

Año	Pa1	Pa2	Pa5	Pa6	Promedio	DE
2009	1.78	1.53	1.53	1.66	1.62	± 0.12
2008	1.73	1.51	1.50	1.64	1.59	± 0.11
2007	1.77	1.47	1.51	1.66	1.60	± 0.14
2006	1.73	1.49	1.55	1.67	1.61	± 0.11
2005	1.72	1.52	1.56	1.67	1.61	± 0.09
2004	1.72	1.54	1.56	1.66	1.62	± 0.08
2003	1.72	1.53	1.59	1.71	1.64	± 0.09
2002	1.69	1.53	1.57	1.71	1.62	± 0.09
2001	1.66	1.50	1.57	1.68	1.60	± 0.09
2000		1.47	1.57	1.70	1.58	± 0.11
1999			1.56	1.73	1.65	± 0.12
1998				1.79	1.79	± 0.00

Montastraea faveolata creciendo en Mahahual

Promedio anual de las tasas de extensión (cm año⁻¹) y desviación estándar (DE).

Año	m11	m12	m22	Promedio	DE
2003	0.76	0.98	0.59	0.78	±0.16
2002	0.72	0.98	0.59	0.77	±0.16
2001	0.65	0.46	0.63	0.58	±0.09
2000	1.03	0.67	0.63	0.78	±0.18
1999	0.55	0.88	0.70	0.71	±0.13
1998	0.69	1.12	0.63	0.81	±0.22
1997	0.86	0.88	0.77	0.84	±0.05
1996	0.86	0.67	0.73	0.75	±0.08
1995	0.79	1.09	0.70	0.86	±0.17
1994	0.69	1.09	0.66	0.81	±0.20
1993	0.83	0.98	0.63	0.81	±0.15
1992	0.90	1.16	1.15	1.07	±0.12
1991	0.69	0.84	0.87	0.80	±0.08
1990	0.79	0.98	1.01	0.93	±0.10
1989	0.76	0.98	1.08	0.94	±0.13
1988	0.76	1.02	0.87	0.88	±0.11
1987	0.62	1.34	0.91	0.95	±0.29
1986	0.76	1.23	1.05	1.01	±0.19
1985	0.62	1.12	1.05	0.93	±0.22
1984	0.79	1.12	0.98	0.96	±0.14
1983	0.96		0.91	0.94	±0.03
1982	0.52		1.08	0.80	±0.28
1981	0.79		0.84	0.81	±0.02
1980	0.79		0.73	0.76	±0.03
1979	0.76		1.12	0.94	±0.18
1978	0.72		0.91	0.81	±0.09
1977	0.86		1.25	1.06	±0.20

Promedio anual de las tasas de densidad ($\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$) y desviación estándar (DE)

Año	m11	m12	m22	Promedio	DE
2003	1.24	1.08	1.30	1.21	± 0.10
2002	1.32	1.24	1.34	1.30	± 0.04
2001	1.44	1.16	1.37	1.32	± 0.12
2000	1.31	1.11	1.36	1.26	± 0.11
1999	1.28	1.06	1.33	1.22	± 0.12
1998	1.26	1.15	1.41	1.28	± 0.11
1997	1.11	0.85	1.29	1.08	± 0.18
1996	1.10	0.73	1.32	1.05	± 0.24
1995	1.17	0.85	1.38	1.13	± 0.22
1994	1.21	1.00	1.36	1.19	± 0.15
1993	1.19	1.06	1.39	1.21	± 0.14
1992	1.18	1.07	1.38	1.21	± 0.13
1991	1.25	1.00	1.23	1.16	± 0.11
1990	1.24	0.97	1.02	1.08	± 0.12
1989	1.24	0.86	1.01	1.03	± 0.16
1988	1.26	0.84	1.27	1.12	± 0.20
1987	1.28	0.91	1.26	1.15	± 0.17
1986	1.25	0.91	1.12	1.09	± 0.14
1985	1.22	0.92	1.13	1.09	± 0.12
1984	1.18	0.20	1.15	0.84	± 0.45
1983	1.12		1.19	1.15	± 0.03
1982	1.19		1.09	1.14	± 0.05
1981	1.18		1.10	1.14	± 0.04
1980	1.14		1.18	1.16	± 0.02
1979	1.18		1.02	1.10	± 0.08
1978	1.24		1.06	1.15	± 0.09
1977	1.18		1.06	1.12	± 0.06

Montastraea franksi creciendo en Mahahual

Promedio anual de las tasas de extensión (cm año⁻¹) y desviación estándar (DE).

año	m13	m23	Promedio	DE
2003	1.13	0.66	0.90	±0.24
2002	1.10	0.66	0.88	±0.22
2001	0.62	0.49	0.55	±0.07
2000	1.03	0.98	1.00	±0.03
1999	1.27	0.73	1.00	±0.27
1998	1.20	0.56	0.88	±0.32
1997	1.13	1.22	1.18	±0.04
1996	1.13	0.91	1.02	±0.11
1995	1.34	0.87	1.10	±0.23
1994	1.37	0.73	1.05	±0.32
1993	0.75	0.77	0.76	±0.01
1992	1.44	0.59	1.02	±0.43
1991	1.13	0.59	0.86	±0.27
1990	0.69	0.63	0.66	±0.03
1989	1.37	0.77	1.07	±0.30
1988	1.27	1.15	1.21	±0.06
1987	1.34	0.59	0.97	±0.37
1986	0.86	0.94	0.90	±0.04
1985	1.54	0.84	1.19	±0.35
1984	1.20	0.56	0.88	±0.32
1983	1.03	0.63	0.83	±0.20
1982	0.93	0.84	0.88	±0.05
1981	1.10	0.84	0.97	±0.13
1980	0.72	0.70	0.71	±0.01
1979	1.27		1.27	±0.00
1978	1.06		1.06	±0.00
1977	1.03		1.03	±0.00

Promedio anual de las tasas de densidad ($\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$) y desviación estándar (DE)

año	m13	m23	Promedio	DE
2003	0.81	1.27	1.04	±0.23
2002	0.84	1.24	1.04	±0.20
2001	0.95	1.15	1.05	±0.10
2000	0.90	1.13	1.02	±0.11
1999	0.83	1.13	0.98	±0.15
1998	0.89	1.11	1.00	±0.11
1997	0.83	0.87	0.85	±0.02
1996	0.69	0.93	0.81	±0.12
1995	0.64	1.14	0.89	±0.25
1994	0.63	1.11	0.87	±0.24
1993	0.76	1.17	0.96	±0.20
1992	0.76	1.27	1.02	±0.26
1991	0.72	1.33	1.03	±0.31
1990	0.77	1.31	1.04	±0.27
1989	0.71	1.12	0.92	±0.20
1988	0.68	1.05	0.86	±0.19
1987	0.58	1.18	0.88	±0.30
1986	0.70	1.26	0.98	±0.28
1985	0.72	1.28	1.00	±0.28
1984	0.65	1.29	0.97	±0.32
1983	0.71	1.24	0.98	±0.26
1982	0.81	1.18	0.99	±0.18
1981	0.70	1.17	0.94	±0.23
1980	0.75	1.17	0.96	±0.21
1979	0.65		0.65	±0.00
1978	0.57		0.57	±0.00
1977	0.53		0.53	±0.00

Porites astreoides creciendo en Mahahual

Promedio anual de las tasas de extensión (cm año⁻¹) y desviación estándar (DE).

Año	pm2	pm6	pm9	pm11	pm12	Promedio	DE
2006	0.34	0.58	0.44	0.41	0.71	0.50	±0.13
2005	0.44	0.41	0.56	0.47	0.58	0.49	±0.07
2004	0.48	0.41			0.92	0.60	±0.23
2003	0.44	0.44			0.31	0.40	±0.06
2002	0.58	0.44			0.61	0.54	±0.07
2001	0.48	0.44			0.37	0.43	±0.04
2000	0.44	0.44			0.61	0.50	±0.08
1999	0.44	0.41			0.58	0.48	±0.07
1998		0.41			0.54	0.48	±0.07
1997		0.44			0.41	0.42	±0.02
1996		0.31			0.85	0.58	±0.27

Promedio anual de las tasas de densidad ($\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$) y desviación estándar (DE)

Año	pm2	pm6	pm9	pm11	pm12	Promedio	DE
2006	1.84	1.86	1.70	1.78	1.47	1.73	± 0.14
2005	1.77	1.84	1.75	1.80	1.50	1.73	± 0.12
2004	1.79	1.86			1.51	1.72	± 0.15
2003	1.79	1.96			1.61	1.79	± 0.14
2002	1.67	1.91			1.62	1.73	± 0.13
2001	1.72	1.90			1.61	1.75	± 0.12
2000	1.77	1.86			1.55	1.73	± 0.13
1999	1.79	1.74			1.52	1.68	± 0.12
1998		1.76			1.51	1.64	± 0.12
1997		1.79			1.55	1.67	± 0.12
1996		1.84			1.57	1.71	± 0.13

Anexo 2

Promedio mensual y anual con desviación estándar anual (DE) de la temperatura (°C) de las aguas superficiales del océano correspondientes a Banco Chinchorro (18°30' N, 87°20'W) proporcionados por Hadley Centre Sea ice and SST.

Año	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sept	Oct	Nov	Dic	Promedio	D.E.
2009	26.41	26.28	26.36	27.18	28.25	29.14	29.46	29.48	30.07	29.94	28.73	27.64	28.07	±1.39
2008	27.33	27.37	27.67	27.77	27.88	28.57	28.79	29.52	29.93	29.24	27.94	26.97	28.44	±0.89
2007	27.17	27.20	27.02	27.68	28.68	29.28	29.27	29.78	29.33	29.60	28.70	28.18	28.40	±1.01
2006	26.20	26.44	26.26	27.26	27.84	28.32	28.81	29.44	29.58	29.34	28.38	27.64	27.82	±1.19
2005	26.40	26.30	26.26	27.12	28.20	28.90	29.12	29.41	29.42	28.81	27.72	27.18	28.01	±1.25
2004	26.74	26.74	26.63	27.34	27.77	28.81	28.95	29.42	29.63	29.11	28.50	27.40	28.15	±1.14
2003	26.58	26.45	26.76	27.40	28.01	28.54	28.78	29.26	29.86	29.42	28.81	27.59	28.15	±1.20
2002	27.20	26.80	26.83	27.91	28.09	28.75	28.72	28.85	29.45	29.78	28.65	27.67	28.18	±0.92
2001	26.60	26.53	26.62	26.86	27.83	29.14	28.73	29.60	29.40	29.45	28.38	27.77	27.95	±1.16
2000	25.98	25.73	26.30	27.03	27.53	28.44	29.07	29.15	29.38	28.77	28.02	27.27	27.65	±1.33
1999	26.80	26.50	26.61	27.61	28.14	28.61	27.95	28.52	29.46	28.97	27.56	26.60	27.92	±0.95
1998	27.06	27.17	26.57	27.30	27.86	28.81	29.16	29.83	29.74	29.13	28.03	27.73	28.19	±1.07
1997	27.42	27.12	26.79	27.46	28.58	28.73	28.93	29.26	28.82	28.74	28.17	27.90	28.11	±0.86
1996	26.60	26.24	26.57	26.94	27.68	28.41	28.48	28.97	29.39	28.96	27.97	27.29	27.88	±1.07
1995	25.93	25.72	26.50	27.47	28.05	28.83	28.99	29.02	29.35	28.90	28.52	27.84	27.83	±1.25
1994	26.63	26.49	26.37	27.21	27.86	28.38	27.93	28.46	28.69	28.78	27.96	27.39	27.70	±0.89
1993	26.98	26.58	26.50	27.09	27.78	28.28	28.49	29.03	29.22	28.96	28.20	27.20	27.83	±0.92
1992	26.19	26.44	26.50	27.27	27.47	28.20	28.36	28.49	28.86	28.59	27.96	27.40	27.64	±0.95
1991	27.23	27.06	27.11	27.50	28.13	28.66	28.66	29.12	29.12	28.79	28.08	27.03	28.07	±0.85
1990	26.88	26.55	26.50	27.42	27.71	28.44	28.95	29.21	29.32	29.22	27.87	27.18	28.00	±1.01
1989	26.48	26.12	26.17	27.04	27.61	28.21	28.55	28.85	28.89	28.82	28.44	27.74	27.63	±1.02
1988	26.71	26.28	26.64	27.21	27.71	28.56	29.07	29.37	29.35	28.58	27.77	27.24	27.95	±1.10
1987	27.06	26.66	26.83	27.55	28.22	28.64	29.36	29.32	29.39	28.91	27.98	27.58	28.16	±1.00
1986	26.62	26.48	26.41	27.22	27.68	28.34	28.55	28.82	29.12	28.81	28.41	27.63	27.72	±0.95
1985	26.41	26.17	26.43	27.09	27.86	28.69	28.71	28.98	29.22	28.61	27.53	27.30	27.74	±1.09
1984	27.36	26.46	26.38	26.92	27.78	28.03	28.20	28.48	28.71	28.42	27.93	26.99	27.88	±0.94
1983	27.56	26.94	27.20	28.09	28.57	29.64	29.34	29.84	30.01	29.47	28.62	28.17	28.59	±1.09
1982	28.10	27.91	27.28	27.94	28.65	29.81	28.75	28.94	29.77	29.63	28.53	27.67	28.72	±0.89
1981	27.61	27.29	27.52	28.01	29.65	29.82	30.59	30.19	29.97	30.11	29.24	28.08	28.99	±1.18
1980	28.71	27.52	28.17	28.45	29.37	29.60	29.70	29.49	30.04	29.92	28.94	28.31	29.16	±0.86
1979	27.33	27.25	27.67	28.29	28.99	29.37	29.68	29.83	30.47	30.63	29.42	28.80	28.70	±1.04
1978	27.27	26.58	27.02	27.30	28.73	29.07	29.60	29.75	29.13	29.12	28.47	27.90	28.29	±1.05
1977	27.55	27.45	27.62	27.47	28.43	29.26	29.82	29.87	29.53	28.76	28.17	28.06	28.56	±1.07

Anexo 3

Promedio mensual y anual con desviación estándar anual (DE) de los valores de Ω_{ara} correspondientes a Banco Chinchorro y Mahahual (18° N, 87.5° O) proporcionados por Ocean Acidification Product Suite (OAPS, v0.5)

Año	ene	feb	mar	abr	may	jun	jul	ago	sep	oct	nov	dic	Promedio	DE
2003											4.04	3.98	4.01	±0.046
2004	3.96	3.94	3.95	3.98	4.00	4.03	4.04	4.07	4.10	4.08	4.04	4.01	4.01	±0.052
2005	3.95	3.91	3.93	3.98	4.02	4.04	4.05	4.04	4.08	4.05	4.00	3.95	4.00	±0.055
2006	3.92	3.91	3.91	3.94	4.00	4.01	4.00	4.03	4.07	4.05	4.00	3.95	3.98	±0.054
2007	3.93	3.93	3.92	3.96	4.00	4.03	4.03	4.03	4.05	4.04	3.99	3.95	3.99	±0.048
2008	3.93	3.91	3.91	3.94	3.99	3.99	4.00	4.04	4.06	4.00	3.94	3.86	3.96	±0.060
2009	3.83	3.81	3.82	3.87	3.93	3.97	3.97	4.00	4.02	4.00	3.96	3.91	3.92	±0.074
2010	3.83	3.85	3.83	3.88	3.93	3.96	3.96	3.99	4.01	3.96			3.92	±0.069