



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

REGISTROS AMBIENTALES DURANTE EL ANTROPOCENO EN EL CORAL HERMATÍPICO
***Orbicella faveolata* EN EL ARRECIFE DE PUERTO MORELOS, CARIBE MEXICANO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

SERGUEI DAMIÁN RICO ESENARO

TUTORES PRINCIPALES:

DR. JOAN ALBERT SÁNCHEZ CABEZA
UNAM, ICMyL

DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET
UNAM, ICMyL

COMITÉ TUTOR:

DR. ROBERTO IGLESIAS PRIETO
PENNSYLVANIA STATE UNIVERSITY

DR. PAUL BLANCHON
UNAM, ICMyL

DR. CARLOS GREEN RUIZ
UNAM, ICMyL

CD. MX., MARZO, 2021



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.



**REGISTROS AMBIENTALES DURANTE EL
ANTROPOCENO EN EL CORAL HERMATÍPICO *Orbicella
faveolata* EN EL ARRECIFE DE PUERTO MORELOS,
CARIBE MEXICANO**

Tesis para la obtención del grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS

que presenta el alumno:

Serguei Damián Rico Esenaro

Directores de Tesis:

Dr. Joan Albert Sánchez Cabeza

Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet

Comité Tutorial:

Dr. Roberto Iglesias Prieto

Dr. Paul Blanchon

Dr. Carlos Green Ruiz

CIUDAD DE MÉXICO, MARZO 2021

A Martha Signoret Poillon... “Medu”.



Ilustración: Diana Alvarado Padilla

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México.

A mis directores de tesis Dr. Joan Albert Sánchez Cabeza y Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet por la confianza depositada en mi persona para desarrollar este proyecto y por su apoyo incondicional. Su acertada dirección y orientación en el proceso de investigación serán, sin duda, un pilar de suma importancia a que ha contribuido a mi formación académica y una perspectiva con calidad humana y honestidad, cualidades indispensables para ser un buen científico.

A los miembros del jurado Dr. Roberto Iglesias Prieto, Dr. Paul Blanchon y Dr. Carlos Green Ruiz por haber acompañado en la tutoría de este proyecto y contribuir oportunamente con sus conocimientos y experiencia su acertada participación ha sido una guía indispensable en la aplicación correcta del método científico y la interpretación de resultados fomentando siempre una opinión crítica.

La presente investigación fue apoyada y financiada por las siguientes instituciones a las que brindo un agradecimiento especial:

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología.

A la Beca Nacional otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) CVU: 448526/271239.

A la Organización Internacional de Energía Atómica, por la oportunidad de participar en el proyecto IAEA-RLA7020 Establecimiento de una red de observaciones en el Caribe para evaluar la acidificación de los océanos y su impacto en las floraciones de algas nocivas, a través del uso de técnicas nucleares e isotópicas.

A los proyectos CONACyT:

- Impactos del Cambio Climático y Global en zonas costeras de México, CONACYT PDCPN-2013-01-214349.
- Corales hermatípicos como archivos naturales de cambios climáticos en el Caribe Mexicano, CONACYT-CNR 277942.
- Observatorios costeros y registros ambientales de la acidificación de los mares mexicanos, CONACYT-SEMARNAT-2016-01-278634.

Un especial reconocimiento a los investigadores: Ana Carolina Ruiz-Fernández, Paolo Montagna, Paul Blanchon, Eric Douville, Patricia Thomé, Brigitta Van Toussenbroek, José Corcho, Marco Tavianni, por haber contado en todo momento con su apoyo, asesoría, colaboración y motivación incondicional para la conclusión de este trabajo.

Se agradece al Servicio Académico de Monitoreo Meteorológico y Oceanográfico (SAMMO) de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales Puerto Morelos (USAPM) del ICML de la UNAM por los datos brindados para la elaboración de esta investigación, en especial al M. en C. José Edgar Escalante Mancera y M. en I. Miguel Ángel Gómez Reali.

El apoyo económico y moral de mi familia ha sido también parte fundamental en mi desarrollo académico por lo que deseo externar un reconocimiento especial a Carolina Esenaro, Javier y Sebastián Rico, Illich e Iván Brito, Ernestina Castañeda y a la familia Esenaro por acompañarme en todo momento e impulsarme a seguir adelante.

La recolección de muestras merece un reconocimiento especial a todo un equipo que mostró su disposición y apoyo incondicional: M. en C. Fernando Negrete, M. en C. Edgar Escalante, M. I. Miguel Ángel Gómez, M. en C. José Estrada, M. en C. Sergio Güendulain, Biól. Eduardo Ávila, Dr. Paul Blanchon, Capitán Amaury Mendoza, M. en C. Tatiana Galindo, Dr. Paolo Montagna, Dr. Joan Albert Sánchez Cabeza, M. en C. Alexis Medina.

A la directora del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos M. en C. María del Carmen García Rivas y al personal del parque que nos brindó atención, apoyo y vigilancia durante los muestreos.

A mis compañeros del laboratorio de Esclerocronología de Corales Escleractinios: Israel Cruz, Alexis Medina, Sactiné Chávez, Axayácatl Pérez, Isabel Martínez, Francisco Medellín, Gabriela Gutiérrez, Luis David Lizcano, Wendoline Pelcastre.

A mis compañeros del Laboratorio de Cambio Global Ricardo Martínez, Ernesto Charry, Carlos Herrera, Brenda Martínez y Andrea Lara.

A Eric Douville y Louise Bordier del Laboratoire du Sciences du Climat et de l'Environnement CNRS, Giff-Sur Ivette, Francia, por haberme recibido en su laboratorio y su apoyo con la técnica de medición de isótopos estables.

A la División de Química Nuclear del Laboratorio de Spiez, Suiza. Especialmente al Dr. Stefan Röllin y al Dr. José A. Corcho Alvarado por su contribución en la determinación de los registros de plutonio.

A la comunidad científica del Centro de Estudios Ambientales de Cienfuegos, Cuba por su hospitalidad y colaboración.

A todos los maestros que han contribuido en mi formación académica y que han sabido inculcar en mi persona la fascinación por la ciencia, la construcción de análisis críticos y una perspectiva con ética social.

A mis colegas y amigos: Román Vázquez, Darren Brown, Esmeralda Bravo, Tomás López, Kelly Gómez, Luis González, Alejandro Espinosa, Lucía Santos, Luis Lombardo, Elisa López, Noemí Espinoza, Juan Tamez, Yann Pedro Nicolic, Víctor Bailón, Ayesha Pérez, Pierre Vergnes, Eduardo Pérez, Nicholas Derry, Kelly Zealland, Colleen Flanigan, Manuel Noreña, Miriam Schutter, Elvia Escobar, Felio Eliel y Sarai Anaya.

ÍNDICE	PÁG.
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVO GENERAL	6
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	6
JUSTIFICACIÓN	7
ÁREA DE ESTUDIO	8
MÉTODO	9
CAPÍTULO 1	
LA CALCIFICACIÓN EN CORALES HERMATÍPICOS Y SU MEDICIÓN POR DENSITOMETRÍA ÓPTICA	11
1.1. <i>Anatomía y mineralización en corales hermatípicos</i>	11
1.2. <i>Evidencias del control biológico en la calcificación coralina</i>	13
1.3. <i>Esclerocronología por densitometría óptica</i>	15
1.4. <i>Método</i>	17
<i>Colecta y fechado por esclerocronología</i>	17
<i>Densitometría óptica</i>	17
<i>Variabilidad de las tasas de calcificación</i>	18
1.5. <i>Resultados</i>	19
<i>Esclerocronología e incertidumbres</i>	19
<i>Tasas de calcificación</i>	20
1.6. <i>Discusión</i>	22
1.7. <i>Conclusiones</i>	24
CAPÍTULO 2	
EL CRECIMIENTO DE CORALES HERMATÍPICOS COMO INDICADOR AMBIENTAL: 100 AÑOS DE CALCIFICACIÓN EN COLONIAS DE <i>Orbicella faveolata</i>	25
2.1. <i>El esqueleto coralino como trazador ambiental</i>	25
2.2. <i>Características de <i>O. faveolata</i></i>	27
2.3. <i>Método</i>	29
<i>Colecta y fechado</i>	29
<i>Densitometría óptica</i>	30
<i>Series temporales de crecimiento</i>	30
<i>Medición de disepimentos exotecales</i>	30
<i>Índice maestro</i>	30
<i>Estimación de irradiancia y exposición</i>	30
<i>Análisis de frecuencias y tendencias</i>	31
2.4. <i>Resultados</i>	31
<i>Descriptor de calcificación y series de tiempo</i>	31
<i>Disepimentos exotecales</i>	34
2.5. <i>Discusión</i>	35
2.6. <i>Conclusiones</i>	38

CAPÍTULO 3

LOS CORALES HERMATÍPICOS COMO ARCHIVOS AMBIENTALES DE TEMPERATURA	39
3.1. <i>Indicadores de temperatura de Sr/Ca, Li/Mg y Sr-U</i>	40
3.2. <i>Consideraciones para prevenir artefactos</i>	44
3.3. <i>Método</i>	44
<i>Corte y limpieza mecánica para análisis geoquímico</i>	44
<i>Limpieza química para análisis ICP-MS</i>	44
<i>Análisis ICPMS</i>	45
<i>Registros históricos de temperatura en la LAPM</i>	45
<i>Calibración de indicadores de temperatura y reconstrucciones históricas</i>	45
3.4. <i>Resultados</i>	46
<i>Concentraciones isotópicas</i>	46
<i>Registros históricos de la TSM en la laguna arrecifal</i>	47
<i>Calibración de indicadores de temperatura y reconstrucciones históricas</i>	47
3.5. <i>Discusión</i>	51
<i>Sr/Ca</i>	51
<i>Li/Mg</i>	52
<i>Sr-U</i>	53
<i>Tendencias temporales</i>	54
3.6. <i>Conclusiones</i>	56

CAPÍTULO 4

EL BARIO COMO INDICADOR DE APORTES TERRÍGENOS A LA LAGUNA ARRECIFAL DE PUERTO MORELOS	57
4.1. <i>El Bario como indicador de aportes terrígenos en sistemas costeros</i>	57
4.2. <i>Estudios de Ba/Ca en el Caribe</i>	59
4.3. <i>Dinámica hídrica en el sistema lagunar de Puerto Morelos</i>	59
4.4. <i>Método</i>	60
4.5. <i>Resultados</i>	61
4.6. <i>Discusión</i>	63
4.7. <i>Conclusiones</i>	66

CAPÍTULO 5

PLUTONIO EN CORALES HERMATÍPICOS, PROPUESTA DE UN “PUNTO ESTRATIGRÁFICO GLOBAL” PARA LA DETERMINACIÓN DEL INICIO DEL ANTROPOCENO

	67
<i>5.1. Características del Plutonio</i>	67
<i>5.2. Coprecipitación de Pu en organismos calcificadores</i>	68
<i>5.3. El Antropoceno como nueva época geológica</i>	68
<i>5.4. Método</i>	70
<i>Puerto Morelos</i>	70
<i>Otros núcleos</i>	70
<i>5.5. Resultados</i>	71
<i>5.6. Discusión</i>	73
<i>Registros máximos de Pu</i>	73
<i>Razón isotópica $^{240}\text{Pu} / ^{239}\text{Pu}$</i>	74
<i>Inicio de los registros de $^{239,240}\text{Pu}$</i>	74
<i>5.7. Conclusiones</i>	75

CAPÍTULO 6

	76
<i>6.1. Análisis factorial</i>	76
<i>6.2. Registros locales de temperatura</i>	79
<i>6.3. Indicadores climáticos globales y regionales</i>	80
<i>6.4. Erosión costera y su efecto en la calcificación</i>	83

CONCLUSIONES GENERALES

ANEXO I	87
ANEXO II	88
ANEXO III	90
ANEXO IV	91

REFERENCIAS

RESUMEN

Los corales hermatípicos como *Orbicella faveolata* son archivos ambientales, pues son capaces de registrar características fisicoquímicas de la columna de agua. La esclerocronología y los análisis geoquímicos pueden proporcionar reconstrucciones ambientales a diferentes escalas. Recientemente se ha propuesto al Antropoceno como una nueva Época caracterizada por cambios en el sistema Tierra causados por la actividad humana, incluyendo los ciclos hidrológicos y biogeoquímicos. La interpretación de indicadores ambientales en corales hermatípicos debe tomar en cuenta aspectos fundamentales como i) la variabilidad causada por la fisiología de cada organismo, ii) la escala temporal y espacial del estudio, iii) la calibración de los indicadores, iv) la variabilidad ambiental del sitio de estudio, y v) referencias temporales para el análisis de tendencias.

Se obtuvieron las características esclerocronológicas, la edad y registros geoquímicos de Sr/Ca, Li/Mg, Sr-U, Ba/Ca y $^{239,240}\text{Pu}$ en núcleos de dos colonias de *O. faveolata* en el mismo sitio (viviendo en condiciones ambientales similares) en La Bocana, laguna arrecifal de Puerto Morelos. Los núcleos colectados permitieron reconstruir algunas condiciones ambientales a lo largo de 100 años de crecimiento coralino (1916-2015).

Se calculó la incertidumbre de las propiedades esclerocronológicas en una muestra de 30 años, encontrando una variabilidad anual promedio de las tasas de extensión, densidad y tasa de calcificación de 1.1, 15 y 20%, respectivamente. Casi la mitad de la variabilidad total de la densidad y la calcificación fue atribuible a las irregularidades de las bandas de alta densidad. Una investigación detallada sobre la densidad óptica de coralitos individuales podría mejorar las incertidumbres observadas.

Las tasas de calcificación en los corales de La Bocana fueron menores a los reportados en otras colonias, posiblemente debido a la alta variabilidad de la hidrodinámica del sitio de estudio. A pesar de las diferencias del crecimiento entre colonias, fue posible observar descensos prolongados de las tasas de calcificación durante los últimos 30 años, que coinciden con el inicio de la gran aceleración (> 1950) en el Caribe mexicano.

El indicador de temperatura Sr-U, calibrado localmente durante el periodo 1986-1995, se ajustó mejor al registro instrumental en La Bocana que los indicadores Sr/Ca y Li/Mg. Durante el último siglo, el promedio de temperatura estimada fue de 27.5 ± 0.3 °C y aumentó 0.4 ± 0.1 °C.

El incremento regular de Ba/Ca en ambas colonias indicó cambios en la composición química del agua, probablemente ocasionados por el desarrollo agrícola desde inicios del siglo XX y la erosión de la franja costera, sujeta a un creciente desarrollo de la industria turística desde 1970.

El inicio del registro de plutonio (~ 1956) en corales lejanos a las zonas de detonación de armas nucleares puede ser utilizado como un marcador global que indique la base del Antropoceno. La división de las series de tiempo antes y después del inicio del Antropoceno permitió analizar los efectos de factores globales (incremento de temperatura) y locales (aporte de elementos terrígenos a la laguna arrecifal causados por actividades humanas) sobre el descenso de las tasas de calcificación. Es posible que ambos factores actúen de manera sinérgica debilitando las capacidades de los corales ante eventos de estrés, como el calentamiento global y la acidificación de los océanos.

ABSTRACT

Hermatypic corals such as *Orbicella faveolata* are environmental archives as they record several physical and chemical features of the water column. Sclerochronology and geochemical analysis can provide environmental reconstructions at different time scales. The Anthropocene has recently been proposed as a new Epoch characterized by changes of the Earth System caused by human activity, such as the hydrological and geochemical cycles. The interpretation of environmental proxies in hermatypic corals must consider fundamental aspects such as i) the record variability due to the physiology of each organism, ii) the period of interest and spatial scale, iii) the calibration of proxies, iv) the environmental variability of the site, and iv) temporal references for the analysis of trends.

Sclerochronology and geochemical records of Sr/Ca, Li/Mg, Sr-U, Ba/Ca and $^{239, 240}\text{Pu}$ were obtained from two *O. faveolata* coral cores from different colonies of the same site (therefore living under similar environmental conditions) at La Bocana, Puerto Morelos reef lagoon. Coral cores allowed to reconstruct some environmental conditions during 100 years of coral growth (1916-2015).

The uncertainty and variability of the sclerochronological measurements was calculated for a 30-year sample. The average annual variability of extension, density and calcification rates was 1.1, 15 and 20%, respectively. Almost half of the overall density and calcification rate variabilities were attributable to irregularities in the high-density bands. Improved uncertainties would require in-depth research of the optical density of individual coralites.

Calcification rates in La Bocana corals were lower than those found in other colonies, likely due to the high variability of hydrodynamics in the site. Despite the differences of growth amongst colonies, it was possible to observe long decreasing trends of calcification rates during the last 30 years, calcification rates during the last 30 years, which coincide with the beginning of the Great Acceleration (>1950) in the Mexican Caribbean.

The temperature proxy Sr-U, locally calibrated during the period 1986-1985, agreed better with the instrumental record in La Bocana than Sr/Ca and Li/Mg. During the last century, the estimated average SST in La Bocana was 27.5 ± 0.3 °C, and increased by 0.4 ± 0.1 °C.

The regular increase of Ba/Ca in both colonies indicated changes of the water chemistry, probably caused by agriculture development since the beginning of the XX century, and coastal erosion subject to an increasing development of the tourist industry since 1970.

The plutonium onset (~ 1956) in corals from sites far away of nuclear weapons testing grounds can be used as a global marker of the Anthropocene base. Splitting the time series before and after the Anthropocene base allowed to analyse the effects of global (SST increase) and local factors (terrigenous inputs to the reef lagoon caused by human activities) on decreasing calcification rates. It is possible that both factors are synergic, weakening the recovery capacities of corals against stress events, such as global warming and ocean acidification.

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral son ecosistemas que poseen las estructuras geológicas biogénicas más grandes del planeta y son considerados como los depósitos de biodiversidad más importantes del ambiente marino (Blanchon et al., 2010). Sus principales constructores, las colonias de corales hermatípicos, poseen una gran capacidad de precipitar carbonato de calcio (CaCO_3) en su esqueleto. Esta característica está asociada a la energía capturada por la fotosíntesis de microalgas simbiotas que alojan en sus tejidos bajo una estrecha relación mutualística (Muscatine, 1990; Trench, 1993; Colombo-Pallotta et al., 2010).

El proceso de calcificación en estos organismos es afectado por la variabilidad de las condiciones ambientales, la cual queda registrada en los patrones de crecimiento del esqueleto (Knutson et al., 1972). Al depender de la fotosíntesis para su crecimiento los factores como la temperatura, la disponibilidad de luz y la composición química de la columna de agua juegan un papel fundamental en su metabolismo.

Las especies de coral que crecen en forma masiva presentan bandas anuales de alta densidad formadas habitualmente durante los meses más cálidos, lo cual permite fechar el año en que se depositó el CaCO_3 . La datación y análisis del crecimiento con base en estos patrones, propios de la esclerocronología (Buddemeier, 1974, 2013), y su análisis junto con los registros geoquímicos en el esqueleto han abierto un amplio campo de estudio en el ámbito de las reconstrucciones paleoambientales.

Nuestra especie ha logrado una ocupación global caracterizada por un rápido crecimiento, un desarrollo económico desigual, y el consumo acelerado de bienes y recursos naturales (Imaz et al., 2014). La instauración de un sistema industrial a partir del siglo XVIII ha provocado severas repercusiones en el ambiente a nivel local y global, modificando los ciclos biogeoquímicos que mantienen el funcionamiento natural de los ecosistemas. El crecimiento acelerado de las poblaciones humanas a partir de la primera mitad del siglo XX ha sido identificado como el inicio de “La gran aceleración” (Steffen, et al., 2015), en este estudio se evidencian las tendencias de las características del sistema socioeconómico y planetario incluyendo indicadores como población, uso de energía, producto interno bruto, pérdida de cobertura forestal, concentración de CO_2 , emisión de nitrógeno a las costas etc.

El calentamiento global y la acidificación del océano derivados de la emisión de gases de efecto invernadero son, en gran medida, producto del consumo de combustibles fósiles para satisfacer las necesidades energéticas y comodidades de las sociedades modernas (Rockström, 2009; Canfield et al., 2010). Las actividades del ser humano a gran escala han dejado evidencias a nivel global que permiten proponer una nueva época geológica marcada por los impactos de la actividad humana, la cual ha sido denominada Antropoceno (Crutzen, 2002; Zalasiewicz et al., 2008). Sin embargo, no existe aún un consenso internacional sobre el inicio de la época (Ellis et al., 2013).

Las colonias de corales hermatípicos han demostrado su capacidad de registrar variaciones en las condiciones ambientales del pasado. Sin embargo, identificar las variaciones ambientales naturales y antropogénicas, así como las respuestas de estos organismos, es un reto que requiere considerar cuatro ejes principales abordados en la presente investigación:

i. Variabilidad intra e inter colonial

La formación del esqueleto coralino se encuentra en gran medida regulada por la actividad biológica de los pólipos y es diferente en cada especie e incluso entre colonias. En este sentido, la selección de segmento de esqueleto a analizar puede sesgar los resultados y, en consecuencia, la interpretación de los registros.

Además, la fisiología particular de cada colonia juega un papel importante en la respuesta de cada organismo ante las variaciones ambientales (Prouty et al., 2008). Por lo anterior, es necesario considerar la variabilidad intra e inter colonial, y el aumento de la incertidumbre que esta variabilidad puede causar en estudios esclerocronológicos y geoquímicos (DeLong et al., 2011; Rico-Esenaro et al., 2019).

ii. Series temporales y estimaciones de temperatura

La longitud de los núcleos y las tasas de extensión considerados en las reconstrucciones de temperatura es importante para determinar cambios de tendencias temporales. Las reconstrucciones de series cortas dificultan la interpretación de fenómenos climáticos a largo plazo como la Oscilación Multidecadal del Atlántico (Smith et al., 2006). Se necesitan análisis de períodos considerables que permitan brindar evidencia del efecto de estos procesos, así como de la alteración antropogénica (Ridd et al., 2013).

A nivel global la temperatura de la superficie del mar (TSM) ha aumentado en promedio 1.5 °C desde el inicio de la época industrial (IPCC, 2018). Los registros instrumentales de la TSM en zonas costeras son escasos y abarcan series de tiempo cortas. Existen reconstrucciones de la TSM con base en mediciones satelitales, aunque la mayoría inician en la década de los 1950 (Deser et al., 2010).

Los corales hermatípicos presentan una alta sensibilidad a las variaciones de temperatura. Algunas proporciones elementales en su esqueleto han permitido reconstruir las condiciones ambientales y climáticas en las que éste se formó. Las proporciones Sr/Ca, Mg/Ca, Li/Ca en el esqueleto coralino dependen en gran medida de la temperatura y han permitido generar reconstrucciones de la TSM. Sin embargo, la influencia de la fisiología de los corales en la calcificación reduce su precisión, por lo que ha sido necesario explorar marcadores que se vean afectados por esta. Recientemente se ha propuesto el uso de indicadores alternativos como Li/Mg (Montagna et al. 2014; Cuny-Guirriec et al., 2019) y Sr-U (De Carlo et al., 2016) que son independientes de la fisiología del coral y que han demostrado ser buenos indicadores de la TSM.

iii. Heterogeneidad hidrológica y características del sitio

El uso de registros geoquímicos de coral en estudios ambientales y su importancia regional dependen de la homogeneidad a escala local. El análisis de núcleos de cabezas de coral adyacentes, así como de arrecifes cercanos a los sitios de desarrollo humano, son determinantes para evaluar la confiabilidad y consistencia de la señal geoquímica (Prouty et al., 2008; Carilli et al., 2010b). En otras palabras, es crítico distinguir las señales ambientales de aquellas que pueden deberse a artefactos biológicos o ruido local (Linsley et al., 2004; Lough 2010; Smith et al., 2006).

El Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM), el segundo más grande del planeta, se ubica en el mar Caribe y se extiende a lo largo de las costas mexicanas de la península de Yucatán, desde Isla Contoy hasta las costas del Golfo de Honduras. Los arrecifes cercanos a zonas turísticas del Caribe mexicano han sido testigos de la transformación de la zona costera por un acelerado crecimiento de esta actividad a partir de 1970. El Arrecife de Puerto Morelos se ubica entre Cancún y Playa del Carmen, los principales polos turísticos de la región (Daltabuit et al., 2006; Hernández-Terrones et al., 2011).

iv. Indicadores temporales como evidencia del cambio

La definición de una nueva época geológica dominada por los efectos antropogénicos requiere de un indicador estratigráfico a nivel global capaz de mostrar una señal medible y representativa de la actividad antropogénica (Subcommission on Quaternary Stratigraphy, 2014). Recientemente el Grupo de trabajo del Antropoceno aprobó la iniciativa de presentar esta definición ante la Comisión Internacional de Estratigrafía (Subramanian, 2019). Los registros de plutonio en corales hermatípicos son una evidencia de la introducción de isótopos radioactivos al medio ambiente a partir de las pruebas atmosféricas de armas nucleares, estos pueden contribuir a establecer el inicio estratigráfico del Antropoceno. Sin embargo, es necesario contar con indicadores locales secundarios que respalden los impactos de este cambio (Zalasiewicz et al., 2017).

El coral hermatípico *Orbicella faveolata* (= *Montastraea faveolata*, sensu Budd et al. 2012), es una de las principales especies constructoras en el SAM. En regiones someras presenta formas de crecimiento masivo que facilitan la datación de su esqueleto y que han permitido realizar estudios paleoambientales y de contaminación antropogénica en diversas zonas del Caribe y el Golfo de México (Cruz-Piñón et al., 2003; Gischler y Oschmann, 2005; Carilli et al., 2009b; Carricart-Ganivet et al., 2012; Flannery y Poore, 2013; Rico, 2014; Horta-Puga y Carriquiry, 2014).

El desarrollo de asentamientos humanos a lo largo de la costa del Caribe mexicano se ha debido principalmente al impulso de la industria turística en la región. Los arrecifes de coral brindan a esta región importantes servicios ambientales y ecológicos indispensables para su subsistencia, sin embargo, en el contexto del Antropoceno estos ecosistemas se encuentran seriamente amenazados por lo que comprender su respuesta a las presiones antropogénicas es de suma relevancia.

Con base en las cuestiones descritas, se pueden formular las siguientes preguntas de investigación: ¿Es posible reconstruir los cambios ambientales del último siglo a partir de variables de crecimiento del coral y registros geoquímicos en esqueletos de *O. faveolata* del Arrecife de Puerto Morelos? ¿En qué medida afecta la variabilidad fisiología de dos colonias bajo los mismos estresores ambientales a los registros geoquímicos? ¿Se puede considerar a los corales hermatípicos como *O. faveolata* del Caribe buenos candidatos como indicadores globales estratigráficos del Antropoceno?

Para establecer una delimitación temporal del Antropoceno en los esqueletos de coral es necesario que tanto los cambios globales y locales estén representados por series temporales que contemplen períodos previos y posteriores a dicha delimitación. Para abordar estos planteamientos se ha formulado una hipótesis general y tres hipótesis secundarias:

Hipótesis principal

Si el Antropoceno puede estar marcado por un punto de inicio relacionado con la alteración de los ciclos biogeoquímicos, entonces los indicadores de cambio ambiental en organismos longevos como *O. faveolata* permiten identificar un evento que sea isócrono en diferentes regiones del planeta, además de cambios locales y regionales.

Hipótesis secundarias

- i. Los registros de Li/Mg y Sr-U en *O. faveolata* permiten describir con mejor precisión la evolución de la TSM de la en la laguna arrecifal de Puerto Morelos (LAPM) a diferencia de los registros de Sr/Ca.
- ii. Si el efecto de la actividad humana ha modificado la química del agua en la LAPM durante los últimos 100 años este cambio deberá verse reflejado en las concentraciones de Ba registradas por los esqueletos de *O. faveolata* y, por lo tanto, en su crecimiento.
- iii. Si los registros de plutonio de lugares distantes a las fuentes de emisión son una evidencia de una afectación global antropogénica, los esqueletos de *O. faveolata* en el Caribe pueden contribuir a la definición del inicio del Antropoceno.

OBJETIVO GENERAL

Identificar el impacto del Antropoceno en el arrecife de Puerto Morelos a través del estudio de la calcificación y registros geoquímicos en esqueletos de *Orbicella faveolata*.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- i. Determinar las tasas anuales de extensión y de calcificación (y sus incertidumbres) a lo largo de 100 años de crecimiento en dos colonias de *O. faveolata* de un mismo sitio.
- ii. Establecer un registro ambiental de la temperatura anual a través de análisis elementales.
- iii. Registrar cambios en la química del agua por aportes terrígenos en la laguna arrecifal.
- iv. Determinar la viabilidad del uso del plutonio en corales como posible indicador del inicio del Antropoceno.

En esta tesis se presenta un análisis dividido en seis capítulos. Los métodos utilizados y la discusión para cada objetivo se describen detalladamente en cada capítulo.

En el primer capítulo se describe con detalle el proceso de calcificación en los corales hermatípicos y la técnica de análisis de esclerocronología por densitometría de rayos X como herramienta para su estudio, incluyendo un análisis de sus incertidumbres.

En el segundo capítulo se aborda el papel de los corales hermatípicos como archivos ambientales y se describen las características de la calcificación a través del análisis de 100 años de crecimiento en dos colonias de *O. faveolata* del mismo sitio, para estudiar la variabilidad intra-colonial. En el tercer capítulo se discute el uso de indicadores ambientales de temperatura y se presentan reconstrucciones paleoclimáticas de temperatura a partir de los indicadores de temperatura Sr/Ca, Li/Mg y Sr-U) en dos núcleos de *O. faveolata*.

El cuarto capítulo describe los registros de Ba/Ca y se propone la influencia de la actividad humana en los cambios de la química del agua de la LAPM. En el quinto capítulo se presenta un registro de plutonio en un núcleo de *O. faveolata*, se revisan registros parecidos en otros lugares, y se discute su valor como potenciales indicadores del inicio del Antropoceno.

El sexto capítulo presenta la discusión general de los resultados abordando la relación que existe entre las variables ambientales registradas y los indicadores de crecimiento coralino bajo la suposición de dos períodos ambientales distintos: antes y después del inicio del Antropoceno (el cual se asume que ocurre en ~ 1950; Grupo de Trabajo del Antropoceno, 2019).

JUSTIFICACIÓN

En muchas regiones del mundo se carece de datos suficientes para cuantificar con confianza las tendencias del impacto antropogénico. Se puede cubrir esta carencia mediante la producción de series de tiempo a través de archivos ambientales (como sedimentos y corales) y validarlos con registros instrumentales (Sanchez-Cabeza y Druffel, 2009). El conocimiento de las causas y la magnitud de los cambios del pasado es fundamental para la evaluación del impacto antropogénico y sus posibles efectos a largo plazo (Watanabe et al., 2002).

Para comprender los cambios a escala global es necesario contar con registros de alta resolución temporal durante periodos largos de tiempo. Sin embargo, los registros marinos instrumentales previos a 1950 son escasos. Por lo tanto, la reconstrucción de variables ambientales en los últimos cientos de años mediante el uso de las bandas de crecimiento anual en esqueletos de colonias de corales hermatípicos es de suma utilidad.

La comprensión de las respuestas fisiológicas a condiciones ambientales pasadas como cambios en la temperatura, el pH y los nutrientes, así como los costos y las restricciones impuestas por la aclimatación y adaptación a estos cambios, permitirán reducir la incertidumbre en la proyección del futuro de los arrecifes de coral (Pandolfi, 2011). Mediante estudios detallados de la relación que guarda la deposición mineral con sus componentes orgánicos se pueden encontrar explicaciones sobre el control biológico en el crecimiento de los esqueletos de coral (Watanabe et al., 2002).

La conservación de los sistemas arrecifales en la costa de Quintana Roo debe ser considerada como una medida prioritaria de mitigación ante los efectos del cambio global, ya que los servicios naturales que estos ecosistemas proveen para la economía local son enormes (Blanchon et al., 2010). Una herramienta útil para su conservación es la obtención de registros que pongan de manifiesto las tendencias temporales de los impactos debidos al cambio global.

ÁREA DE ESTUDIO

El Arrecife de Puerto Morelos pertenece al Sistema Arrecifal Mesoamericano y se encuentra en la parte noreste de la península de Yucatán, delimitado por las coordenadas: 21°00'00" y 20°48'33" N y 86°53'14.40" y 86°46'38.94" O (INE, 2000; Fig. I). Aproximadamente a 1 km de la costa se extiende una barrera de ~4 km de longitud, formando una laguna arrecifal con abundantes poblaciones de pastos marinos.

La laguna presenta una profundidad promedio de 3-4 m y tiene dos conexiones hacia mar abierto, una en la parte norte: La Bocana (profundidad máxima 8 m; Fig. I), y al sur por el canal de Navegación (profundidad máxima 10 m). Por su morfología, la principal entrada de agua se da por encima de la cresta arrecifal provocando la salida de masas de agua más profundas a través de estas dos conexiones (Coronado et al., 2007). Presenta un régimen de precipitación de junio a octubre una estación seca de marzo a mayo y una estación de nortes de noviembre a febrero (INE, 2000).

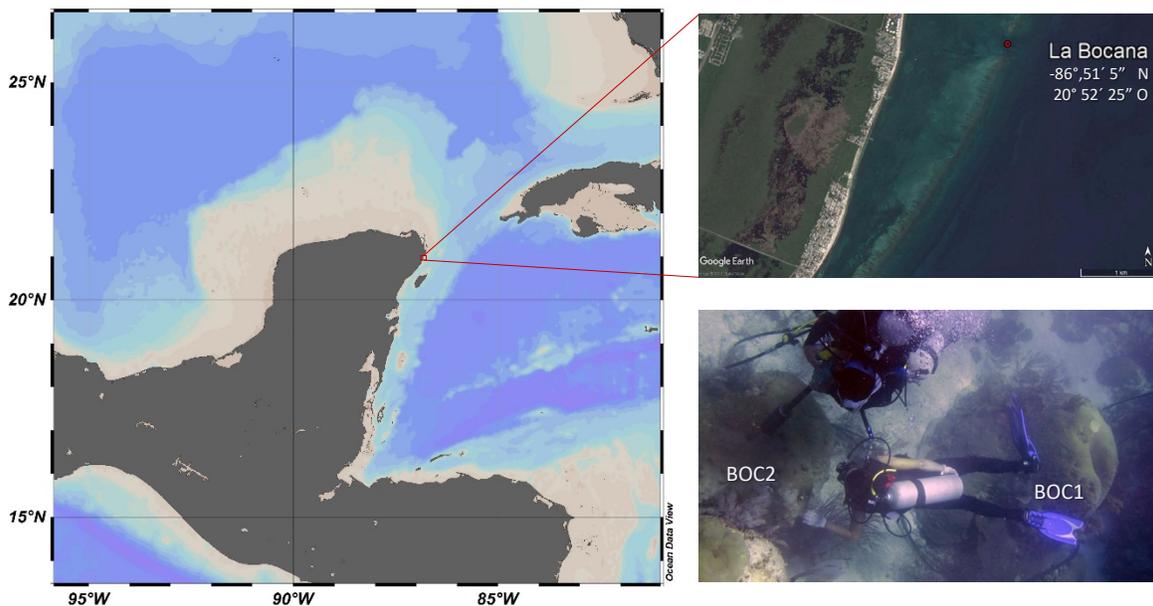


Figura I. Península de Yucatán, Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos y localización de La Bocana.

Esta zona fue declarada Área Natural Protegida bajo el carácter de Parque Nacional en febrero de 1998. De acuerdo con el Plan de Manejo del Parque Nacional (INE, 2000), entre los géneros de corales hermatípicos predominantes en la parte del posterior del arrecife se encuentran *Acropora*, *Orbicella*, y *Porites*. En esta parte del arrecife las formaciones coralinas están en ocasiones separadas por parches de arenas gruesas y/o una combinación de pastos marinos y algas. El porcentaje de cobertura de constructores arrecifales está relacionado con la cantidad y tipo de sustrato, y la dinámica del agua local.

El sitio de colecta se ubicó en La Bocana, considerado dentro del Plan de Manejo del Parque Nacional como un sitio de alto desarrollo relativo. El coral *O. faveolata* es la especie más común en este sitio, con una cobertura media de 11% y una altura media de 4 m.

MÉTODO

Durante el verano del 2016 se colectaron dos núcleos del coral hermatípico *O. faveolata* en el sitio de La Bocana (Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos) correspondientes a dos colonias adyacentes, a 5 m de profundidad y que se encuentran sometidas a condiciones ambientales similares. Los núcleos colectados se fecharon (de 1916 a 2015) por densitometría óptica midiendo la distancia entre las bandas anuales de alta densidad en lajas de 1 cm de grosor. Sus características esclerocronológicas (densidad, tasa de extensión y tasa de calcificación) fueron determinados con la metodología descrita por Rico-Esenaro et al. (2019) y su comportamiento en la serie temporal fue evaluado mediante regresión polinomial local “loess” (span = 0.3; Cleveland, 1981).

Se obtuvieron muestras anuales de esqueleto coralino de ambos núcleos que fueron sometidas a tratamientos de limpieza mecánica y química para la determinación de isótopos estables por espectrometría de masas (ICP-MS). Los isótopos medidos fueron $^{86,87,88}\text{Sr}$, ^7Li , ^{24}Mg , ^{238}U , ^{23}Na , $^{137,138}\text{Ba}$ y $^{43,44}\text{Ca}$ siguiendo los métodos descritos por Bourdin et al. (2011) y Montagna et al. (2014) con un equipo ICP-MS X-Series II Cuadrupoloar en el Laboratoire du Sciences du Climat et de l'Environnement (Gif-sur-Yvette, Francia).

Se obtuvieron bases de datos de temperaturas del Hadley Centre Global Sea Ice and Surface Temperature (HadISST; 20.5 N, 86.5 O). Esta base de datos es una combinación completa de registros mensuales desde 1856 a nivel mundial de la TSM y de la concentración de hielo marino con una resolución de 1 ° de latitud x 1 ° de longitud. La reconstrucción de la temperatura en este modelo utiliza un procedimiento de interpolación de espacio reducido óptimo en dos etapas incluyendo la superposición de cuadrículas mejoradas por las observaciones locales (Rayner et al., 2003).

Con la finalidad de estimar la temperatura media de la Laguna Arrecifal de Puerto Morelos (LAPM), se realizó un ajuste mediante regresión lineal de la base HadISST con datos proporcionados por el Sistema Académico de Monitoreo Meteorológico y Oceanográfico del ICMYL de la U.N.A.M. – Puerto Morelos (SAMMO). Con las mediciones isotópicas y los registros mensuales (2011-2014) de la TSM en la LAPM se realizó la calibración de los registros de temperatura con base en las relaciones Sr/Ca y Li/Mg. Los registros basados en la relación Sr-U fueron calibrados mediante regresiones lineales con la temperatura media anual (1960-2015). Estas calibraciones permitieron la reconstrucción de la TSM a lo largo de los cien años de crecimiento (1916-2015).

Las actividades de isótopos de Pu en muestras anuales del núcleo BOC1 se determinaron por espectrometría de masas siguiendo la metodología descrita por Röllin et al. (2009), con un equipo Neptune Plus de alta resolución acoplado a un analizador multicolector ICP-MS (Thermo Scientific) en el laboratorio Spiez (Suiza). El registro fue comparado con resultados para corales hermatípicos cercanos y lejanos a los sitios de detonación de pruebas nucleares.

Bajo la hipótesis de que los corales registran las condiciones ambientales, y que éstas han cambiado desde el inicio del Antropoceno, las series de tiempo de todas las variables fueron analizadas durante el período previo al inicio del Antropoceno (AA, antes del Antropoceno, de 1916 a 1955), y el período posterior (DA, después del Antropoceno, de 1956 a 2015). Con la finalidad de determinar las relaciones existentes entre las variables de calcificación, los

indicadores geoquímicos y los índices de anomalías climáticas con influencia en el sitio de estudio, se realizó un análisis factorial exploratorio (AFE) con base en las matrices de correlación en las series AA y DA, incluyendo los registros históricos de los índices de anomalías climáticas (MEI, ONI, AMO, NAO y CAR; NOAA-Physical Sciences Laboratory, 2019). Se realizó un análisis de frecuencias entre los índices de calcificación y las anomalías climáticas (MEI, AMO y CAR) utilizando Transformadas Wavelet de Correlación (*Cross Wavelet*; Grinsted et al., 2004). Las relaciones entre los aportes terrígenos a la LAPM y las tasas de calcificación se estudiaron mediante regresión lineal. Todos los análisis estadísticos fueron realizados utilizando la paquetería de R Studio versión 3.6.1 (RStudio Team, 2019).

CAPÍTULO 1

LA CALCIFICACIÓN EN CORALES HERMATÍPICOS Y SU MEDICIÓN POR DENSITOMETRÍA ÓPTICA

(Artículo publicado en *Science of the Total Environment*, No. 650; Rico-Esenaro et al., 2019)

Los corales hermatípicos son cnidarios del Orden *Scleractinia*, crecen formando colonias cuya unidad estructural es el pólipo, que alojan en sus tejidos poblaciones de dinoflagelados simbioses pertenecientes a diferentes géneros de familia Simbiodinaceae (LaJeunesse et al., 2018). Los pólipos son capaces de formar un exoesqueleto de carbonato de calcio (CaCO_3) y son considerados calcificadores muy eficientes ya que su tasa de calcificación supera a su tasa de erosión (Hoegh-Guldberg et al., 2017). Las estructuras esqueléticas generadas forman bandas de alta y baja densidad cuya formación responde a factores ambientales. Conforme la colonia de coral incrementa su tamaño se pueden identificar en su esqueleto indicadores que permiten fechar a escala anual la formación del esqueleto y obtener información sobre cambios ambientales del pasado, como por ejemplo los climáticos (Carilli et al., 2010a).

El estudio de la densidad mediante Rayos-X permite determinar variables del crecimiento esquelético como la tasa de extensión, la densidad y la tasa de calcificación. Estas variables, junto con variables geoquímicas, han sido ampliamente utilizadas para estudiar la respuesta de los corales a factores estresantes ambientales, establecer modelos de edades cronológicas y reconstruir variables climáticas clave (Lough and Barnes, 1997; Saenger et al., 2009; Helmle et al., 2010; Vásquez-Bedoya et al., 2012). Algunas de las dificultades que se encuentran en estas reconstrucciones son que (i) los procesos de biomineralización en estos organismos no han sido explicados en su totalidad tanto a nivel celular como energético, y (ii) la interpretación de las señales geoquímicas necesita incorporar los grados de incertidumbre causados por las variables de crecimiento (Rico-Esenaro et al., 2019).

En este capítulo se presenta una revisión del proceso de calcificación en corales hermatípicos. Se describe la medición de la calcificación mediante esclerocronología por densitometría óptica, abordando aspectos metodológicos de la medición de las variables de crecimiento coralino. Se calculan las incertidumbres, se estudia su variabilidad y se discute sus implicaciones en los cálculos de la calcificación de *O. faveolata*.

1.1. Anatomía y mineralización en corales hermatípicos

La anatomía de los corales hermatípicos ha sido descrita como una estructura semejante a una bolsa (pólipo) unida por su base a un esqueleto situado en la parte externa del animal (Allemand et al., 2011). Los pólipos presentan un tejido oral frente al agua de mar y un tejido aboral frente al esqueleto. Cada tejido se compone de dos capas de células epiteliales: las capas externas son nombradas epidermis (o ectodermo) y las internas gastrodermis (o endodermo), donde se encuentran los dinoflagelados simbioses. El ectodermo oral es grueso (10 - 20 μm) y rico en cnidocitos, mientras que el ectodermo aboral, también llamado epitelio calicoblástico, es plano (0.5 a 3 μm) y no posee cnidocitos. Estas capas de células están separadas por la mesoglea, una matriz extracelular de colágeno delgado (Schmid et al., 1999). La cavidad delimitada por la gastrodermis se llama celenterón, o cavidad celentérica, y

corresponde a la cavidad gastrovascular del coral. El epitelio calicoblástico es responsable de la formación del esqueleto y cuenta con células calicoblásticas largas (10 a 100 μm), las cuales contienen numerosas mitocondrias que indican un papel metabólico activo (Fig. 1.1). En consecuencia, el proceso de calcificación se produce separado del agua marina por cuatro capas de células de al menos de 40-50 μm de espesor total (Allemand et al., 2004, 2011).

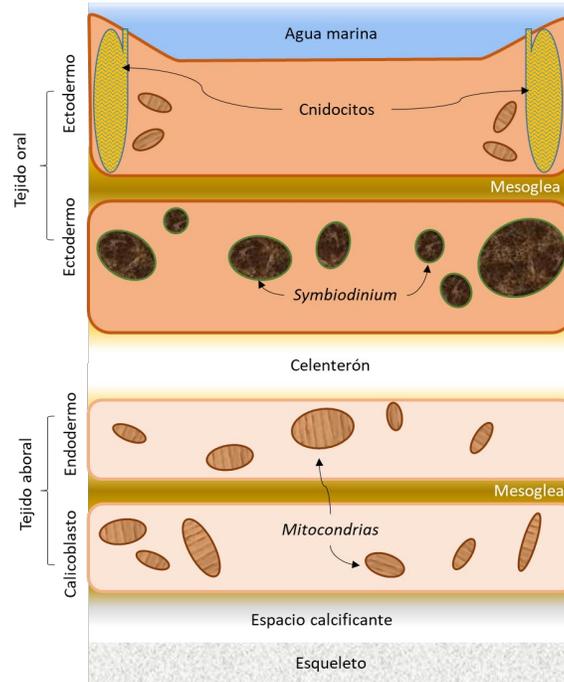


Figura 1.1. Esquema histológico de un coral hermatípico (adaptado de Allemand et al., 2011 y Zoccola et al., 2015).

El esqueleto coralino está formado por CaCO_3 en forma de aragonito. La química de la calcificación coralina depende de cómo los corales extraen materiales del agua de mar y los depositan en su esqueleto. Lo anterior se ha intentado explicar mediante dos mecanismos: la "mineralización mediada por matriz orgánica" (o "biológicamente controlada") y la "mineralización biológicamente inducida".

En un principio se pensaba que la formación de esqueleto por los corales era un proceso meramente fisicoquímico (Barnes, 1970), pero posteriormente se estableció que existe una mineralización biológicamente inducida que da como resultado la deposición de cristales minerales similares a los formados por procesos inorgánicos (Lowenstam, 1981). La propuesta de un proceso biológicamente inducido fue apoyada por Constantz (1986) afirmando que la morfología de las fibras de aragonito es previsible por factores fisicoquímicos abióticos que controlan el crecimiento de cristales. Sin embargo, las morfologías de los cristales de aragonito varían entre taxones (Lowenstam y Weiner, 1989), lo que sugiere una regulación en la composición iónica del medio en el que se forman los cristales por parte del organismo.

La mineralización mediada por matriz orgánica (MO; Johnston, 1980; Mann, 1983) está restringida a un entorno delineado y con un diseño mediado por una matriz de proteínas. La

MO comprende proteínas sintetizadas por en el epitelio calicoblástico que son secretadas dentro del espacio subepitelial, donde inicia y se controla el proceso de calcificación (Clode y Marshal, 2003; Muscatine et al., 2005). Esta matriz puede permanecer estable en escalas de hasta un siglo (Allemand et al., 2004; Muscatine et al., 2005; Puverel et al., 2005).

Mediante microscopía de fuerza atómica es posible observar el empaquetamiento de la MO por la superposición de capas de granos minerales a escala nanométrica, que forman fibras de micras de espesor y se presentan en patrones concéntricos de crecimiento. Estos patrones son visibles dentro la unidad esquelética e indican que el proceso de crecimiento está coordinado por la fisiología del pólipo. Debido a la ciclicidad en el proceso de biomineralización, cada capa de crecimiento actúa como una unidad de registro ambiental.

Si bien la dicotomía biológicamente inducida - biológicamente controlada ha sido de gran ayuda para la comprensión del proceso de biomineralización durante las últimas décadas, resulta fundamental considerar los procesos de regulación que los animales utilizan en cada paso de este proceso, incluyendo los mecanismos de nucleación, la formación de matriz orgánica y la regulación del crecimiento de cristales (Veis, 2008).

1.2. Evidencias del control biológico en la calcificación coralina

Los corales hermatípicos presentan dos principales vías de alimentación: una autótrofa, en la que nutrimentos sintetizados por la fotosíntesis de los dinoflagelados son translocados al pólipo, y otra heterótrofa, que consiste en la deglución de material particulado. Las poblaciones de simbioses pueden aportar a los pólipos hasta el 95% del total de carbono fijado por actividad fotosintética, la mayor parte en forma de glicerol (Muscatine et al., 1984; Falkowski et al., 1984). Este aporte proporciona recursos para que los corales puedan invertir energía en su crecimiento mediante la calcificación de su esqueleto. Los productos fotosintéticos (glicerol y oxígeno) de las algas simbioses en *O. faveolata*, juegan un papel crucial en la calcificación, por lo que este proceso puede verse como un proceso fotosintéticamente dirigido (Colombo-Pallotta et al., 2010). Si bien la fotosíntesis no es indispensable para que el coral calcifique, su actividad estimula el metabolismo promoviendo mayores tasas de calcificación.

La tasa de acumulación de carbonato de calcio es mucho mayor en los corales hermatípicos que contienen dinoflagelados simbioses que para en las especies profundas, debido a la actividad de las microalgas (Druffel, 1997). Por lo anterior, la relación entre la disponibilidad de luz y la calcificación en corales ha sido denominada “calcificación estimulada por la luz” (para una revisión consultar Allemand et al., 2011).

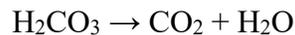
El depósito de aragonito se produce en un sitio separado del agua de mar por cuatro capas de tejido: (i) el ectodermo y (ii) endodermo oral, así como (iii) el endodermo y (iv) el ectodermo aboral. La mayor parte del carbono inorgánico disuelto (CID) que se utiliza para formar CaCO_3 proviene del CO_2 metabólico, producido por las células que forman el ectodermo calcificante aboral (también llamado ectodermo calicoblástico; Furla et al., 2000a). Parte de este CO_2 metabólico puede desplazarse por difusión a través de la membrana plasmática, mientras que otra parte se hidrata en HCO_3^- debido al pH intracelular alcalino (Venn et al., 2013).

El transporte epitelial de moléculas puede ser descrito mediante dos patrones distintos: un transporte paracelular pasivo, dirigido por un gradiente químico, o por un transporte transcelular activo a través de las células. En este último caso las moléculas necesitan entradas y salidas que permitan atravesar las células, para lo que es indispensable la actividad de proteínas de transporte que permitan su paso a través de las membranas celulares hidrofóbicas (Allemand et al., 2004). El transporte de iones Ca^{2+} se produce principalmente por una vía transcelular, aunque se ha descrito una vía paracelular mediante el uso de calceína (Allemand et al., 2011; Tambutté et al., 2012). La vía transcelular implica la presencia de proteínas transportadoras de Ca^{2+} (Ca-ATPasa) en las células calicoblásticas (Zoccola et al., 1999). Se han reportado incrementos en el transporte de Ca^{2+} relacionado con incrementos en la fotosíntesis bruta durante períodos de iluminación (Al-Horani et al., 2003).

Tanto el proceso de biomineralización como el de fotosíntesis requieren de CID y ambos ocurren en compartimentos que no se encuentran en contacto directo con el agua marina. El CID puede derivarse del agua de mar o de la respiración del hospedero. Existen varias especies de CID químicamente convertibles dependiendo del pH: una forma no iónica (CO_2), capaz de difundirse libremente a través de membranas de lípidos de acuerdo con su gradiente, y dos formas iónicas (HCO_3^- , CO_3^{2-}) que requieren proteínas transportadoras específicas (Colombo-Pallotta et al., 2010). La absorción de CID depende de la secreción de H^+ por un H^+ -ATPasa acidificando la capa límite y transformando el HCO_3^- en ácido carbónico mediante la reacción (Furla et al., 2005):



Una anhidrasa carbónica (AC) unida a la membrana del borde deshidrata el ácido carbónico en CO_2 :



La molécula de CO_2 sin carga pasa por difusión a la célula ectodérmica siguiendo el gradiente de concentración creado por la extrusión de H^+ en el medio externo. Una vez en el citoplasma animal, el CO_2 se equilibra con HCO_3^- por otra isoforma de AC de acuerdo con el pH intracelular impidiendo la retrodifusión de CO_2 . A pesar de que el mecanismo de transporte de CID hacia los simbiontes a través de las distintas membranas está actualmente a debate, es aceptado que el bicarbonato sale de las células ectodérmicas y entra a las endodérmicas por medio de un transportador de aniones bicarbonato (TAB; Zoccola et al., 2015), como ha sido observado en experimentos fisiológicos basados en trazadores radioactivos y farmacológicos utilizando inhibidores del transporte de bicarbonato (Furla et al., 2000a; Furla et al., 2000b).

En el coral *Stylophora pistillata* se han caracterizado genes responsables de la formación de TAB en la membrana plasmática pertenecientes a los grupos SLC4 y SLC6. Mediante análisis de expresión relativa, inmunotinción, y de acuerdo con su distribución celular y filogenética, proponen que la isoforma SLC4 γ es específica de corales escleractinios y responsable del suministro de HCO_3^- hacia el sitio de la calcificación (Zoccola et al., 2015; Fig. 1.2). En resumen, la disponibilidad de iones HCO_3^- está implicada en dos importantes procesos fisiológicos en los corales: la biomineralización y la fotosíntesis.

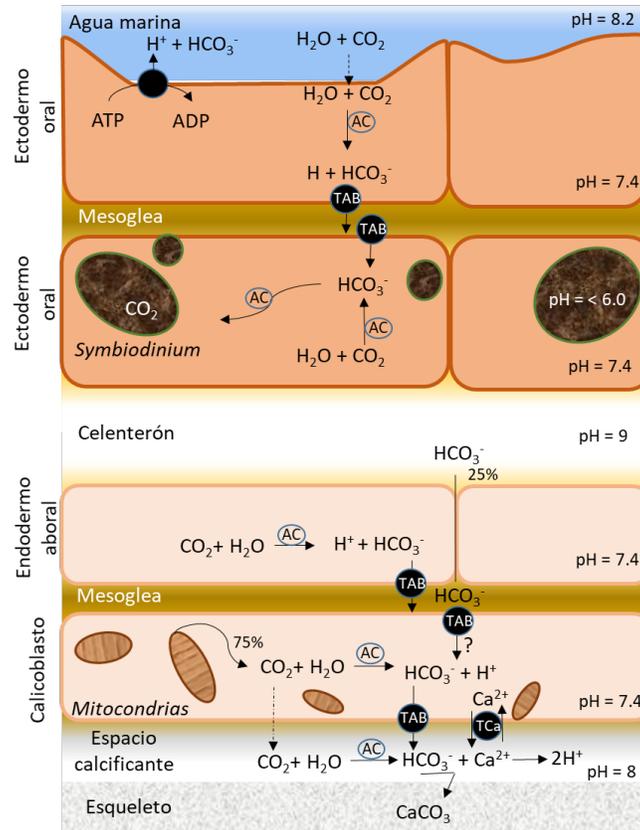


Figura 1.2. Modelo de transporte iónico en la calcificación. Se muestra el papel de proteínas transportadoras de Ca (TCa), HCO_3^- (TAB) y de la anhidrasa carbónica (AC) (adaptado de Allemand et al., 2011 y Zoccola et al., 2015).

1.3. Esclerocronología por densitometría óptica

La esclerocronología es el estudio de los patrones de crecimiento en los exoesqueletos y conchas calcáreas (Buddemeier, 1974). Esta disciplina es análoga a la dendrocronología, el estudio de los anillos de crecimiento anuales en los árboles (DeLong, 2013). Sin embargo, los corales tropicales, como los árboles tropicales, no experimentan períodos de latencia anual constante, a menos que estén en un entorno que imponga un alto estrés estacional. Muchos corales calcifican continuamente, pero a tasas variables. Esto les permite ser un archivo ambiental continuo en lugar de discontinuo, pero con la desventaja de no poder identificar inequívocamente episodios de crecimiento discretos o asignar el crecimiento del esqueleto *a priori* a una temporada o estación única del año.

En la actualidad, un método común para la determinación de la densidad de los materiales es la densitometría por rayos X. La densidad de una muestra se puede calcular cuando dos materiales (p.e. una muestra de coral y un estándar de aluminio) se someten al mismo haz de rayos X y la imagen presenta una densidad óptica similar para ambos materiales (Helmle y Dodge, 2011). La determinación de las características esclerocronológicas del coral, como la tasa de calcificación, también se realiza comúnmente mediante esclerocronología basada en imágenes de rayos X (Carricart-Ganivet y Barnes, 2007).

Según su forma, los corales hermatípicos se pueden dividir en corales masivos (p.e. *O. faveolata*, *O. annularis*, y *Porites asteroides*) o ramificados (p.e. *Acropora palmata* y *A. cervicornis*). Las radiografías de los esqueletos de algunos corales hermatípicos muestran bandas alternas de alta y baja densidad, especialmente claras en los corales masivos (Knutson et al., 1972). Las bandas de alta densidad han sido asociadas al verano y las de baja al invierno, lo que permite fechar de manera retrospectiva el esqueleto coralino (Hudson, 1981). Los corales con crecimiento masivo son ideales ya que forman estructuras redondeadas, resistentes a las olas, y pueden incluir cientos de años de crecimiento ininterrumpido. A diferencia de los corales ramificados, presentan un patrón regular de crecimiento que permite establecer un registro anual claro en el esqueleto (Kleypas et al., 2006).

Las bandas de densidad permiten determinar las tasas de extensión lineal (Helmle y Dodge, 2011), que inicialmente se realizaron sobre imágenes radiográficas siguiendo un transecto lineal normal a través de las bandas de alta densidad y a lo largo del eje de crecimiento máximo (ver una revisión en Buddemeier y Kinzie, 1976). Por otra parte, la densitometría con rayos X proporciona datos de densidad y distancia a lo largo de una laja de coral, con las que se puede determinar la tasa de extensión basada en la distancia entre máximos o mínimos de densidad consecutivos, por lo que las tasas de crecimiento pueden variar en función de la temporada de crecimiento considerada. En resumen, el crecimiento esquelético anual puede ser descrito con dos variables: extensión y tasa de calcificación (Carricart-Ganivet et al., 2000; Kleypas et al., 2006).

La obtención de coeficientes de absorción másicos para el estándar y la muestra requiere de la determinación exacta de la energía del haz de rayos X aplicado (Buddemier, 1974). Sin embargo, el haz de rayos X tiene un espectro energético amplio y las muestras no son homogéneas (Helmle y Dodge, 2011). Estos problemas fueron superados utilizando coeficientes de absorción relativos del estándar y la muestra con base en pendientes de las curvas ajustadas a los datos del espesor de la muestra y en función de la energía de salida del densitómetro (Chalker et al., 1985). Los métodos fueron adaptados para el procesamiento de imágenes reemplazando las energías de salida del densitómetro con valores de píxeles en escala de grises (0–255), que se pueden convertir a valores de densidad óptica relativa (DO; Dodge y Kohler, 1985). Una vez conocidas las tasas de extensión (X , cm año^{-1}) y la densidad (D , $\text{g CaCO}_3 \text{ año}^{-1}$), la tasa de calcificación (G , $\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) se calcula como el producto de la extensión y la densidad.

Estos cálculos pueden estar sujetos a algunos errores de medición. En primer lugar, el modelado a partir de cortes de esqueleto puede presentar errores en el registro de las bandas por cambios en la orientación de la coralita o cortes que no siguen el eje de crecimiento de la colonia (Letissier et al., 1994). Además, el ángulo de emisión desde el ánodo tiene efectos en las imágenes de las placas obtenidas conocidos como “efecto talón” y “efecto del inverso cuadrado a la distancia del emisor”. Inicialmente, la corrección de estos efectos se realizaba con placas de aluminio como patrón (Helmle et al., 2002; Carricart-Ganivet y Barnes, 2007) y se procuraba disparar el rayo lo más alejado posible del emisor. En la actualidad, la corrección se realiza por métodos digitales, reconociendo que las incertidumbres en las tasas de calcificación son del orden del 20% (Duprey et al., 2012).

A pesar de que la técnica de densitometría se ha mejorado para el estudio de corales, las incertidumbres asociadas son escasamente reportadas, estas deben ser consideradas al momento de interpretar reconstrucciones ambientales.

1.4. Método

Colecta

En verano de 2016 se colectó el núcleo BOC2 de una colonia de *O. faveolata*, a 7.0 m de profundidad en el sitio de La Bocana (20°52.490' N, 86°51.044' O) con un taladro hidráulico sumergible con una broca diamantada de 10 cm de diámetro y 1.50 m de largo. El núcleo fue enjuagado con agua y trasladado al laboratorio.

Densitometría óptica

De cada pieza recobrada, se cortó una laja de 1.0 cm de grosor con una sierra diamantada, se enjuagó con agua y se secó en horno durante 24 h a 60 °C. Se obtuvieron imágenes digitales de rayos X en el Centro Radiológico de Cancún con un equipo Rt. Medical Systems (GE-Hungay). Los parámetros de irradiación fueron 81 kV, 32 mAs durante 0.20 s. En cada placa se incluyó una cuña de aragonito con densidad conocida, obtenida de una concha de un ejemplar de *Tridacna máxima* como estándar de referencia.

Para corregir los efectos ópticos generados por los fenómenos de efecto talón y del inverso cuadrado a la distancia del emisor, se corrigieron las imágenes digitales con ayuda del software Matlab siguiendo el método “digital detrending” descrito por Duprey et al. (2012).

Una vez corregidas las radiografías se utilizó el software ImageJ para medir la densidad óptica (DO) en escala de grises cada 0.16 cm sobre transectos de 4.0 mm de ancho en la cuña de aragonito y en 10 transectos de la laja siguiendo el eje principal de crecimiento. Para determinar la densidad D y las tasas de calcificación G , así como su grado de incertidumbre, se realizaron modificaciones a la técnica descrita por Carricart-Ganivet (2007) introduciendo el cálculo del espesor másico (M , g cm⁻²), definido como el producto de la densidad (D , g cm⁻³) por el grosor de la cuña de aragonito (h , cm):

$$M = D * h \quad (1)$$

donde D es constante ($D = 2.826$ g cm⁻³; Carricart-Ganivet et al., 2007) y sus dimensiones son longitud $l_0 = 10.713$ cm y altura máxima $h_0 = 1.380$ cm. Las mediciones l_0 y h_0 se realizaron con un calibrador Vernier (Mitutoyo CD6-IP65) con precisión de 1.0 μm. La posición de origen se ubicó en la parte más fina de la cuña ($x_0 = 0$ cm), por lo que su grosor en una posición x es:

$$h = h_0 - \tan\left(\frac{h_0}{l_0}\right) \quad (2)$$

Las medidas de DO en la cuña fueron utilizadas para calibrar la profundidad másica M de cada punto de medida con una ecuación cuadrática:

$$M(\text{g cm}^{-2}) = a + b \text{ DO} + c \text{ DO}^2 \quad (3)$$

Para obtener las variables de crecimiento en la laja, en primer lugar, se midió el grosor de la laja T (cm) con un micrómetro Mitutoyo CD6-IP65 en cada banda anual de alta densidad,

que fue interpolado linealmente para cada punto de medición de DO. Para estimar la incertidumbre de grosor, se midió 10 veces el grosor de 20 bandas a lo largo de 2 pistas (40 bandas, 400 mediciones).

Para el fechado y la determinación de la extensión lineal X a partir de las imágenes digitales corregidas, se midió la distancia entre las bandas de alta densidad con ayuda del software ImageJ. Con las mediciones de DO a lo largo de la laja, se utilizó la calibración de la cuña (ecuación 3) para calcular el espesor másico M , y la densidad se calculó como:

$$D = \frac{M}{T} \quad (4)$$

Finalmente, se calculó la tasa de calcificación G como:

$$G = X * D \quad (5)$$

o bien, en términos de magnitudes calibradas como:

$$G = \frac{XM}{T} \quad (6)$$

Variabilidad de las tasas de calcificación

Para estimar la variabilidad de la densidad y las tasas de calcificación se midió la DO a lo largo de 10 transectos paralelos, que abarcaran los últimos 30 años de crecimiento (1985-2015; Fig. 1.5). Las incertidumbres anuales de DO se estimaron como la desviación estándar de las mediciones dentro de cada banda.

El intervalo usado para medir la DO fue de 0.018 cm, que fue asumido como la resolución instrumental r de cada medición, equivalente a una incertidumbre de $u = r / 2 \sqrt{3}$ (ISO, 1993). Por lo tanto, ya que la tasa de extensión (X) es la diferencia entre dos posiciones, su incertidumbre total es de $0.007 \text{ cm año}^{-1}$.

Las tasas de calcificación (G , ec. 6) se pueden también determinar por el producto de la extensión lineal (X) por la densidad (D ; ec. 5). Para el caso de la extensión lineal, los corales del género *Orbicella* presentan una estrategia conocida como modulación del "estiramiento" (*stretching*) del crecimiento esquelético. Esta estrategia consiste en mantener extensiones esqueléticas constantes en condiciones ambientales adversas, que generen descensos en la calcificación de forma que el coral mantiene el crecimiento sacrificando densidad. Por lo anterior, en la esclerocronología de *O. faveolata* es válido asumir una tasa de extensión constante a lo largo de un año (Carricart Ganivet y Merino, 2001; Carricart-Ganivet, 2011).

Para estimar la variabilidad intra-anual de las tasas de densidad y calcificación se calculó la edad de cada medición dividiendo las posiciones de intervalo por la tasa de extensión anual. Se calcularon el espesor másico con la ecuación de calibración (3), la estimación de densidad (ecuación 1) y la tasa de calcificación (ecuación 2) en cada intervalo de medición (alrededor de 10 días). Las incertidumbres para estas variables en todos los intervalos se calcularon con un método de Monte Carlo (5×10^4 iteraciones). Con las tasas de calcificación estimadas en

las réplicas se calculó la incertidumbre relativa mediante el método de Monte Carlo. Mediante un ajuste de regresión polinomial (Cleveland et al, 1992; R Core Team, 2017) se construyó un modelo de crecimiento con la evolución de las densidades medias anuales y las tasas de calcificación de 30 años.

La evolución de las características esclerocronológicas en la serie de tiempo fue analizada mediante una regresión local “loess”, en la que el valor de la función suavizada se obtiene de una regresión polinomial con los datos vecinos más próximos, cuyo tamaño se controla mediante un parámetro denominado “span” (entre 0 y 1; Cleveland 1981).

1.5. Resultados

Esclerocronología e incertidumbres

Los diez transectos seleccionados para determinar la incertidumbre con la técnica de densitometría óptica en la laja BOC2-L3 se muestran en la Figura 1.3. Se obtuvo la curva de calibración del espesor másico a lo largo del estándar de aragonito (Fig.1.4). En el caso de la laja BOC2-L3-A, los coeficientes de la ecuación de calibración fueron:

$$M(g\ cm^{-2}) = a + b\ DO + c\ DO^2$$

$$a = -(1.69 \pm 0.03) 10^{-1};\ b = (2.63 \pm 0.01) 10^{-2};\ c = -(5.4 \pm 0.1) 10^{-5}$$

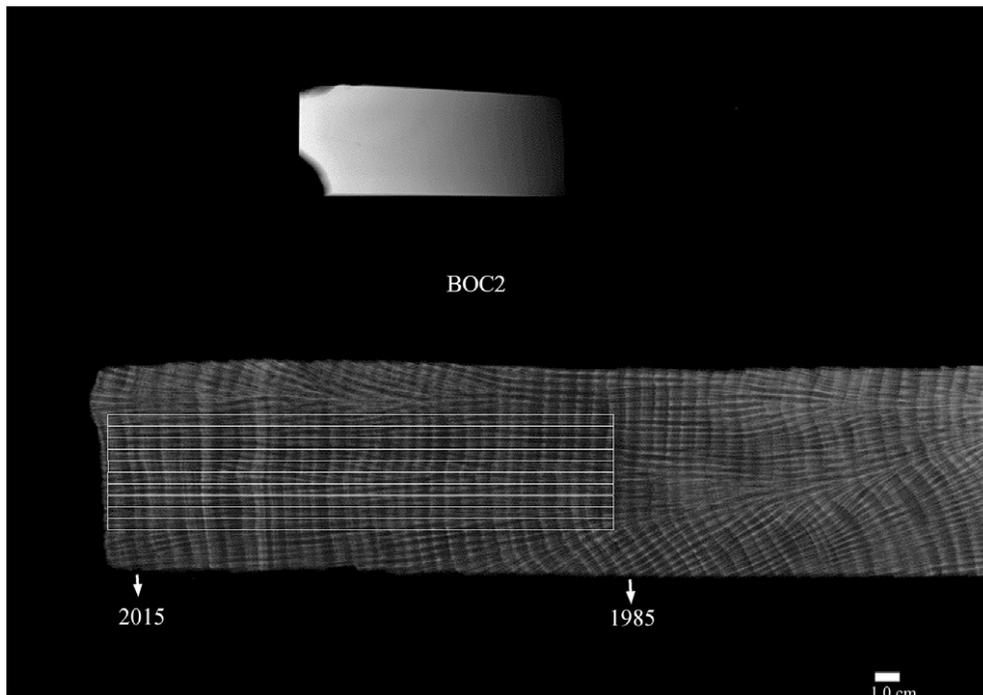


Figura 1.3. Transectos medidos en la laja BOC2-L3-A para análisis por densitometría óptica y determinación de incertidumbres. Serie de temporal: 1985-2015.

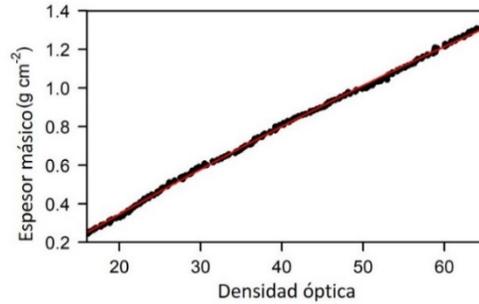


Figura 1.4. Curva de calibración obtenida de la cuña de aragonito en la radiografía BOC2-L3-A.

La incertidumbre de la densidad media se obtuvo a partir del espesor másico (M) para la densidad óptica media ($DO = 30.5$) y el grosor medio de la laja (0.910 ± 0.006 cm). Mediante un método de Monte Carlo (5×10^5 iteraciones) para los datos de la calibración de cuña y el grosor de la laja se determinó una densidad media de 0.640 ± 0.007 g cm⁻³, es decir, una incertidumbre relativa de tan solo 1.1%. Esta pequeña incertidumbre es el resultado de ajustar la calibración de la cuña a la región de interés, y debe estimarse para cada imagen de rayos X, ya que esta depende de las fuentes de radiación X, las condiciones de irradiación y la calidad de la imagen. La variabilidad en las mediciones del grosor de la laja fue de 0.64%.

Tasas de calcificación

Al utilizar el método de Monte Carlo con una tasa de extensión media (0.628 ± 0.007 cm), se determinó una G media de 0.402 ± 0.006 g cm⁻² año⁻¹, es decir, una incertidumbre relativa de solo 1.6% (Figura 1.5). Este número debe considerarse como una estimación razonable de la incertidumbre de medición de nuestra metodología para la medición de un solo punto, ya que no incluye la variabilidad esperada de DO para muestras reales de coral. Además, la incertidumbre de G depende de los detalles específicos de cada caso tales como: la calidad de la imagen, la calibración y la determinación del grosor de la laja.

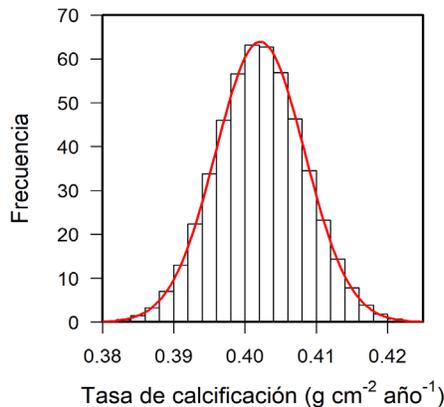


Figura.1.5. Histograma de simulaciones de Monte Carlo (5×10^5 iteraciones) de la tasa de calcificación usando valores medios de la laja BOC2-L3. La línea roja es la distribución normal equivalente.

Las densidades y las tasas de calcificación estimadas bajo una tasa de extensión constante se muestran en la Figura 1.6. La variabilidad general a 30 años en los registros de alta resolución temporal para las tasas de densidad y calcificación fue del 29% y 33%, respectivamente.

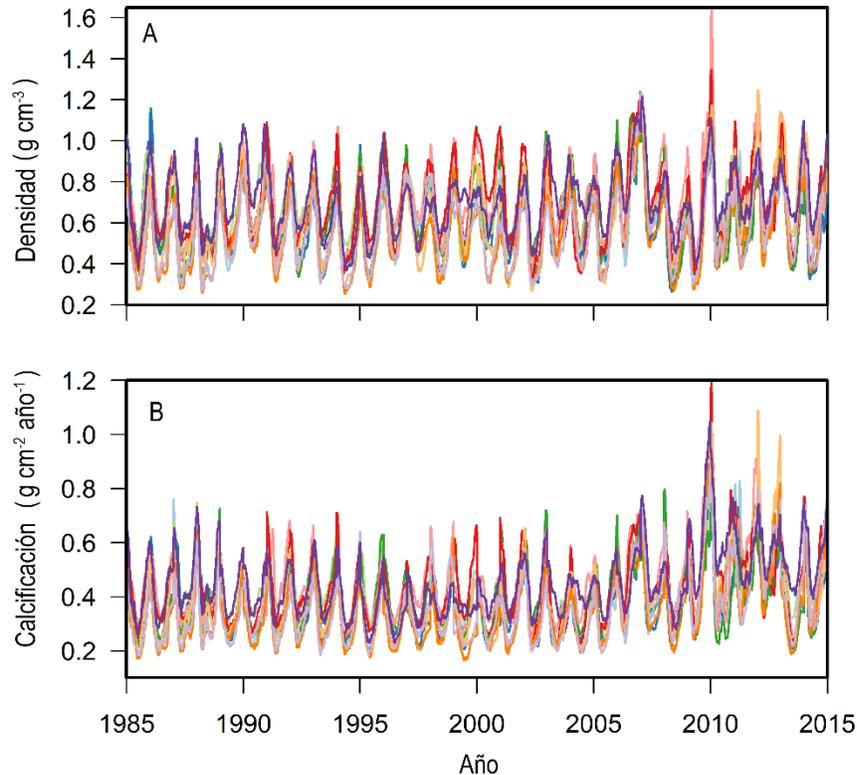


Figura 1.6. Densidad (A) y tasa de calcificación (B) en diez transectos del núcleo BOC2. Resolución temporal: ~ 10 días.

La variabilidad anual de las tasas de densidad y calcificación fue de 15% y 20%, respectivamente. Estos valores fueron significativamente más grandes que los correspondientes a una medición sobre un solo punto (1.1% para densidad y 1.6% para tasa de calcificación), donde no se consideró la variabilidad de la DO, pero consistentemente menores que en el registro de alta resolución que incluye la variabilidad interanual. Por lo tanto, estimamos que la variabilidad dentro de la banda (es decir, la causada por las irregularidades de las bandas individuales) fue del 12% para la densidad y del 16% para la tasa de calcificación, casi la mitad de la variabilidad general.

La evolución de las densidades medias anuales y las tasas de calcificación durante el período de 30 años se muestra en la Figura 1.7. La tasa de extensión promedio fue de 0.628 ± 0.007 cm año⁻¹, la densidad promedio de 0.640 ± 0.007 g cm⁻³ y la tasa de calcificación promedio de 0.402 ± 0.006 g cm⁻² año⁻¹. La densidad mostró un incremento ligero pero significativo (pendiente = 0.0030 ± 0.0006 g cm⁻³ año⁻¹, $p < 2 \cdot 10^{-6}$), con fluctuaciones de periodicidad irregular y dos máximos al final del registro (2007 y 2013). La tasa de calcificación mostró valores en aumento desde 2005, y un máximo claro en 2011-2012. En 2007, se observó un segundo máximo que concuerda con el primer máximo de densidad al final del registro.

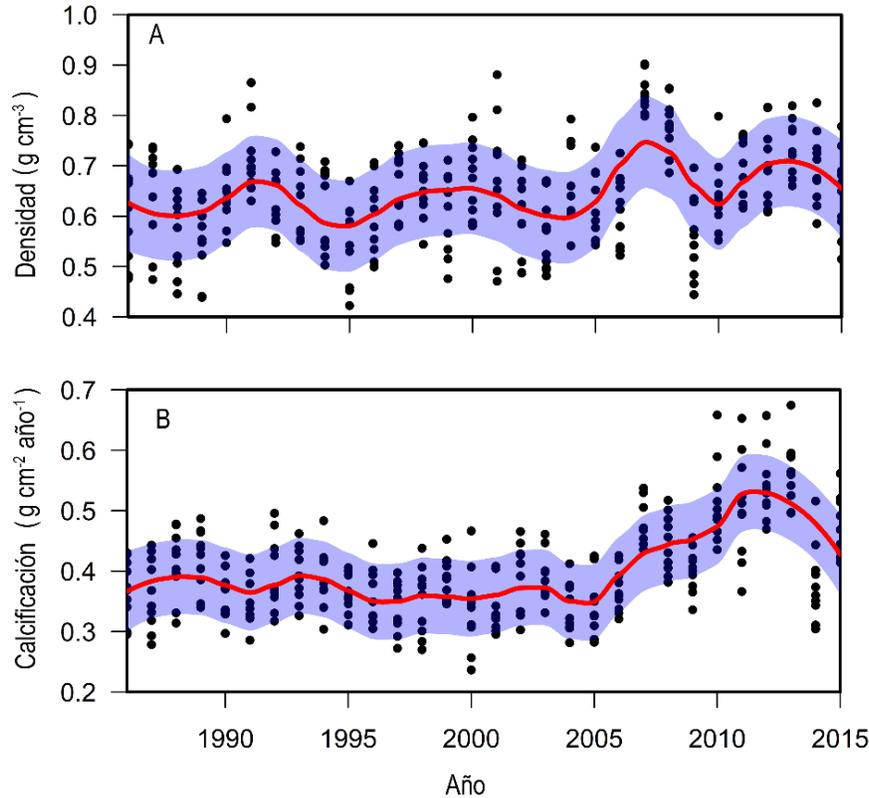


Figura 1.7. Descriptores anuales de calcificación en las réplicas de transectos del núcleo BOC2 de 1985 a 2015. A) Densidad. B) Tasas de calcificación. La línea roja es un ajuste de regresión polinómica local (loess, $\text{span}=0.3$), y el área sombreada cubre el intervalo de confianza del 95%.

1.6. Discusión

La incertidumbre reportada para el grosor de la laja (0.64%) es aproximadamente 200 veces mayor que la incertidumbre del instrumento, lo que se debe a la geometría irregular de la laja de coral y enfatiza la necesidad de estimar incertidumbres realistas para las mediciones de espesor. La incertidumbre de la tasa de extensión anual de BOC2 es del 1.1%, cercana a las incertidumbres reportadas por Barnes y Devereux (1988) para *Porites spp.* Una fuente de incertidumbre desconocida para la tasa de extensión es si la calcificación máxima siempre ocurre en el mismo momento del año, y se necesita más investigación en esta dirección.

El uso de exoesqueletos de coral como archivos ambientales requiere un buen conocimiento de las incertidumbres antes de proporcionar interpretaciones. Si bien las incertidumbres de la mayoría de los indicadores geoquímicos son bastante pequeñas, las variables de crecimiento del coral, como la densidad, la extensión y la tasa de calcificación no lo son. Usando el procedimiento descrito, la incertidumbre de medición de la tasa de extensión, la densidad y la tasa de calcificación fue de solo 0.011%, 1.1% y 1.6% respectivamente. Estos valores son más bajos que los reportados por Duprey et al. (2012, 3.32% para la densidad), probablemente debido a las diferentes especies estudiadas (*Porites sp.* y *Siderastrea siderea*, con cuñas de *T. squamosa*) y en general por la configuración y condiciones experimentales de las imágenes de rayos X.

En BOC2-L3, la variabilidad global de la densidad y las tasas de calcificación (Fig. 1.7), calculada a partir del análisis de 10 pistas adyacentes paralelas al eje de crecimiento (Fig. 1.5) fue alta (29% y 33%, respectivamente; Fig. 1.7). Esta variabilidad podría atribuirse a varias causas, incluidos los cambios ambientales y la variabilidad de las estructuras coralinas.

La aparición periódica de las bandas de alta densidad en *O. faveolata* está relacionada con el engrosamiento de subestructuras esqueléticas como los disepimientos endo y exto tecales, estas estructuras, por lo general pueden variar en densidad, pero su extensión lineal se mantiene relativamente constante (Dávalos-Dehullu et al., 2008). En un estudio reciente (Rippe et al., 2018) en transectos a lo largo del espacio exotecal entre las paredes de las coralitas de *Siderastrea siderea* y *Pseudodiploria strigosa*, las mediciones de densidad y calcificación resultan más bajas de lo que se esperaría si se toman en cuenta todas las características de la arquitectura esquelética. La medición de estas estructuras en las muestras de *O. faveolata* de La Bocana se detallan en el Capítulo 2.

Una pregunta fundamental es si la selección de diferentes pistas para la medición puede sesgar los resultados y, en consecuencia, la interpretación de los registros. La variabilidad promedio de las tasas de extensión fue de solo 1.1%, lo que sugiere que la selección de pistas contiguas no afectó esta variable en este núcleo por lo que se le puede considerar un indicador confiable. Sin embargo, los promedios anuales de densidad y tasa de calcificación presentaron una variabilidad del 15% y 20%, respectivamente. Por lo tanto, se puede concluir que la variabilidad de la densidad y la calcificación atribuible a las irregularidades de la banda fue del 12% y del 16%, respectivamente, es decir, casi la mitad de la variabilidad global. Estos valores pueden compararse con las mediciones en laboratorio de *Pocillopora spp.*, que reportan comportamientos similares en la densidad (11%) y mayores para la tasa de calcificación (17-23%; Tortolero-Langarica et al., 2017b). Sin embargo, la variabilidad depende en gran medida de la especie, la colonia, el sitio y las condiciones experimentales utilizadas como las descritas en estudios con tomografía computarizada (DeCarlo, 2017).

La variabilidad dentro de la banda refleja la variabilidad observada en las imágenes de rayos X de las estructuras del esqueleto, en particular de coralitos individuales. La variabilidad dentro de la banda se debe contemplar cuando se utilizan las variables de crecimiento para estudiar las condiciones ambientales del pasado. Se recomienda el uso de múltiples transectos (o la extensión de la superficie de la imagen analizada) para reducir significativamente la variabilidad inherente a la falta de homogeneidad de las bandas. Debe investigarse más a fondo si las mediciones de DO de los coralitos individuales mejorarían las incertidumbres de la densidad y las tasas de calcificación.

La alta variabilidad observada dentro de las bandas no impide reconstruir y cuantificar con éxito los procesos ambientales pasados, como los que podrían inferirse de la Fig. 1.7. De hecho, el registro de alta resolución de las tasas de densidad y calcificación (Fig. 1.6) es ciertamente consistente, y un examen cuidadoso podría conducir a inferencias de cambios a partir del valor máximo al final del período en las tasas de densidad y calcificación, que probablemente estén relacionadas con condiciones ambientales cambiantes y factores biológicos.

Para el caso de las reconstrucciones ambientales de temperatura la extensión esquelética presenta menor incertidumbre y se ha confirmado su uso como un buen indicador (Vásquez-

Bedoya et al., 2012) ; sin embargo, el análisis de la densidad y las tasas las reconstrucciones ambientales de temperatura calcificación no sólo hablan de la relación directa del crecimiento y la temperatura sino que describe la respuesta fisiológica con respecto a la distribución y el uso de esta energía en la construcción de las estructuras esqueléticas. Las variabilidades determinadas sugieren que los análisis estadísticos utilizados para hacer inferencias deben incluir una estimación de la variabilidad del crecimiento del coral, por ejemplo, a lo largo de una trayectoria horizontal de una laja.

Aunque los núcleos de coral individuales pueden proporcionar registros algo diferentes a los de las colonias vecinas, se debe considerar que las principales características y tendencias deben registrarse en diferentes núcleos de una ubicación en particular, o incluso en una región (Tortolero-Langarica et al., 2017a).

Entre otras cuestiones que se pueden considerar para futuras investigaciones en el campo de la incertidumbre en las tasas de calcificación de este organismo se pueden mencionar dos principales: (i) problemas de incertidumbre debidos a la irregularidad en la que se presentan los meses con temperaturas más cálidas y (ii) las diferencias de los patrones de calcificación que pueden presentarse al analizar diferentes ángulos de crecimiento en una misma colonia.

1.4. Conclusiones

Describimos la metodología utilizada para medir las tasas de extensión, las densidades y las tasas de calcificación en un núcleo de *O. faveolata* recolectado en el arrecife de coral de Puerto Morelos, México, con énfasis en la estimación de incertidumbres y variabilidad, que están escasamente reportadas.

La incertidumbre de medición para la tasa de extensión, la densidad y la tasa de calcificación fueron bajas (1.1%, 1.1% y 1.6%, respectivamente). Las variabilidades globales de densidad y las tasas de calcificación estimadas a partir de 10 transectos paralelos sobre el mismo núcleo fueron mucho más altas (29% y 33%, respectivamente), de las cuales casi la mitad se pueden atribuir a la variabilidad dentro de la banda. La variabilidad de la densidad y la tasa de calcificación están dominadas por la variabilidad del OD, inherente a la variabilidad de la imagen de rayos X causada por las macro y microestructuras de coral. Se necesita más investigación para reducir esta incertidumbre, como por ejemplo trabajar con superficies de análisis más grandes de cada laja de coral.

Las incertidumbres del crecimiento del esqueleto deben tenerse en cuenta al realizar reconstrucciones ambientales de los núcleos de coral. Si bien la variabilidad del crecimiento del coral no debe impedir la reconstrucción exitosa de las condiciones ambientales pasadas, debe considerarse cuidadosamente al hacer inferencias estadísticas.

CAPÍTULO 2

EL CRECIMIENTO DE CORALES HERMATÍPICOS COMO INDICADOR AMBIENTAL: 100 AÑOS DE CALCIFICACIÓN EN COLONIAS DE *Orbicella faveolata*

La deposición esquelética de los corales y sus tasas de crecimiento son afectadas por las características físico-químicas y ambientales del agua circundante, que interactúan a diferentes escalas temporales y espaciales (Helmle y Dodge, 2002). A pesar de existir una amplia diversidad de estudios sobre el crecimiento coralino, los registros a largo plazo tienden a ser escasos y, aunque valiosos, comúnmente provienen de una sola colonia de coral. Aunque existen corales grandes capaces de brindar registros que datan del siglo XVI, la mayoría de los registros largos de crecimiento tienden a comenzar a mediados del siglo XIX (Laugh y Cantin, 2014).

Si bien la disponibilidad de luz y las variaciones de temperatura juegan un papel determinante en el proceso de calcificación, las respuestas de los corales pueden ser heterogéneas y en ocasiones contradictorias. Mediante el análisis de los descriptores de calcificación se busca responder a las preguntas: ¿Las tasas de calcificación y sus variaciones reflejan lo que se mediría en otros corales del mismo sitio? ¿Cómo varía la respuesta de diferentes corales ante los mismos estímulos a lo largo del tiempo? Para responder a estas preguntas se evaluó la capacidad de *O. faveolata* de registrar la influencia de las condiciones ambientales en su proceso de calcificación.

En este capítulo se aborda el potencial de los descriptores de calcificación de corales hermatípicos como archivos ambientales, se presenta una revisión bibliográfica sobre estudios de esclerocronología en corales del Caribe y su interpretación con respecto a las influencias ambientales, se resumen las características generales de *O. faveolata* y se describe el crecimiento de dos colonias de esta especie a través de cien años en el sitio de La Bocana, en el arrecife coralino de Puerto Morelos.

2.1. El esqueleto coralino como archivo ambiental

Los patrones cíclicos que se presentan en la producción de estructuras esqueléticas de los corales hermatípicos permiten que cada capa de crecimiento actúe como una unidad de registro de condiciones ambientales (Cuif y Dauphin, 2005). Estos patrones son el resultado de la suma de los controles ambientales y la fisiología del organismo. El estudio del crecimiento esquelético (tasas de extensión y calcificación) y el análisis geoquímico de sus bandas de crecimiento (p.e. composición elemental, isótopos estables y radiactivos) pueden proporcionar indicadores útiles para reconstruir las características físico-químicas del agua en el momento de su formación.

La esclerocronología de corales permite analizar su crecimiento en períodos largos de tiempo. El desarrollo de esta disciplina ha proporcionado registros de calcificación en los océanos tropicales y subtropicales, permitiendo identificar la influencia de cambios ambientales que pueden ser de origen natural o antropogénico (Helmle y Dodge, 2011). Con estos registros

es posible realizar reconstrucciones ambientales en estas latitudes, donde otros geo-archivos, como los núcleos de hielo, están pobremente representados (Barnes y Lough, 1993).

Los estresores ambientales que pueden interrumpir la relación simbiótica entre los corales y sus microalgas incluyen temperaturas e irradiaciones elevadas, que resultan en una acumulación de daños en el fotosistema II (PSII) de los simbios, dando lugar al blanqueamiento (Iglesias-Prieto et al., 1997). La capacidad de los simbios para recolonizar al huésped después del blanqueamiento puede ser crítica para determinar si una colonia se recuperará o experimentará mortalidad (Rodríguez-Román et al., 2006). La inhibición de la reparación de proteínas en el PSII conduce a una foto-inhibición dependiente del calor, por lo que la tolerancia al blanqueamiento es una consecuencia de las altas tasas de reparación en relación con el foto-daño, en lugar de simplemente una respuesta a diferentes grados de daño (Takahashi et al., 2002). La disminución de la capacidad fotosintética tiene implicaciones directas en las tasas de calcificación (Colombo-Pallotta et al., 2010).

Experimentos de laboratorio y observaciones de campo han demostrado que las tasas de crecimiento y calcificación del coral aumentan con el incremento de la temperatura hasta que se alcanza un umbral de temperatura a partir del cual las tasas de crecimiento disminuyen (Clausen y Roth, 1975; Bessat y Buigues, 2001; Marshall y Clode, 2004; Wórum et al., 2007; Carilli et al., 2009a; Lough y Cantin, 2014). La determinación de umbrales a diversos estresores ambientales mediante estudios de laboratorio permite conocer mejor los comportamientos de estos organismos. Sin embargo, la interpretación de los resultados es difícil debido a (i) alcances limitados de estudios individuales por colonia con pequeños tamaños de muestra y un número limitado de especies, (ii) grandes diferencias de la magnitud y duración de la exposición a factores estresantes (Pandolfi et al., 2011), y (iii) la variación natural entre los corales y su respuesta a los cambios ambientales (Kronder et al., 2018).

Debido a que la intensidad y la duración de las anomalías de temperatura son variables importantes durante el blanqueamiento, el programa Coral Reef Watch (CRW) de la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOAA) monitorea la temperatura por satélite para determinar “puntos clave de blanqueamiento” denominados HotSpot. Estos son anomalías positivas que miden la ocurrencia del estrés térmico causado por temperaturas anormalmente altas, está basado en los máximos de las medias mensuales de la TSM en una región y proporciona la intensidad instantánea del estrés térmico. Sin embargo, son los efectos acumulativos de ese estrés los que impulsan la respuesta fisiológica coralina, por lo que se ha desarrollado un índice de estrés térmico llamado “Grados de calentamiento por semana” (DHW, por sus siglas en inglés), que es la acumulación de HotSpots de 1 °C o más a través de un período de 12 semanas y ha sido el predictor más fuerte del blanqueamiento masivo de corales. Un HotSpot de 1 °C es equivalente a un DHW y el blanqueamiento significativo ocurre alrededor de cuatro DHW (Strong et al., 2011).

La mayor parte de la elevación actual de la temperatura de la superficie del mar (TSM) ha ocurrido desde aproximadamente 1950, por lo que es posible utilizar las tasas de calcificación previas como línea base para determinar cambios en la historia de la calcificación de los corales ante el cambio climático antropogénico (Laugh y Cantin, 2014). Como respuesta a las oscilaciones climáticas de largo plazo se han reportado variaciones en las tasas de crecimiento de *Siderastrea siderea* que siguen la variabilidad multidecadal de la TSM en Yucatán, Bahamas y Belice (Saenger et al., 2009; Vásquez-Bedolla et al., 2012). Sin

embargo, la relación entre las tasas de crecimiento y la temperatura no siempre es inversa ni está estrechamente correlacionada.

La falta de sincronía entre el crecimiento y las anomalías de la TSM puede deberse a la influencia de otros factores como la alteración física, cambios en la escorrentía y enriquecimiento de nutrientes (Kwiatkowsky et al., 2013). Diversos estudios describen la influencia de procesos regionales y locales como directrices de las variaciones del crecimiento coralino en algunas zonas del Caribe. Por ejemplo, en la zona de Barbados se han observado disminuciones en las tasas de extensión lineal de *Orbicella annularis* relacionados a un gradiente de eutrofización (Tomascik, 1990). En Florida, la misma especie ha presentado variaciones de crecimiento atribuidas al incremento de nutrientes por descargas de agua residual (Hudson et al., 2014). El incremento de la actividad volcánica y las emisiones atmosféricas de aerosoles, que disminuyen la irradiación necesaria para la fotosíntesis, han sido relacionados con períodos fríos de las anomalías climáticas de la Oscilación Multidecadal Atlántica (AMO, por sus siglas en inglés; Booth et al., 2012). Estudios con *Siderastrea* y *O. faveolata* en el Caribe occidental (Belize y Panamá) son consistentes con la hipótesis de que la TSM y las emisiones de aerosoles son determinantes en los patrones de crecimiento (Kwiatkowsky et al., 2013).

La heterogeneidad a lo largo de gradientes ambientales puede ser un factor determinante que se debe considerar al interpretar y comparar tasas de crecimiento. Por ejemplo, la profundidad del agua influye en la cantidad de luz disponible: las tasas de extensión y calcificación lineal tienden a disminuir al aumentar la profundidad, mientras que la densidad esquelética aumenta. Las tasas óptimas de crecimiento de coral en especies masivas de coral ocurren a una profundidad de aproximadamente 10 m (Laugh y Cantin, 2014). Otros factores que pueden influir en la variabilidad de los registros de calcificación son: etapas de vida, tasas de crecimiento, formas, densidades esqueléticas, genotipos, especies, latitudes (Kronder et al., 2018).

A pesar de los avances sobre la comprensión del proceso de calcificación en corales masivos, su modulación bajo diferentes, y a menudo complejas, condiciones ambientales es limitada, por lo que la información que pueden brindar a largo plazo es una herramienta poderosa para evaluar las respuestas de la calcificación ante cambios ambientales en el pasado.

2.2. Características de *O. faveolata*

El coral hermatípico *O. faveolata* presenta un crecimiento masivo ideal para obtener registros anuales y es considerado como uno de los constructores arrecifales más importantes en el Caribe (Álvarez-Filip et al., 2013; Carilli et al., 2010a). Sus características de crecimiento han permitido realizar estudios paleoambientales y de contaminación antropogénica (Cruz-Piñón et al., 2003; Gischler y Oschmann, 2005; Carilli et al., 2009a; Carricart-Ganivet et al., 2012; Flannery y Poore, 2013; Rico, 2014; Horta-Puga y Carriquiry, 2014).

La formación cíclica del esqueleto en el género *Orbicella* está determinada por la aparición de disepimentos, placas delgadas horizontales que aíslan la superficie del esqueleto que ocupa el tejido coralino (Dávalos-Dehullu et al., 2008). La teca es una pared semicircular de esqueleto que rodea al pólipo formando el cáliz. Los disepimentos crecen dentro y fuera del cáliz dando lugar a disepimentos endotecales o exotecales (Fig. 2.1).

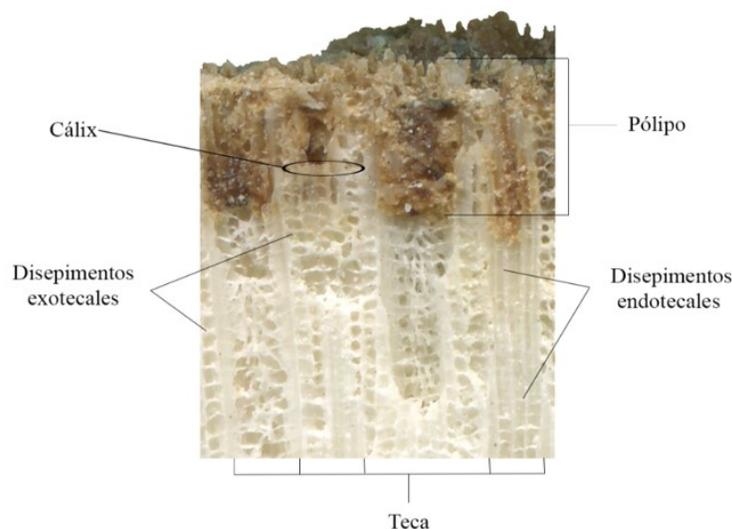


Figura 2.1 Anatomía de la estructura esquelética coralina en *O. faveolata*.

La periodicidad del crecimiento en el género *Orbicella* es controlada por el efecto de la luz y la temperatura, y se expresa en los cambios en el espesor de los disepimentos exotecales. Este espesor tiene implicaciones para la interpretación de registros temporales, pues el espacio entre disepimentos exotecales se mantiene sin cambios a lo largo de las bandas de alta y baja densidad, lo que permite proponer que hay una formación rítmica de estas estructuras vinculadas de alguna manera a los ciclos lunares (Dávalos-Dehullu et al., 2008). Mediante análisis de las estructuras esqueléticas de *O. faveolata* se puede cuantificar el número de disepimentos entre las bandas de alta densidad (Winter y Sammarco, 2010).

En la zona de Akumal, Q. Roo, se han reportado diferencias en los patrones de crecimiento en colonias de *O. faveolata* en un gradiente de 30 m de profundidad, indicando que la disminución de la irradiancia aumenta el grosor de los disepimentos exotecales, lo que influye en las tasas de extensión esquelética y de calcificación (Gutiérrez, 2017). En el Caribe mexicano se han encontrado relaciones inversas significativas entre las tasas de calcificación recientes y TSM para *Porites asteroides*, *O. faveolata* y *Montastraea franski*. Para elevaciones de 1 °C en la TSM promedio, *Porites spp.* disminuye su tasa de calcificación en 0.40 g cm⁻² año⁻¹, mientras que *Orbicella* y *Montastraea spp.* disminuyen en 0.12 g (Carricart-Ganivet et al. 2012).

En un extenso estudio con 92 núcleos de 75 a 150 años de *O. faveolata* colectados en distintos sitios del Arrecife Mesoamericano, se observaron bandas de estrés de alta densidad en el 95% de las muestras, asociada con eventos de blanqueamiento de 1998, así como una marcada disminución en las tasas de extensión y un aumento en la densidad esquelética después de esa fecha (Carilli et al., 2010a). El evento de 1998 no tuvo precedentes en el siglo pasado y la magnitud del impacto en el crecimiento del coral estuvo mediada por factores estresantes locales crónicos que disminuyeron los niveles de tolerancia térmica (Laugh y Cantin, 2014).

Hasta la fecha, parece que la ocurrencia y desaceleración en las tasas de crecimiento se deben en gran medida al aumento de la TSM (Laugh y Cantin, 2014). Estudios recientes de *O. faveolata* en el Caribe indican (i) tendencias opuestas entre la densidad esquelética y la tasa

de extensión, correlacionadas significativamente con el índice AMO (Helmle et al., 2011 y Lizcano-Sandoval et al., 2019), y (ii) una mayor sensibilidad de los corales más alejados a la costa o en arrecifes frontales a las variaciones globales.

Finalmente, otro factor que puede inducir variabilidad en las respuestas fisiológicas en esta especie es la capacidad de albergar diversas comunidades de filotipos de *Symbiodinium*, que han sido relacionados con diferentes capacidades de fotoaclimatación y recuperación ante eventos de estrés (Kemp et al., 2014).

2.3. Método

Colecta y fechado

En verano de 2016 se colectaron dos núcleos (BOC1 y BOC2) de distintas colonias del coral *O. faveolata* a ~7.0 m de profundidad en el sitio de La Bocana (20°52.490' N, 86°51.044' O). En la perforación se utilizó un taladro hidráulico sumergible conectado a un compresor en borda con una broca diamantada de 10 cm de diámetro y 1.50 m de largo (Fig. 2.2).

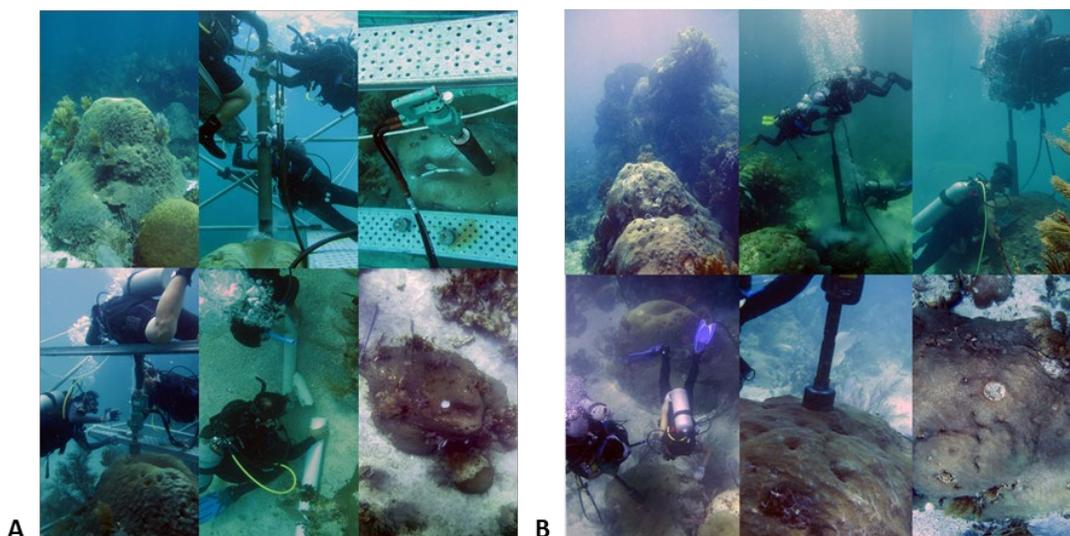


Figura 2.2 Colecta de los núcleos BOC1 (A) y BOC2 (B), en el sitio de La Bocana durante 2016, Laguna Arrecifal de Puerto Morelos.

El criterio de selección de las colonias fue la forma de crecimiento, priorizando colonias (i) con crecimiento regular, que permitiera la extracción de núcleos de aproximadamente 1 m de longitud siguiendo el eje principal de crecimiento, y (ii) que no presentaran signos de enfermedades evidentes en el tejido. La región apical de ambas colonias se situó a los 5.5 m de profundidad y las colonias se encuentran situadas a 2 m de separación entre ellas (Fig. 2.1).

Una vez obtenidos los núcleos, se insertó un tapón de concreto del diámetro del núcleo para evitar la bioerosión de la colonia por organismos horadadores y proveer un sustrato que permita el crecimiento coralino. Las colonias fueron monitoreadas mensualmente para registrar su recuperación en la zona de perforación mediante fotografía digital (Anexo I).

Los núcleos fueron cortados a lo largo con una sierra diamantada para obtener lascas de ~1.0 cm de grosor. Cada laca fue enjuagada con agua y fotografiada con una cámara digital Canon (PowerShot G7). Se obtuvieron imágenes digitales de las lascas mediante un escáner EPSON (Perfection V330). Finalmente, fueron secadas en un horno a 60° C durante 24 h.

Densitometría óptica

Se obtuvieron imágenes digitales de rayos X a lo largo de las lascas para su análisis por densitometría óptica de acuerdo con los métodos descritos en el capítulo uno. Se trazaron transectos paralelos a las bandas de alta densidad de 4 mm de espesor y diferentes longitudes para obtener la DO a lo largo de las lascas.

Series temporales de crecimiento

Con la DO, se determinaron las bandas anuales de alta densidad a lo largo de las lascas de BOC1 y BOC2. Con la distancia entre bandas de alta densidad se determinaron las series temporales de 100 años con sus respectivas tasas de extensión, densidad promedio y tasa de calcificación. Para cada registro se realizó un análisis cualitativo preliminar en función de sus características propias (máximos, mínimos, zonas de comportamiento homogéneo).

Para comparar la variabilidad del crecimiento en ambos núcleos se evaluó la normalidad de las series temporales mediante una prueba Shapiro-Wilk. Las varianzas fueron evaluadas mediante pruebas F-Fisher y se realizaron pruebas de T-Student desapareadas para las series de tasa de extensión y densidad, y prueba de Wilcoxon para las tasas de calcificación.

Medición de disepimentos exotocales

Las imágenes digitales fueron analizadas con el software ImageJ para medir el número y longitud de disepimentos exotocales en 100 transectos anuales a lo largo de las lascas de cada núcleo. La longitud de los transectos se determinó con base en los promedios decadales de extensión lineal asumiendo que cada transecto equivale a un año de crecimiento. Se realizó un análisis de varianza ANOVA de una vía para estudiar las diferencias en el número de disepimentos con una resolución decadal.

Índice maestro

Para las dos series de tasa de calcificación se elaboraron cronologías basadas en el índice maestro (Tomascik, 1990) calculado a partir de la fórmula:

$$I = \frac{G}{P} \quad (7)$$

donde los valores de la tasa de calcificación (G) son divididos entre el promedio de la tasa de calcificación (P) de toda la serie. El índice (I) permite observar los años en los que la calcificación se registró por encima y por debajo de la media.

Estimación de irradiancia y exposición

Para estimar la irradiancia recibida en la superficie apical de cada colonia se obtuvieron ciclos diurnos instalando sondas Hobo (Onset HOBO UA-002-64) calibradas con un equipo LICOR (LI-1500) en los sitios de perforación.

Análisis de frecuencias y tendencias

La mayoría de los métodos matemáticos que examinan las periodicidades en la frecuencia, como el análisis de Fourier, asumen implícitamente que los procesos subyacentes son estacionarios en el tiempo. Las Transformadas Wavelet (TW) transforman las series temporales al espacio de tiempo-frecuencia y permiten identificar periodicidades intermitentes localizadas en el tiempo. Para este propósito se usó una TW Continua (TWC). A partir de la TWC de dos series temporales es posible modelar una TW de Correlación, que describe su poder (intensidad de frecuencia) común y su fase relativa en el espacio de tiempo-frecuencia, y una TW de Coherencia, que muestra coherencias significativas incluso cuando el poder común es bajo (Grinsted et al., 2004). Para comparar las frecuencias entre las tasas de calcificación se modeló su TW de coherencia.

Para estudiar los cambios de tendencia en las tasas de calcificación, se utilizó el modelo *Piece Wise* (Toms y Lesperance, 2003), que permite ubicar cambios abruptos en las series de tiempo y determinar los cambios de tendencia. Sin embargo, la interpretación de las tendencias puede variar dependiendo de los diferentes tipos de suavizados que se apliquen a las series de datos, por lo que también se aplicaron análisis “Significant Zero Crossing” (*SiZer*) basado en estadística no paramétrica, y que aproxima diferentes funciones de suavizado y sus derivadas. A partir de una familia de suavizados, el modelo examina el cambio de las funciones de respuesta en el rango de la variable explicativa (Sonderegger et al., 2009).

2.4. Resultados

Descriptores de calcificación y series de tiempo

Los núcleos colectados y los transectos utilizados en las imágenes de rayos X para determinar su fechado y las características esclerocronológicas se muestran en la Figura 2.3. La base de datos de ambos núcleos se incluye en el Anexo II.

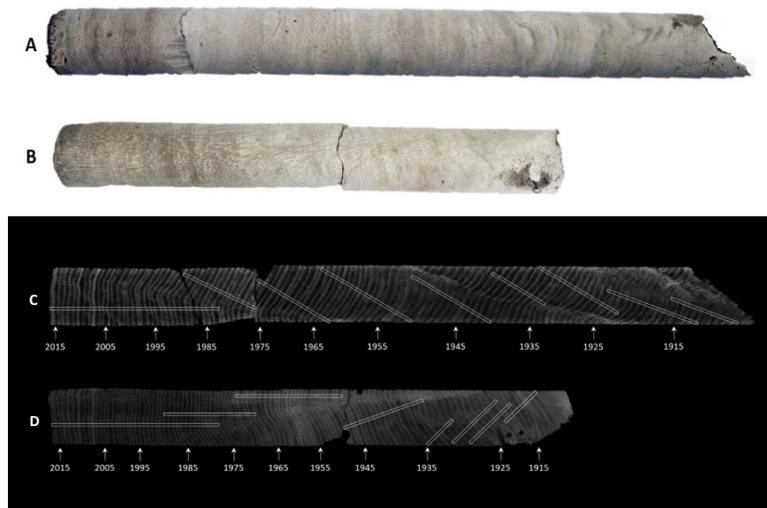


Figura 2.3. Núcleos BOC1 (A) y BOC2 (B) colectados en La Bocana. Fechado y transectos para medición de DO en las radiografías de las lajas BOC1 (C) y BOC2 (D).

Las series temporales que describen las características esclerocronológicas se presentan en la Figura 2.4. Los registros mínimos y máximos en las tasas de calcificación, así como las medias anuales de densidad y tasa de extensión en ambos núcleos se muestran en la Tabla 2.1.

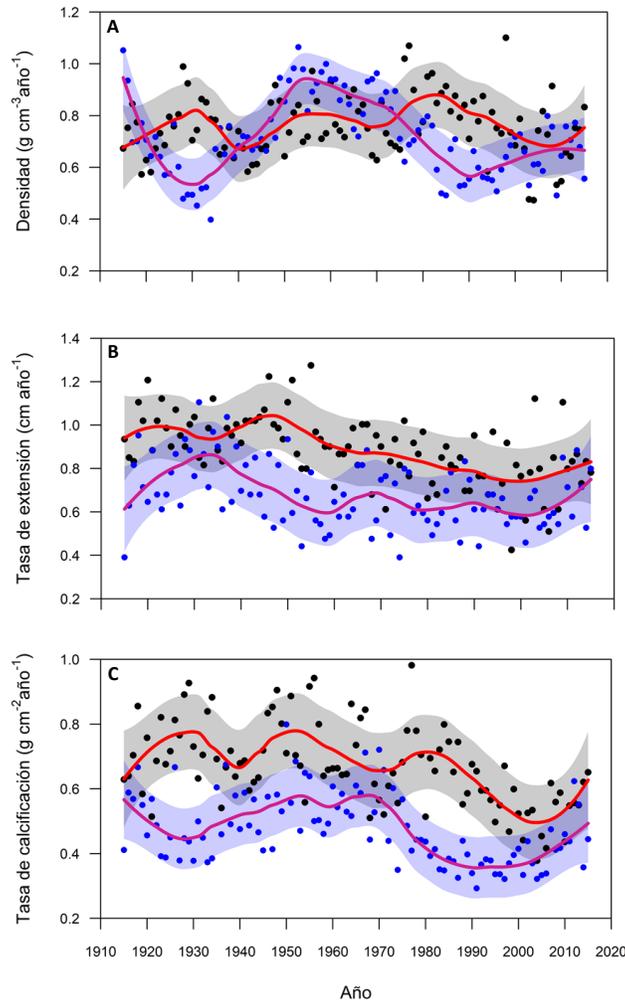


Figura 2.4. Series de tiempo de las variables de crecimiento de las colonias BOC1 (negro) y BOC2 (azul): (A) densidad anual, (B) tasa de extensión y (C) tasa de calcificación. Las líneas y sus respectivas incertidumbres corresponden a un suavizado loess (span = 0.3).

Tabla 2.1. Promedios de extensión, densidad y tasas de calcificación para ambos núcleos (1915-2015).

Núcleo	Extensión (cm año ⁻¹)	Densidad (g CaCO ₃ cm ⁻³)	Tasa de calcificación (g CaCO ₃ cm ⁻² año ⁻¹)		
			Media	Máximas - año	Mínimas - año
BOC1	0.89 ± 0.16	0.76 ± 0.12	0.67 ± 0.13	0.93 ± 0.12 - 1929	0.38 ± 0.15 - 2004
				0.94 ± 0.10 - 1956	0.42 ± 0.10 - 2006
				0.98 ± 0.04 - 1977	0.44 ± 0.20 - 2010
BOC2	0.68 ± 0.15	0.72 ± 0.15	0.48 ± 0.08	0.80 ± 0.09 - 1950	0.29 ± 0.04 - 1991
				0.71 ± 0.10 - 1967	0.32 ± 0.08 - 1997
				0.72 ± 0.04 - 1970	0.32 ± 0.07 - 2004

Las tasas de extensión en ambos núcleos mostraron una distribución normal (Shapiro-Wilk, $p > 0.05$), y no se encontraron diferencias significativas entre sus varianzas (F-Fisher; $p > 0.05$, $F = 1.1$). Sin embargo, hay una diferencia significativa entre sus medias (T-Student, $p < 0.001$, $t = 9.7$; Fig. 2.5 A). Las densidades también mostraron una distribución normal (Shapiro-Wilk, $p > 0.05$), diferencias significativas entre sus varianzas (F-Fisher, $p < 0.05$, $F = 0.64$) y diferencias entre sus medias (T-Student, $p < 0.05$, $t = 2.45$; Fig. 2.5 B). Las tasas de calcificación del núcleo BOC2 no presentaron una distribución normal (Shapiro-Wilk, $p < 0.01$), las varianzas de las densidades entre ambos núcleos no presentaron diferencias significativas (F-Fisher, $p > 0.05$), y sus medias fueron significativamente diferentes (Wilcoxon, $p < 0.05$; Fig. 2.6 C).

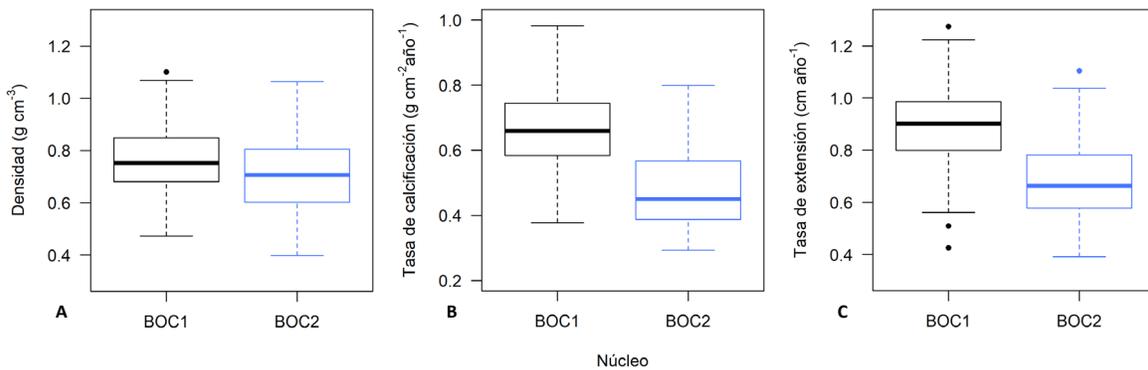


Figura 2.5. Diagrama de cajas de densidad (A), tasa de extensión (B) y tasa de calcificación (C) durante 100 años de crecimiento (1915-2015) en dos núcleos (BOC1 y BOC2) de *O. faveolata* en La Bocana.

El índice máster (Fig. 2.6) muestra que la calcificación en el núcleo BOC1 mantuvo períodos largos con calcificación por encima de la media de 1915 a 1990 (con dos mínimos en 1940 y 1973) y valores por debajo de la media de 1990 a 2015 (con un mínimo en 2004). De forma aproximadamente similar, el núcleo BOC2 presentó calcificación por encima de la media de 1915 a 1975 (con dos máximos en 1956 y 1977 y un mínimo en 1919) y un marcado período por debajo de la media de 1970 a 2015 (con un mínimo en 1998).

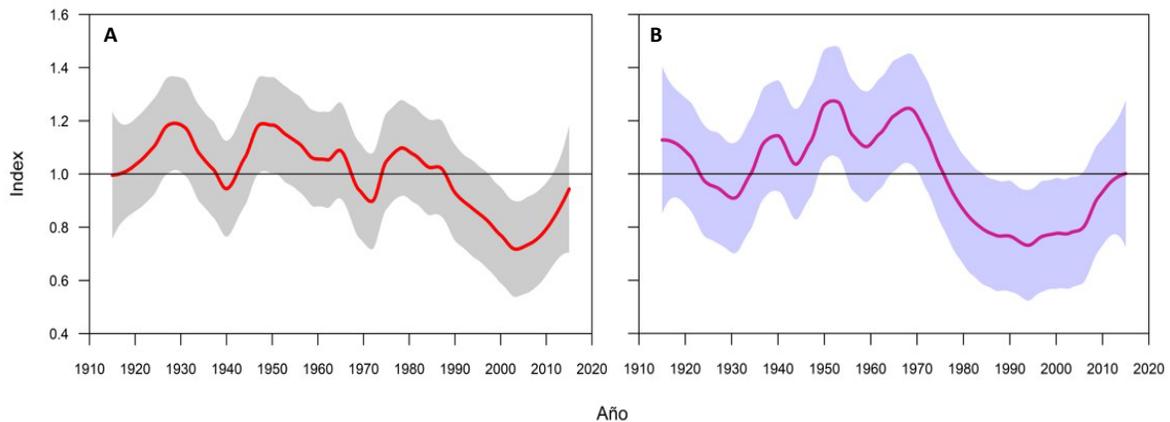


Figura 2.6. Índice máster de las tasas de calcificación de 1915 a 2015. BOC1 (A) y BOC2 (B) con suavizado loess ($span = 0.3$).

Disepimentos exotecales

El promedio anual de disepimentos exotecales por década presentó un intervalo entre 11 ± 1 y 12 ± 1 disepimentos en ambos núcleos (Fig. 2.7). La media anual en el número de disepimentos exotecales en ambos núcleos fue de 12 ± 1 (Fig. 2.8 A). Las distribuciones fueron no normales (Shaphiro-Wilk; $W = 0.89$, $p < 0.001$). Las distancias entre disepimentos no se ajustaron a una distribución normal (Shaphiro-Wilk; $p < 0.05$), no se encontraron diferencias significativas entre las varianzas de ambos núcleos (F-Fisher, $p > 0.05$), pero sus medianas presentaron diferencias significativas (Wilcoxon; $p < 0.05$). La distancia promedio entre disepimentos fue de 0.07 ± 0.02 y 0.05 ± 0.01 mm en BOC1 y BOC2, respectivamente (Fig. 2.8 B).

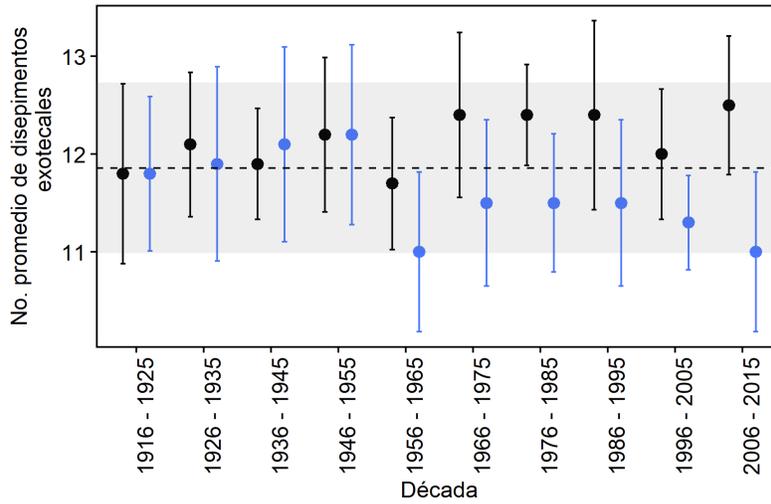


Figura 2.7. Promedio de disepimentos exotecales por año con resolución decadal. Los puntos negros corresponden al núcleo BOC1 y los azules corresponden al núcleo BOC2, la línea discontinua corresponde al promedio total y su sombreado a la desviación estándar (11.9 ± 0.9).

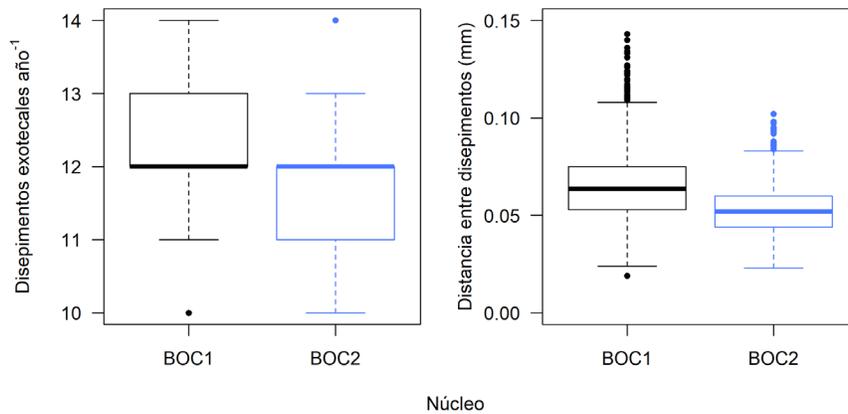


Figura 2.8. Diagrama de cajas de (A) disepimentos exotecales por transecto en cada núcleo ($n=100$) y de (B) distancias promedio entre disepimentos exotecales ($n = 1214$ y 1159 para BOC1 y BOC2, respectivamente).

2.5. Discusión

La mayoría de las características esclerocronológicas de ambos núcleos, y en particular en el núcleo BOC2, presentaron los valores más bajos reportados en la literatura para *O. faveolata* (Tabla 2.2). Inclusive, son más bajas que en corales de la misma especie colectados en otras zonas del mismo arrecife (Quiroga, 2014) y que los reportados para para algunos corales de Florida y Puerto Rico (Helmle et al., 2011; Marshal, 2017).

Tabla 2.2. Variables de calcificación mediante densitometría óptica reportados para *O. faveolata*.

Sitio	No. de núcleos	Serie temporal	Tasa de extensión (cm año ⁻¹)	Densidad promedio (gCaCO ₃ cm ⁻²)	Tasa de calcificación (gCaCO ₃ año ⁻¹)	Profundidad (m)	Referencia
Virgin Islands, E.U.	3	2002-2006	1.26	-	-	10	Saenger et al., 2009
		1995-2000	1.01	-	-	1	
		1997-2000	0.8	-	-	1	
Belice y Hoduras	92	1948 -2015	0.8	-	-	-	Carilli et al., 2010a
Pulasky Reef, E.U.	1	1991-2008	0.83 ± 0.17	-	-	1.5	De Long et al., 2011
Florida Keys, E.U.	7	1937-1996	0.91 ± 0.06	-	0.79 ± 0.07	-	Helmle et al., 2011
Mahahual, México	3	1977-2005	-	-	0.96	3	Carricart-Ganivet et al., 2012
Chinchorro, México	8	1986-2009	-	-	0.97	3	
Veracruz, México	1	1835-2002	1.12 ± 0.23	-	-	7	Horta-Puga y Carriquiry 2014
P. Morelos, México	10	1993-2010	0.73 ± 0.3	1.39 ± 0.06	1.00 ± 0.6	-	Quiroga, 2014
Little Conch	12	2004-2013	0.73 ± 0.02	1.25 ± 0.01	0.97 ± 0.03	5-6	Manzanello et al., 2015
Cheeca Rocks Florida, E.U.	11	2004-2013	0.89 ± 0.07	1.34 ± 0.02	1.1 ± 0.08	4-5	
La Praguera, Puerto Rico	14	1973-2004	0.71 ± 0.15	0.97 ± 0.09	0.68 ± 0.13	4.5-8	Marshal, 2017
A. Serrato, Colombia	5	1963-2015	0.96 ± 0.11	1.08 ± 0.08	1.02 ± 0.12	4 - 9	Lizcano-Sandoval et al., 2019
P. Morelos México							
BOC1	2	1915-2015	0.89 ± 0.16	0.76 ± 0.12	0.67 ± 0.13	7	Este estudio
BOC2			0.68 ± 0.15	0.72 ± 0.15	0.48 ± 0.08		

El sitio de La Bocana está caracterizado por una alta variabilidad de flujos hidrológicos, es una zona de alta energía con oleaje y corrientes intensas, por lo que las colonias que se desarrollan en ese sitio están sometidas a constantes cambios por la entrada y salida de agua del sistema lagunar (Coronado et al., 2007). Es posible que esta condición tenga implicaciones en las tasas de erosión en comparación con los reportados por Quiroga (2014), colectados en zonas más profundas y de menor energía.

La proximidad a la que se encuentran ambas colonias (~ 2m) permite suponer que no existen diferencias de temperatura. Sin embargo, la colonia BOC1 se encuentra relativamente aislada, mientras que la colonia BOC2 se encuentra situada justo a un lado de otra colonia de mayor tamaño (~ 4 m de altura). A pesar de esta condición, los registros de irradiancia del ciclo diurno permiten descartar algún efecto por la irradiancia recibida durante el crecimiento de las dos colonias. Los valores medidos no se ajustaron a una distribución normal (Shapiro - Wilk, $p < 0.05$), no presentaron diferencias significativas entre las varianzas (F-Fisher, $F = 1.034$, $p > 0.5$) ni entre las medianas (Wilcoxon, $p > 0.5$).

La variación en la diversidad de ensamblajes de las comunidades de algas simbiotas dentro de los corales es determinante en la capacidad fisiológica inherente para la fotosíntesis y sus respuestas a los cambios ambientales (Roth, 2014). Es probable que parte de la variabilidad entre las colonias de La Bocana sea debida a diferencias entre sus comunidades y densidades de simbiotas, y por lo tanto reflejen una respuesta a diferente escala temporal ante los eventos de estrés a lo largo de los últimos 100 años.

La diferencia entre las distancias de los disepimentos de BOC1 y BOC2 no es estadísticamente significativa, por lo que el promedio anual de disepimentos exotecales es consistente con la hipótesis de una influencia de los ciclos lunares en la formación de estas estructuras en *O. faveolata* (Dávalos-Dehullu et al., 2008; Winter y Sammarco, 2010).

El análisis WL de coherencia entre las tasas de calcificación de BOC1 y BOC2 (Fig. 2.9) muestra qué periodicidades están correlacionadas en función del tiempo, y si éstas están en fase. Las épocas con mayor coherencia se dan en los años 20-30 (periodicidad de unos 6 años, en anti-fase) y en los años 80 (periodicidad de 3 años, en anti-fase). El índice máster muestra un valor por debajo del promedio que inicia en 1990 en BOC1 y en 1980 en BOC2, y los valores más bajos en la tasa de calcificación de ambas colonias se presentaron durante los años más recientes (1990 – 2015; Figs. 2.5 y 2.7). La presencia de una anti-fase sugiere que ambas colonias respondieron con un retraso entre ellas (Grinsted et al., 2004).

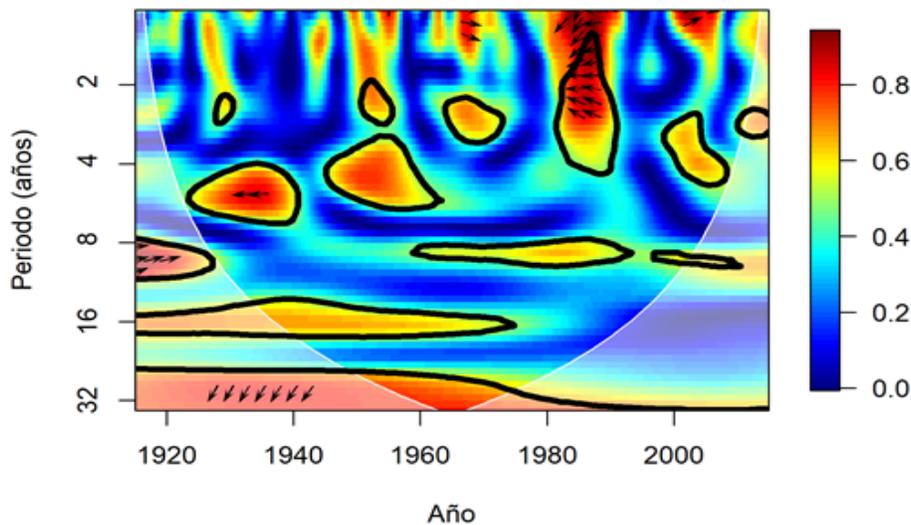


Figura 2.9. Análisis wavelet de coherencia entre las series temporales de tasa de calcificación de los núcleos BOC1 y BOC2.

Los decensos en el crecimiento de ambas colonias coinciden con la ocurrencia de eventos de estrés térmico registrados para el Caribe. Los acontecimientos más relevantes se han presentado durante 1998, 2005, 2010, 2011 y del 2014 al 2017. Los años 2005 y 2010 tuvieron la más alta tensión de calor presentando valores semanales $\geq 4^{\circ}\text{C}$ (DHW) y se pueden considerar como los dos periodos más críticos en el Caribe hasta la fecha (Muñiz-Castillo et al., 2019).

La severidad del impacto de los eventos de estrés térmico en las tasas de crecimiento del coral parece depender de la variabilidad ambiental natural del arrecife, y de estresores locales como la calidad del agua. Descensos similares en las tasas de calcificación de colonias de *O. faveolata* en la costa de Belice contrastan con tendencias diferentes en colonias de Atolones lejanos a la costa y en el este de Honduras estas diferencias pueden deberse a la dinámica local de la calidad del agua o a una menor resistencia de los corales a una temperatura del océano en aumento (Carilli et al., 2010a).

En relación con el comportamiento global de las tendencias de calcificación, el modelo *Piece Wise* identificó un punto de inflexión de la tasa de calcificación similar para ambas colonias: 1955 para BOC1 y 1956 para BOC2 (Fig. 2.10, A y B). Estas fechas son próximas al inicio de la gran aceleración, y al inicio del incremento reciente de las temperaturas globales, después de la pausa de los años 40. El calentamiento del sistema climático a partir de los años cincuenta es inequívoco y muchos de los cambios observados no tienen precedente en décadas y milenios (IPCC, 2013). Sólo las tendencias después de las inflexiones son significativas (Tabla 2.3), evidenciando una disminución de las tasas de calcificación.

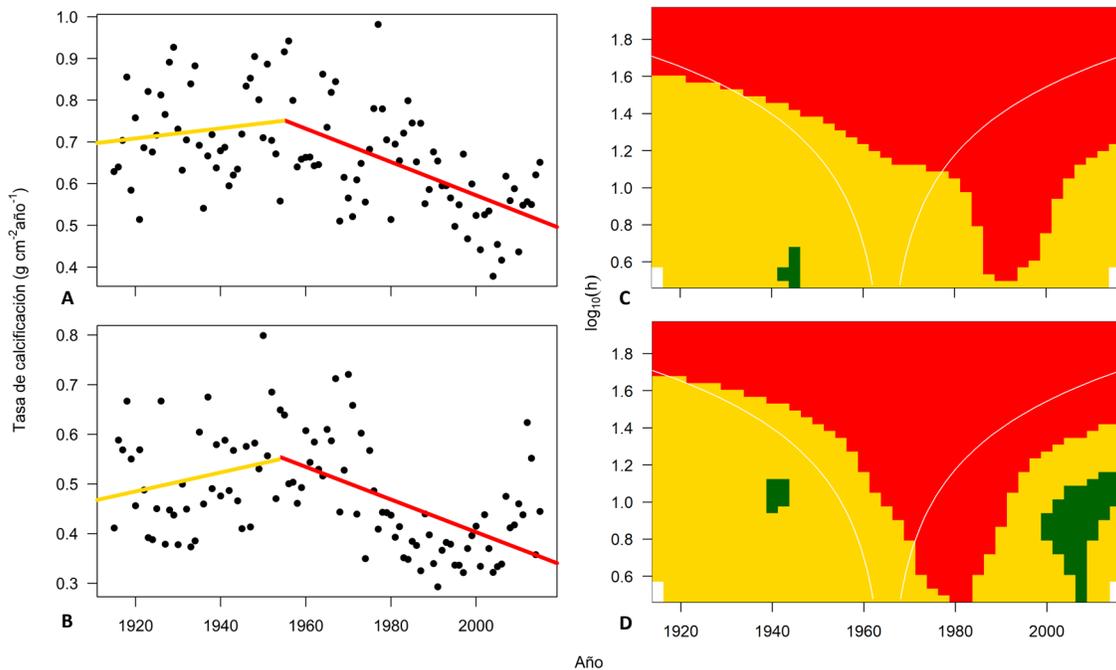


Figura 2.10. Modelo “Piece Wise” para las tasas de calcificación en BOC1 (A) y BOC2 (B). Los puntos de inflexión son 1955 para BOC1 y 1956 para BOC2. Modelo “SiZer” de la primera derivada para análisis de tendencias en las tasas de calcificación de BOC1 (A) y BOC2 (B). Las zonas color rojo indican una pendiente negativa, las de color naranja una probable cero y las zonas verdes indican una pendiente positiva.

Tabla 2.3. Valores estadísticos de la regresión generada por el modelo Piece Wise que muestran disminuciones en la tasa de calcificación de ambos núcleos.

Núcleo	Período	Pendiente (g cm ⁻² yr ⁻²)	Incertidumbre	Valor de p
BOC1	1955 - 2015	-0.004	±0.001	< 0.001
BOC2	1956 - 2015	-0.003	±0.001	< 0.001

El descenso en las tasas de calcificación, registrado a partir de mediados de los años cincuenta podría estar relacionado con el aumento de la TSM. El hecho de que las tasas de calcificación aumenten en ambos casos durante los últimos 4 años confirma que su evolución responde probablemente a un conjunto de estresores ambientales común. Es posible que estas colonias estén experimentando procesos de recuperación ante eventos de estrés térmico, aunque hasta 2015 no habían superado su tasa media de calcificación. Las tendencias de la calcificación en ambas colonias muestran cierto grado de coherencia, probablemente moduladas por características propias de cada colonia y las condiciones hidrológicas específicas en que habitan. Discernir entre las causas de la variabilidad reciente de la calcificación de estos corales requiere del estudio de otros indicadores complementarios a la calcificación.

De una forma similar, con el modelo *SiZer* se pueden apreciar diferentes tendencias que dependen del grado de suavizado. El descenso en las tasas de calcificación es evidentemente significativo desde 1980 hasta el año 2000 en BOC1, mientras que BOC2 inicia el descenso a partir de 1960. Sin embargo, las tendencias al descenso se hacen menos significativas en la última década; inclusive el coral BOC2 presenta tendencias a un incremento los últimos 15 años (Fig. 2.10, C y D). Los corales que han experimentado una recuperación en distintos eventos de blanqueamiento pueden generar cierta resistencia a eventos posteriores de estrés térmico (Carilli et al., 2010a).

2.6. Conclusiones

Las variaciones de los parámetros de calcificación fueron estadísticamente distintas entre dos colonias bajo similares condiciones ambientales. Este resultado puede tener implicaciones importantes en la reconstrucción de condiciones ambientales a través de estudios de calcificación de *O. faveolata*, y quizás de otras especies. Razones que pudieran explicar esta diferencia incluyen aspectos biológicos (e.g. asociación con diferentes simbiontes y diferencias genéticas) y físicos (e.g. presencia de una colonia mayor próxima a BOC2, diferencias en el régimen hidrodinámico local en ambos sitios, diferente irradiancia a lo largo de un ciclo anual). El estudio de variables geoquímicas podría contribuir a discernir posibles causas de las diferencias encontradas.

Si bien el comportamiento temporal de la tasa de calcificación en ambas colonias es diferente, sus tendencias temporales mostraron un descenso significativo desde mediados de la década de los años cincuenta y por debajo del promedio durante los últimos 30 años, ya que la disminución en la calcificación coincide con el aumento de la temperatura registrado entre 1990 y 2015 así como una probable disminución en la calidad del agua. Estos resultados confirman que *O. faveolata* es sensible a estresores ambientales presentes en la laguna y que la reciente recuperación de las tasas de calcificación sugiere una posible adaptación de estas colonias a los eventos de estrés térmico.

CAPÍTULO 3

LOS CORALES HERMATÍPICOS COMO ARCHIVOS AMBIENTALES DE TEMPERATURA

La temperatura del mar superficial (TSM) se refiere al estado de la capa superior del océano, que afecta a procesos termodinámicos, metabólicos y biológicos que, a su vez, pueden quedar reflejados en registros geológicos. El estudio retrospectivo de su variabilidad provee información fundamental para comprender el funcionamiento del sistema climático global, permite validar modelos climáticos numéricos y evaluar la importancia de las tendencias climáticas actuales. Los registros instrumentales de la TSM se remontan a ~1856; sin embargo, los registros previos a la década de 1950 se consideran menos confiables. Las bases de datos más recientes son más robustas debido a que integran un mayor número de estaciones de monitoreo, así como series largas de mediciones satelitales (Deser et al., 2010).

La longevidad de las colonias de coral y su carácter sésil les permite albergar indicadores geoquímicos en su esqueleto que permiten documentar los cambios del entorno físico como la TSM (McCulloch et al., 2003). Las mediciones de isótopos estables en su esqueleto han permitido reconstruir el pasado ambiental en arrecifes costeros y oceánicos (Hönisch et al., 2004; Pandolfi, 2011).

Uno de los indicadores más utilizados en las reconstrucciones de temperatura ha sido el registro de la proporción de Sr/Ca (Cohen et al., 2002; Gaetani y Cohen, 2006; Flannery y Poor, 2013; Fowell et al., 2016). Adicionalmente, se han utilizado otros indicadores como el Mg/Ca, U/Ca y B/Ca, ya que sus concentraciones en agua dependen de la temperatura. Sin embargo, estos indicadores están afectados por fraccionamiento biológico, lo que limita la confiabilidad de las reconstrucciones paleoclimáticas (Cohen y McConnaughey, 2003; Montagna et al., 2014).

La proporción de Li/Mg ha sido propuesta como un indicador que no se ve afectado por la fisiología del pólipo (Montagna et al., 2014). La interpretación de estos registros en combinación con los de Sr/Ca ha logrado reducir las incertidumbres mejorando la reconstrucción de temperaturas en varias especies de corales (Flannery y Poor, 2013; Cuny-Guirriec et al., 2019). Sin embargo, la especie *O. faveolata* presenta una notoria acumulación de clorofila (que contiene Mg) formando bandas verdes en su esqueleto. Esta acumulación es producto del desarrollo de algas endolíticas que generalmente ocurre en períodos posteriores a eventos de blanqueamiento y teniendo repercusiones importantes en los registros de Mg (Cuny-Guirriec et al., 2019). Recientemente se ha propuesto que la relación Sr-U permite separar los efectos del fraccionamiento biológico en los indicadores de temperatura de Sr/Ca, generando reconstrucciones de temperatura de buena calidad, sobre todo a escala anual (DeCarlo et al., 2016; Alpert et al., 2017); además evita la complicación generada por las algas endolíticas en los registros de Li/Mg.

La relación entre la composición química del agua y la incorporación de oligoelementos en el proceso de calcificación ha permitido avanzar en el conocimiento sobre la fisiología de estos organismos y los mecanismos de su incorporación en su esqueleto. En el marco de la

reconstrucción de temperaturas en los esqueletos de corales analizados en este trabajo surgen las siguientes preguntas:

¿Son comparables los registros de temperatura entre corales de la misma especie sometidos a las mismas variaciones ambientales? ¿Es posible reconstruir las variaciones de temperatura en la Laguna Arrecifal de Puerto Morelos (LAPM) a partir indicadores geoquímicos en el esqueleto de *O. faveolata*? ¿Cuál es el indicador que se puede recomendar para esta especie? ¿A qué escalas temporales se pueden evidenciar los fenómenos climáticos en los registros geoquímicos?

En el presente capítulo se describe el uso de isótopos estables como indicadores geoquímicos de la TSM en esqueletos de coral, particularmente los registros de Sr/Ca, Li/Mg y Sr-U. Se abordan las problemáticas que pueden inducir a la generación de artefactos en la reconstrucción de temperaturas y se presentan los indicadores de temperatura basados en los registros mencionados de colonias de *O. faveolata* de la LAPM durante el último siglo.

3.1. Indicadores de temperatura: Sr/Ca, Li/Mg y Sr-U

La concentración de ciertos elementos en el agua marina puede verse afectada por la temperatura. Los cationes con incorporación termodependiente como Sr^{2+} (Beck et al., 1992), Li^+ (Marriott et al., 2004a) y Mg^{2+} (Mitsuguchi et al., 1996) son transportados al sitio de calcificación por difusión directa (Cohen et al., 2006; Gaetani y Cohen, 2006; Gagnon et al., 2007, 2012) o por transporte activo (Ip y Lim, 1991; Ferrier-Pagès et al., 2002; Fowell et al., 2016), por lo que su coprecipitación puede reflejar su abundancia en la columna de agua (Tambutté et al., 2012; DeCarlo et al., 2019). Sin embargo, otros elementos como el carbono y el oxígeno (en gran medida como CO_2), se difunden a través de las células de coral y reaccionan en el espacio calcificante con consecuencias en la composición isotópica del esqueleto (Cohen y McConnaughey, 2003).

Si la relación elemento / Ca del esqueleto es la misma que la relación elemento / Ca del agua, o si mantiene una relación constante, se puede determinar un coeficiente de distribución (KD) que permita reconstruir las concentraciones del elemento en el agua (Flor & Moore, 1977; Dodge et al., 1984):

$$\text{KD} = \frac{\text{Elemento} / \text{Ca}_{\text{coral}}}{\text{Elemento} / \text{Ca}_{\text{agua}}}$$

Si bien las proporciones de ciertos elementos dependen de su KD, este puede verse afectado por la temperatura, fenómeno descrito por la ecuación de Rayleigh (Gaetani y Cohen, 2006; Fowell et al., 2016). Por ejemplo, a medida que la temperatura aumenta el KD del Sr/Ca en aragonito inorgánico disminuye (Gaetani et al., 2011), lo que hace que se incorporen menos iones Sr a la matriz de carbonato.

La composición de un fluido aislado sometido a cristalización puede verse influenciada por el fraccionamiento de Rayleigh cuando la KD de los elementos participantes no es igual a 1. A medida que el CaCO_3 precipita, la concentración de Ca en el fluido calcificante disminuye, lo que provoca que la concentración de elementos con un $\text{KD} < 1$ aumente en relación con la del Ca y viceversa (Fowell et al., 2016). Por lo tanto, la composición elemental de aragonito

de coral en términos de relación elemento / calcio queda determinada por (i) el KD de cada elemento, (ii) su relación con la temperatura, y (iii) la cantidad de Ca precipitado en el fluido calcificante (Cohen et al., 2006; Gaetani y Cohen, 2006; Gagnon et al., 2007 y Montagna et al., 2014).

Los indicadores geoquímicos que quedan registrados en los cristales de aragonito precipitados por el coral pueden presentarse en varias formas como:

- i. Elementos que sustituyen directamente al calcio.
- ii. Materia detrítica introducida en los poros del esqueleto.
- iii. Materia orgánica en el tejido de los pólipos.
- iv. Parte de la matriz orgánica del esqueleto.

Si bien, los cambios de temperatura producen variabilidad en las proporciones elementales del esqueleto en algunos corales, más de la mitad de la variación de Sr/Ca se debe a efectos de fraccionamiento biológico (Cohen et al., 2002). Diversos estudios han utilizado registros de $\delta^{18}\text{O}$ y de Sr/Ca en corales para reconstruir la variabilidad de la TSM y la salinidad en zonas tropicales y subtropicales a lo largo del último siglo (p. e. Charles et al., 2003; Linsley et al., 2004; Calvo et al., 2007; Felis et al., 2009). Sin embargo, la influencia de los procesos fisiológicos en la deposición de indicadores de Sr/Ca son un problema en la interpretación de estos registros como indicadores de temperatura (Montagna et al., 2014; De Carlo et al., 2016 y Cuny-Guirriec et al., 2019). Además de las variaciones en la concentración de Sr/Ca del fluido calcificante producidas por el aumento o disminución de la calcificación, existen también fluctuaciones en la concentración de iones carbonato (CO_3^{2-}) y, por lo tanto, fluctuaciones en la magnitud del fraccionamiento biológico y de Rayleigh (Cohen et al., 2009; Gagnon et al., 2013, DeCarlo et al., 2016).

La estructura mineral del aragonito en esqueletos de coral se asemeja a los ensambles de CaCO_3 formados por precipitación inorgánica en agua marina. Para estimar la dependencia de estos elementos con la temperatura se realizan i) experiencias de laboratorio (Smith et al., 1979; Montagna et al., 2014), o bien ii) calibraciones empíricas alineando el registro geoquímico con la TSM, obtenida a partir de datos *in situ*, mediciones satelitales o modelos de reconstrucción (p. e. ERSST y HadSST; Ross et al., 2019).

Para obtener buenas reconstrucciones de temperatura se debe contemplar el uso de indicadores para los que la influencia del fraccionamiento biológico sea mínima. En este sentido, los registros de Li/Mg han resultado efectivos (Montagna et al., 2014; Cuny-Guirriec et al., 2019). En los cristales de aragonito, la KD de Li/Ca y Mg/Ca, al igual que el Sr/Ca, muestran una relación inversa con la temperatura (Marriott et al., 2004b; Gaetani et al., 2011; Fowell et al., 2016). La medición del contenido de Li/Mg mediante ablación láser en corales fotosintéticos y corales no simbióticos indica que esta señal es independiente del fraccionamiento biológico, aunque la incertidumbre es mayor en los corales fotosintéticos tropicales (± 2.6 a 25°C) que en los corales profundos de agua fría (± 0.9 a 1°C ; Fig. 3.1).

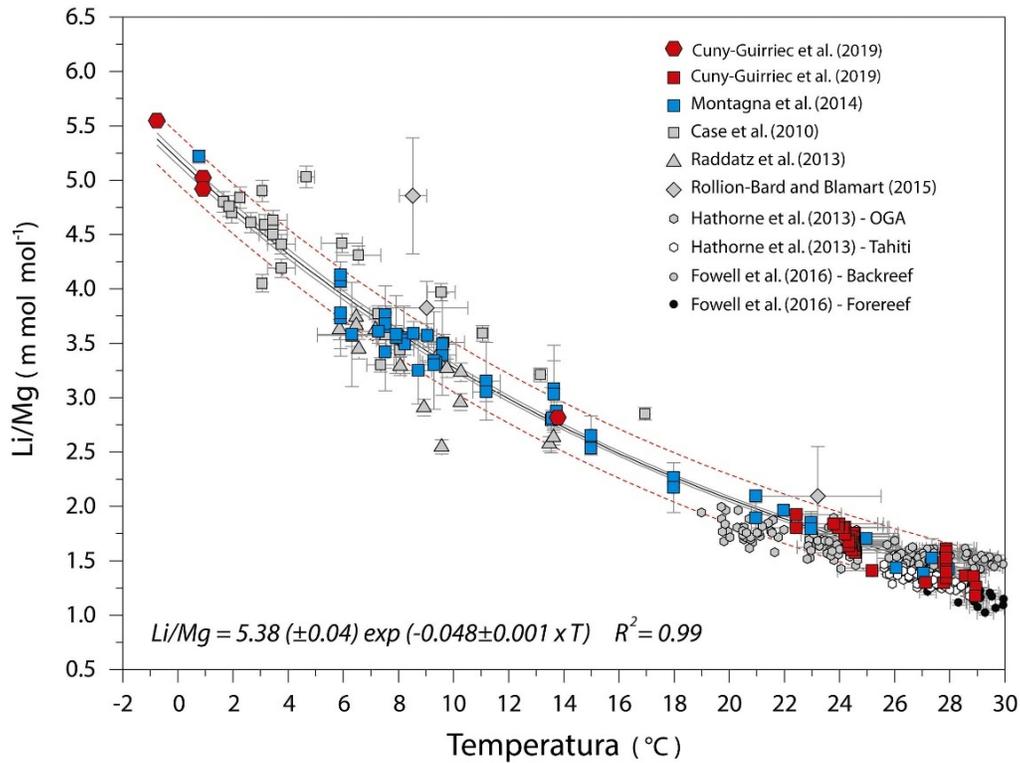


Figura 3.1. Valores de Li/Mg y temperatura en corales profundos de agua fría, corales de agua templada y corales hermatípicos tropicales (Cuny-Guirriec et al., 2019).

Por otra parte, a través de experimentos de laboratorio y muestreos en campo se ha demostrado que durante el proceso de calcificación la concentración de carbonatos se encuentra estrechamente relacionada con la incorporación de U y que esta relación puede presentar patrones estacionales e interanuales (Armid et al., 2011; DeCarlo et al., 2015). La forma más abundante en la que se presenta el uranio en el agua de mar a un pH ~8 es como tricarbonato de uranilo ($UO_2(CO_3)_3^{4-}$) que se incorpora directamente al aragonito mediante la sustitución del CO_3^{2-} (Reeder et al., 2000).

Se ha propuesto la combinación de los registros de Sr/Ca y U/Ca en una métrica llamada Sr-U, con la cual es posible minimizar los efectos del fraccionamiento biológico y mejorar la precisión de las reconstrucciones de temperatura (DeCarlo et al., 2016). De forma similar a los indicadores Li/Mg, el Sr-U funciona aislando el componente de la temperatura. El Sr/Ca es sensible a las variaciones de temperatura y al fraccionamiento, mientras que el U/Ca lo es a las concentraciones de CO_3^{2-} del fluido calcificante, pero no a la temperatura. La calibración del indicador de temperatura de Sr-U se basa en una serie de regresiones entre los valores de Sr/Ca y U/Ca (DeCarlo et al., 2015, 2016).

Estudios en diferentes especies de corales ramificados han demostrado que el efecto de la especie con relación a la temperatura es mayor en las estimaciones de Sr/Ca (22.7%), y menor para Li/Mg (7.2%) y Sr-U (6.3%). Mientras que los indicadores de temperatura basados en Li/Mg y Sr/Ca muestran una mayor efectividad para resolver la variabilidad estacional, los de Sr-U son más confiables para registrar la temperatura anual promedio (Ross et al., 2019).

3.2. Consideraciones para prevenir artefactos

La morfología de las colonias de corales masivos como *O. faveolata* y *Porites* sp. puede presentar un crecimiento en forma de valles y crestas. Se han reportados variaciones en los registros isotópicos de $\delta^{18}\text{O}$ entre transectos medidos a lo largo de estas formaciones, por lo que las condiciones de crecimiento de los pólipos en cada sitio influyen en los registros isotópicos de temperatura (Cohen y Hart, 1997).

El fraccionamiento isotópico también se puede registrar con diferencias significativas en las distintas estructuras esqueléticas de las especies de *Orbicella*, como se ha observado en registros de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de *O. faveolata* (Watanabe et al., 2002). En *O. annularis*, los disepimientos endotecales son isotópicamente más pesados, pueden presentar un empobrecimiento en los niveles de Mg/Ca y B/Ca, así como un enriquecimiento de Ba/Ca y U/Ca en comparación con la teca, por lo que además de la temperatura, influyen otros factores como los cambios en la química del fluido calcificante y la cantidad de aragonito mineralizado (Jones et al., 2015).

De manera similar, los registros de Sr/Ca entre la pared tecal y las otras estructuras reportados para *O. faveolata*, son bastante heterogéneos (Smith et al., 2006) por lo que la inclusión de material extratecal puede conducir a grandes anomalías de Sr/Ca que no estén relacionadas a la TSM (Flannery et al., 2018). Es posible que las diferencias encontradas entre las calibraciones de temperatura de diferentes estudios basados en la relación Sr/Ca estén relacionadas a tres factores principales: i) la elección del conjunto de datos de temperatura, ii) las técnicas de muestreo esquelético y iii) diferencias en la técnica analítica relativas al estándar geoquímico utilizado. Por lo tanto, la estructura esquelética que refleja la mejor señal isotópica en las calibraciones de temperatura es la pared tecal (Watanabe et al., 2002).

Cuando ocurren eventos de estrés térmico y lumínico como el blanqueamiento, aparecen algas endolíticas del género *Ostreobium*, que crecen entre el esqueleto formando bandas verdes (Lescinsky, 2016), muchas veces apreciables a simple vista. Es posible que la propagación de estas algas pueda proporcionar protección parcial a los simbioses supervivientes de la radiación excesiva reduciendo reflectividad del esqueleto y absorbiendo luz por la clorofila b característica de este género (Rodríguez-Román et al., 2006).

La mayoría de elementos traza extraídos de esqueletos coralinos y comúnmente usados como indicadores en reconstrucciones climáticas pueden ser afectados por la presencia de material orgánico incrustado en la matriz de carbonato (Amiel et al., 1973; Allison et al., 2007). La clorofila está compuesta por un centro de Mg, por lo que la presencia de *Ostreobium* característica del *O. faveolata* (Fig. 3.2) puede alterar los registros de Mg y por lo tanto la reconstrucción de temperatura basada en el registro de Li/Mg (Cuny-Guirriec et al., 2019).



Figura 3.2. Presencia de bandas verdes generadas por la presencia de algas endolíticas (*Ostreobium*) en el núcleo BOC1-L2.

3.3. Método

Corte y limpieza mecánica para análisis geoquímico

Las lajas BOC1-L2 y BOC2-L3 fueron fechadas con el método descrito en el capítulo 1. De cada laja se cortaron muestras anuales de ~350 mg de esqueleto con la ayuda de un micro taladro con sierra diamantada (Bipol-NC32B), en una cabina de extracción Zubler (Dustbox). Cada muestra se sometió a una limpieza mecánica que implicó la remoción de las estructuras internas de la coralita para mantener únicamente la estructura tecal y completar 200 mg para análisis geoquímico. Para obtener registros subanuales, se realizaron cortes o entre las bandas anuales de alta densidad en el período de 2011 a 2014. Este se realizó asumiendo un crecimiento constante mediante 12 cortes paralelos a las bandas de alta densidad de cada año. Las muestras fueron molidas en un molino de ágata a grano fino, pesadas en una balanza analítica y depositada en tubos Eppendorf de 1.5 mL, con tapón de rosca debidamente etiquetados (Fig. 3.3).



Figura 3.3. Corte, limpieza mecánica, molido y pesado de muestras de esqueleto de coral para análisis geoquímico.

Limpieza química para análisis ICPM-MS

Aproximadamente 45 mg de polvo de esqueleto por muestra anual del núcleo BOC2 fue etiquetado como BOC2* y sometido a un protocolo de limpieza química para retirar materia orgánica. Brevemente, a cada muestra se le añadió 5 mL de agua MilliQ (x2) y se sometió a un baño ultrasónico durante 30 s en tubos Falcon de 50 mL. La muestra fue centrifugada a 3000 rpm por 15 s y el líquido fue eliminado por decantación. Se añadieron 150 mL de H₂O₂ (15%) y se dejaron en un plato calentador a 80°C por 20 min. Posteriormente, se centrifugó a 4000 rpm por 2 min y el líquido fue eliminado por decantación en una campana de extracción. Se enjuagó y centrifugó con 50 mL de agua MilliQ, lo que se repitió cuatro veces con 5 mL de agua MilliQ. La muestra se secó en horno a 50°C durante 12 h y se disolvieron los carbonatos agregando HNO₃ (1 N).

Análisis ICP-MS

Para cuantificar la concentración elemental en el esqueleto, se seleccionaron los isótopos $^{87,88}\text{Sr}$, ^{86}Sr , ^7Li , ^{24}Mg , $^{43,44}\text{Ca}$ y ^{238}U siguiendo los métodos descritos por Bourdin et al. (2011) y Montagna et al. (2014) en un equipo ICP-MS X-Series II Cuadrupoloar en el Laboratoire du Sciences du Climat et de l'Environnement (Gif-sur-Yvette, Francia). El análisis elemental se realizó a través de un protocolo de adición estándar, utilizando soluciones comerciales de mono o multi-estándares inorgánicos (SCP, Sciences). Las soluciones estándar y de muestra se diluyeron para obtener una concentración de 100 ppm de Ca. La calidad de los datos se controló mediante 4 estándares externos de carbonato (Aragonite AK, RS3, coral JCp1 y clam JCt-1) y un estándar interno de *Porites*. Los registros geoquímicos anuales BOC1, BOC2 y BOC2* se analizaron bajo pruebas estadísticas de normalidad, varianza y medias (Shapiro-Wilk, F-Fisher, Wilcoxon y T-Student).

Registros históricos de temperatura en la LAPM

Con la finalidad de estimar la temperatura media de la Laguna Arrecifal de Puerto Morelos (LAPM), se construyó una base de datos con mediciones diarias registradas cada media hora de 2010 a 2013 por el del Sistema Académico de Monitoreo Meteorológico y Oceanográfico del ICMYL de la U.N.A.M. (SAMMO). Los sensores utilizados fueron ubicados en tres estaciones a lo largo de un trayecto paralelo a la línea de costa (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Estaciones de muestreo de temperatura en la Laguna Arrecifal de Puerto Morelos.

Estación	Nombre	Ubicación	Equipo	Precisión (°C)
1	Estación meteorológica	20.86820 ° N 86.86830 ° O	Sensor de temperatura CS547A	± 0.4
2	Media laguna	20.869808° N 86.858519° O	Hobo U22-001	± 0.02
3	La Bocana	20.874806° N 86.851181° O	SBE MicroCatCT	± 0.002

Se obtuvieron bases de datos de temperaturas de la base de datos del Hadley Centre Global Sea Ice and Surface Temperature (HadISST; 20.5 N, 86.5 O) y se construyó un modelo de la TSM para la LAPM, con base en un ajuste de regresión lineal con los datos mensuales del SAMMO-UNAM.

Calibración de indicadores de temperatura y reconstrucciones históricas

La calibración de los registros de temperatura de Sr/Ca y Li/Mg se realizó mediante regresión lineal ajustando los máximos y mínimos de los registros subanuales con los de la temperatura mensual determinada en la LAPM. Los registros de temperatura basados en Sr-U se calibraron mediante una serie de regresiones escalonadas entre los registros anuales de Sr/Ca y de U/Ca correspondientes a la década de 1986-1995 y los registros de temperatura anual de la LAPM. Las series de temperatura obtenidas con la calibración local fueron comparadas con las obtenidas mediante las ecuaciones de calibración publicadas de Sr/Ca (Flannery et al., 2018), Li/Mg (Cuny-Guirriec et al., 2019) y Sr-U (DeCarlo et al., 2016):

$$(1) \text{Sr/Ca (mmol mol}^{-1}\text{)} = -0.049 (\pm 0.0003) \times \text{TSM} + 10.460 (\pm 0.007)$$

$$(2) \text{Li/Mg (mmol mol}^{-1}\text{)} = 5.38 (\pm 0.04) \exp(-0.048 (\pm 0.001) \times \text{TSM})$$

$$(3) \text{TSM} = -10 (\pm 1) (\text{Sr-U} - 7.7) + (28.8 \pm 0.1)$$

Las tendencias en las series de temperatura de la LAPM y de los indicadores de Sr-U se evaluaron con modelos Piece-Wise y Sizer (Rondonotti et al., 2007; Sonderegger et al., 2009), así como análisis Wavelet de coherencia para ubicar periodicidades significativas entre las series de datos.

3.4. Resultados

Concentraciones isotópicas

Los únicos registros que presentaron normalidad estadística (Shapiro-Wilk > 0.05) fueron los registros de Sr-U. Las medias de los registros geoquímicos indican que los registros anuales evaluados presentan diferencias estadísticamente significativas entre las colonias BOC1 y BOC2 (Wilcoxon, $p < 0.05$; Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Medias de los registros geoquímicos de Sr/Ca, Li/Mg y Sr-U en las muestras BOC1, BOC2 y BOC2*.

Núcleo	Sr/Ca (mmol mol ⁻¹)	Li/Mg (mmol mol ⁻¹)	Sr-U
BOC1	9.16 ± 0.05	1.46 ± 0.19	7.84 ± 0.05
BOC2	9.21 ± 0.06	1.37 ± 0.18	7.87 ± 0.05
BOC2*	9.23 ± 0.04	1.53 ± 0.10	7.88 ± 0.05

El protocolo de limpieza aplicado a las muestras BOC2* tuvo efectos significativos en los registros de Li/Mg, reduciendo su variabilidad y aumentando su valor promedio. En los registros de Sr/Ca y Sr-U redujo su variabilidad (F-Fisher, $p < 0.05$), pero no presentó efectos significativos sobre la media (Wilcoxon, $p > 0.05$; Tabla 3.3. y Fig. 3.4). Los registros de Li/Mg del coral BOC1 fueron descartados para su análisis debido a que no se contaron con muestras tratadas bajo el protocolo de limpieza. Los registros seleccionados para la calibración de temperatura fueron BOC1 y BOC2* para Sr/Ca, BOC2* para Li/Mg y BOC1 y BOC2* para Sr-U.

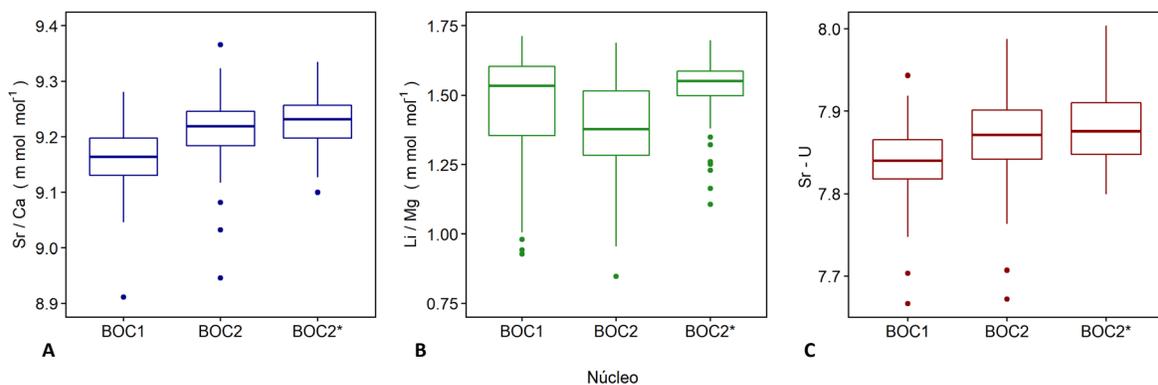


Figura 3.4. Diagrama de cajas de los registros de (A) Sr/Ca, (B) Li/Mg y (C) Sr - U en las muestras anuales BOC1, BOC2 y BOC2*.

Registros históricos de la TSM en la laguna arrecifal

Los promedios mensuales de la temperatura instrumental de 1995 a 2015 mostraron una relación positiva y estadísticamente significativa ($R^2=0.84$, $p < 0.05$) con las temperaturas satelitales del Hadley Center (TSM HAD) (Fig. 3.5). El modelo lineal fue utilizado para ajustar la serie satelital mensual del Hadley Center, generando un modelo de la temperatura media en la LAPM para realizar las calibraciones y comparar los registros de temperatura (Fig.3.6).

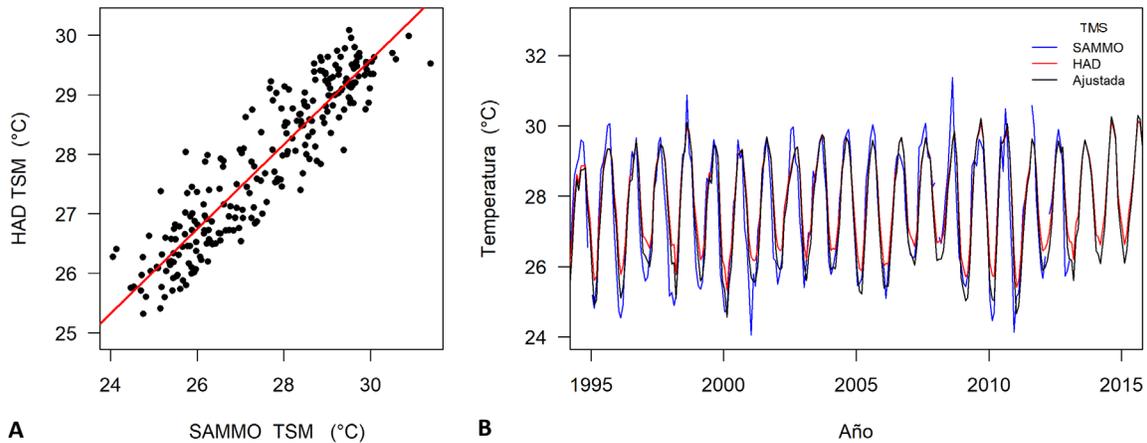


Figura 3.5. Regresión lineal entre la TSM del Hadley Center y registros instrumentales del SAMMO en la LAPM (A). Series de datos y ajuste de la TSM en la LAPM (B).

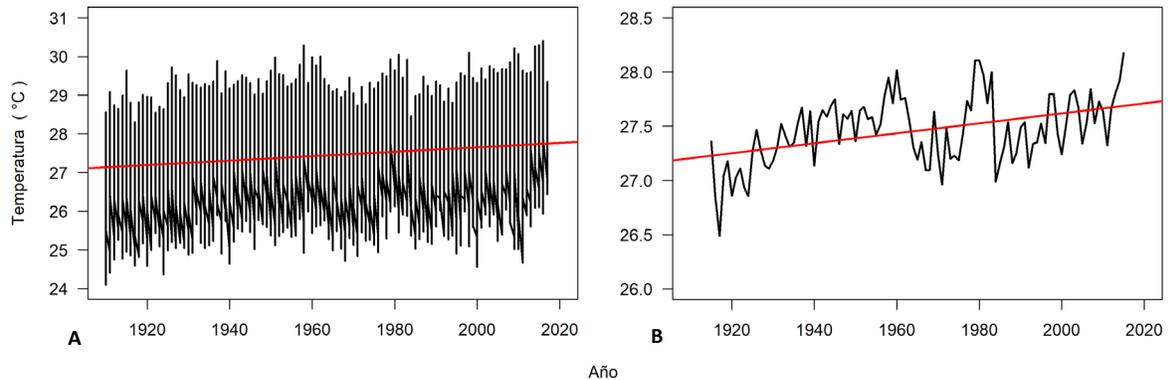


Figura 3.6. Modelos ajustados de TSM mensual (A) y anual (B) en la LAPM de 1910-2015.

Calibración de indicadores de temperatura y reconstrucciones históricas

La calibración de los indicadores de temperatura de Sr/Ca y Li/Mg se realizó utilizando los valores mensuales de la TSM en la LAPM de 2011 a 2014. Los registros geoquímicos subanuales de Sr/Ca mostraron una relación inversa con la temperatura de la LAPM, permitiendo ajustar los máximos y mínimos en los tres años y logrando una regresión estadísticamente significativa ($p < 0.05$) en BOC1 y BOC2* (Fig. 3.7). Los registros subanuales de Li/Mg en BOC2* mostraron una relación inversa significativa ($p < 0.05$) en el segmento de 2012 a 2014 (Figs. 3.7 y 3.8).

REGISTROS AMBIENTALES DURANTE EL ANTROPOCENO EN EL CORAL HERMATÍPICO *Orbicella faveolata* EN EL ARRECIFE DE PUERTO MORELOS, CARIBE MEXICANO

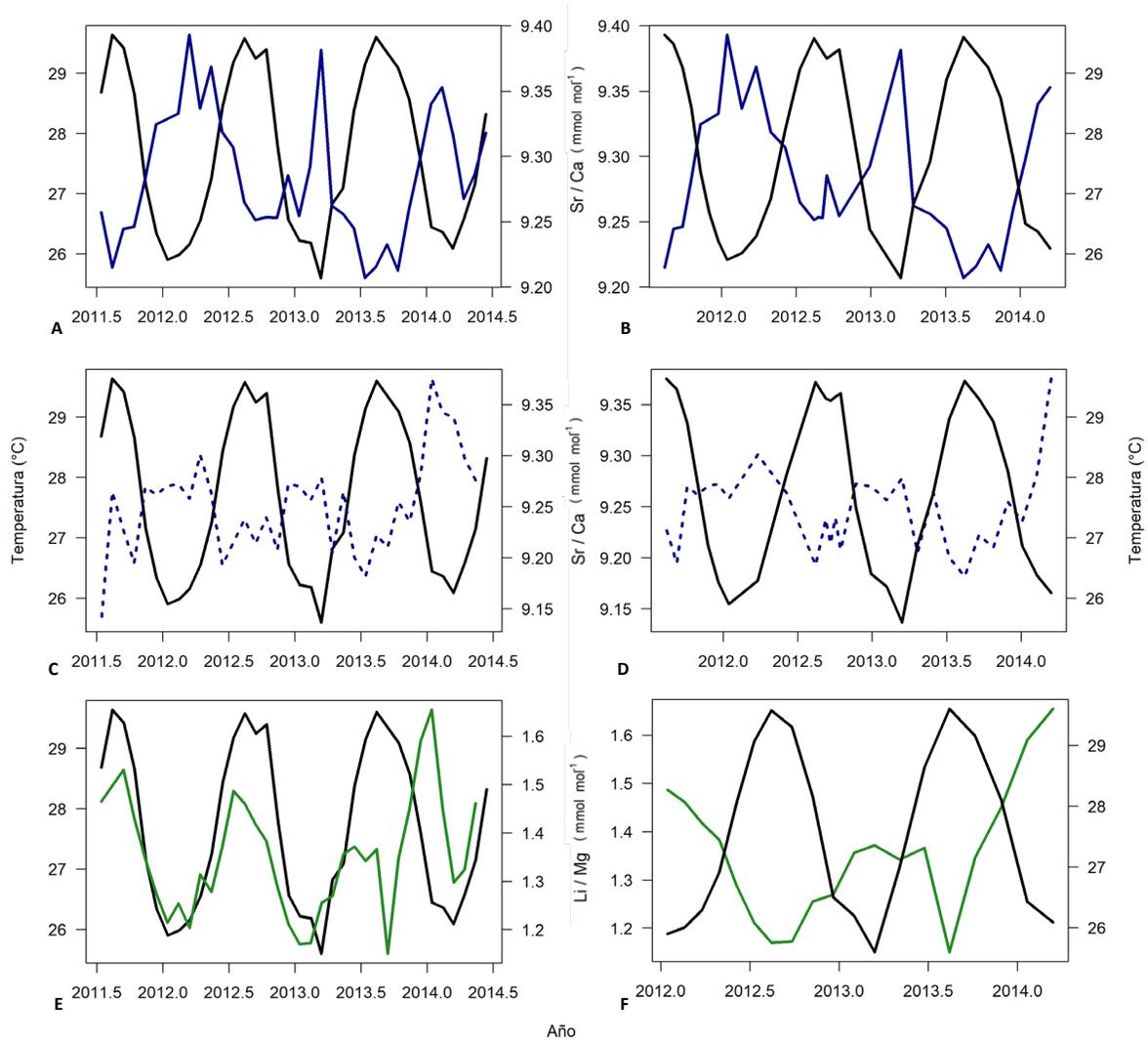


Figura 3.7. Registros subanuales de Sr/Ca (línea azul), Li/Mg (línea verde) y datos de temperatura (línea negra) BOC1 (A) y BOC2* (C y E); selección de puntos para calibración en BOC1 (B) y BOC2* (D y F).

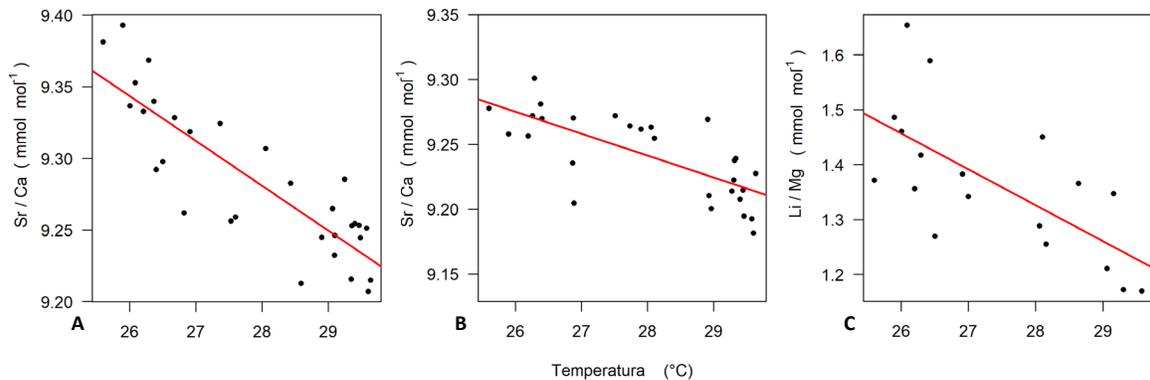


Figura 3.8. Regresiones lineales de las calibraciones de Sr/Ca en BOC1 (A) y BOC2* (B) y de Li/Mg en BOC2* (C).

Para la calibración de los registros de temperatura de Sr-U se realizó una evaluación preliminar mediante regresión lineal con el fin de determinar la relación entre los registros de Sr/Ca y U/Ca en BOC1 y BOC2*. Se observó una relación positiva estadísticamente significativa ($p < 0.05$) para ambos registros (Fig. 3.9). El período utilizado para la calibración fue de 1960 – 2015, con base en la confiabilidad de los registros satelitales (Deser et al., 2010). Se evaluaron regresiones escalonadas de Sr-U en ventanas temporales desde 5 a 20 años y se obtuvo un valor de Sr-U por cada regresión. De cada grupo de regresiones se seleccionaron aquellas estadísticamente significativas ($p < 0.05$). A cada valor se le restó la mediana de los valores de U/Ca y de Sr/Ca, y los resultados se evaluaron mediante regresión lineal con la temperatura media anual (DeCarlo et al., 2016).

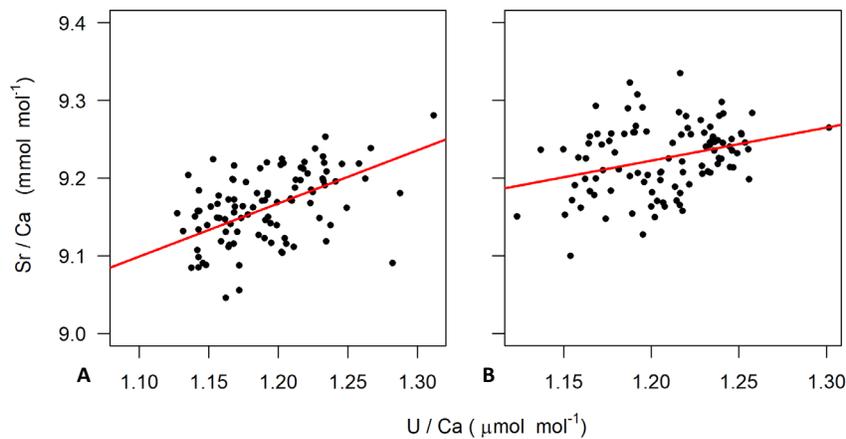


Figura 3.9. Relación Sr/Ca y U/Ca en los registros de BOC1 (A) y BOC2* (B).

Las ecuaciones de calibración obtenidas fueron estadísticamente significativas (Fig. 3.10), y sus valores se muestran en la Tabla 3.3. Es de destacar el bajo error estándar obtenido para el caso del indicador Sr-U, que puede ser entendido como una incertidumbre global de la calibración.

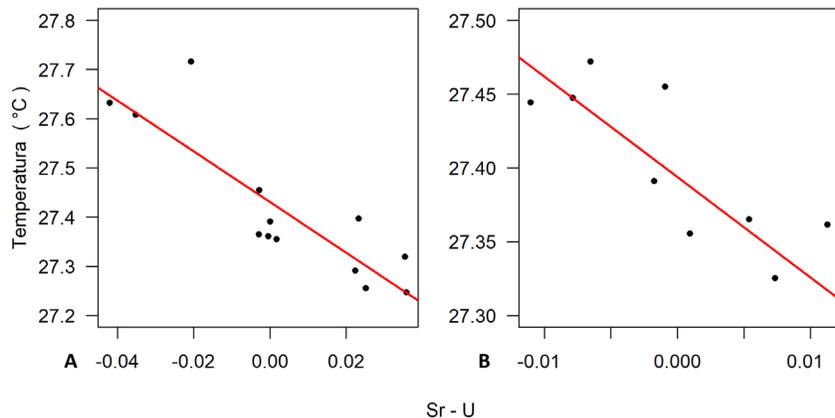


Figura 3.10. Calibraciones de temperatura del índice Sr-U en BOC1 (A) y BOC2* (B).

Algunas ecuaciones de calibración como las de Sr/Ca y Li/Mg se han reportado en la literatura expresando a la temperatura como dependiente del indicador geoquímico (Flannery et al., 2018; Cuny-Guirriec et al., 2019). En este estudio las ecuaciones de calibración de los tres indicadores se presentan de la forma $TSM = a + b * \text{indicador}$ (Tabla 3.3)

Tabla 3.3. Calibración de los índices de temperatura en los núcleos BOC1 y BOC2 de la Laguna Arrecifal Puerto Morelos.

Indicador	Núcleo	Intercepto (a)	Pendiente (b)	Error estándar (°C)	R ²	p
Sr/Ca	BOC1	10.16 ± 0.01	-0.31 ± 0.01	0.02	0.72	< 0.05
	BOC2*	9.71 ± 0.09	-0.017 ± 0.003	0.97	0.51	< 0.05
Li/Mg	BOC2*	3.15 ± 0.50	-0.06 ± 0.02	0.10	0.42	< 0.05
Sr-U	BOC1	4.04 ± 0.69	-0.15 ± 0.02	0.08	0.73	< 0.05
	BOC2*	2.72 ± 0.67	-0.10 ± 0.67	0.04	0.64	< 0.05

La temperatura media en la LAPM para el período de evaluación de los indicadores de temperatura fue de 27.5 ± 0.3 °C, mientras que la estimada con base en Sr/Ca fue de 30.4 ± 1.1 en BOC1 y 28.4 ± 1.3 en BOC2*. Con el indicador de Li/Mg se estimó una media de 26.4 ± 0.8 °C para BOC2*, más cercana a la media instrumental, pero con máximos de 29.3 (Tabla 3.4). El indicador de Sr-U presentó el mejor ajuste a las temperaturas de referencia: 27.6 ± 0.2 en BOC1 y 27.5 ± 0.3 en BOC2* (Fig. 3.11).

Tabla 3.4. Registros de temperatura anual promedio (1961-2015) con los indicadores de temperatura y en la Laguna Arrecifal (LAPM).

Núcleo	Indicador	Temperatura (°C)		
		Media	Mínima	Máxima
BOC1	Sr/Ca	30.4 ± 1.1	28.0	33.5
BOC2*	Sr/Ca	28.4 ± 1.3	25.1	30.9
BOC2*	Li/Mg	26.4 ± 0.8	25.5	29.3
BOC1	Sr-U	27.6 ± 0.2	27.3	28.3
BOC2*	Sr-U	27.5 ± 0.3	26.7	27.9
LAPM	Reanálisis	27.5 ± 0.3	27.0	28.2

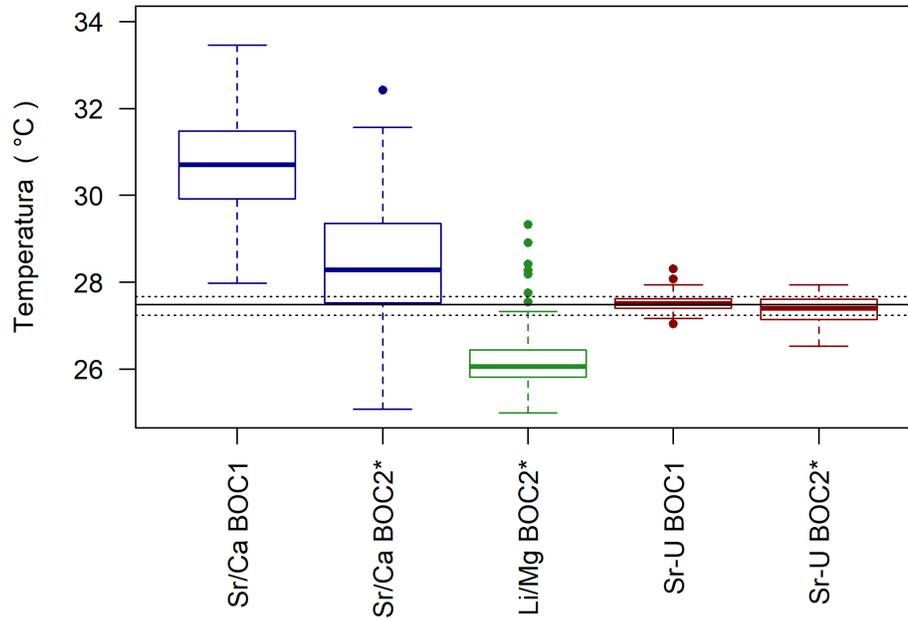


Figura 3.11 Diagrama de cajas de los indicadores de temperatura (1961-2015), Sr/Ca (azul), Li/Mg (verde) y Sr-U (rojo). La línea negra corresponde la mediana de la TSM en la Laguna Arrecifal de Puerto Morelos y las líneas punteadas a los cuartiles (25 y 75%).

3.5. Discusión

Sr/Ca

Los registros geoquímicos revelan que la limpieza de las muestras para eliminar residuos orgánicos generados por algas endolíticas y otras fuentes afectan la variabilidad de los registros de Sr/Ca y Sr-U (F-Fisher, $p < 0.05$), pero no las medias registradas (Wilcoxon, $p > 0.05$). La media de temperatura estimada con el indicador de Sr/Ca fue de 30.4 ± 1.1 °C en BOC1 y 28.4 ± 1.3 en BOC2*, esto es 3 °C por encima de la temperatura media instrumental (27.5 °C) en BOC1, pero sólo 1 °C mayor en BOC2* (Fig. 3.12). Las diferencias de temperatura entre ambos registros pueden reflejar i) el diferente tratamiento recibido por las muestras, y ii) influencias específicas de cada colonia independientes de la temperatura.

Las diferencias en las calibraciones de los indicadores de temperatura de Sr/Ca de colonias sometidas al mismo régimen de temperatura pueden ser reducidas aplicando una calibración regional basada en registros de múltiples colonias. Lo anterior se pudo confirmar al evaluar los registros de ambas colonias mediante la ecuación de calibración propuesta por Flannery et al. 2018 (Fig. 3.12). Los promedios de ambas series de temperatura fueron similares (26.2 ± 1.0 en BOC1 y de 25.1 ± 0.8 en BOC2*). Sin embargo, estos valores son ~ 1 °C menores que la referencia instrumental del período (1960 - 2015) en la LAPM. Además, la precisión obtenida no permite la detección de cambios decadales (p.e. incrementos de ~ 0.8 °C de finales de 1970 a principios del 2000; Kuffner et al., 2015). Aunque el Sr/Ca esquelético de los corales hermatípicos fluctúa estacionalmente y en fase con las TSM estacional, hasta el 65% de la señal puede ser influenciada por procesos internos del animal como la capacidad fotosintética de sus simbioses (Cohen et al., 2002). En las regiones tropicales la temperatura determinada por Sr/Ca puede tener desviaciones de hasta 4 °C (Alpert et al., 2016).

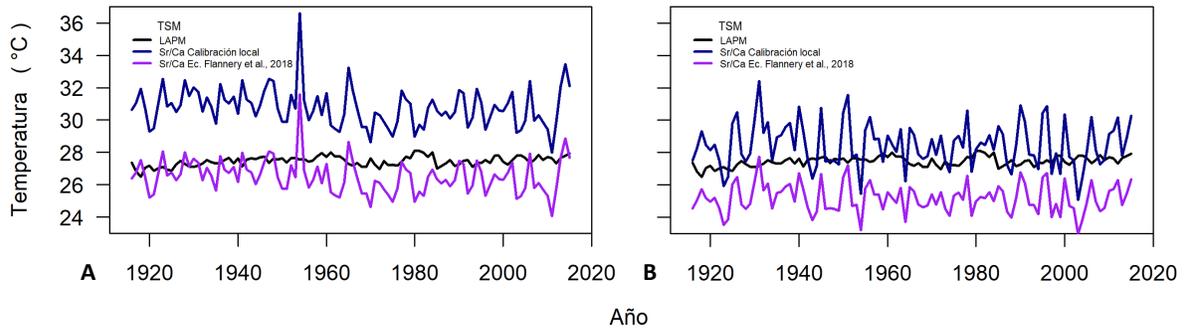


Figura 3.12. Reconstrucción de la TSM en la LAPM con los indicadores de (A) Sr/Ca.

Li/Mg

Las variaciones en los registros de Mg por la presencia de *Ostreobium* tienen implicaciones directas en los registros de temperatura obtenidos mediante el uso de la proporción Li/Mg. El protocolo de limpieza aplicado fue capaz de disminuir la media de Mg/Ca en BOC2 de 5.4 ± 0.9 a 4.5 ± 0.4 mmol mol⁻¹ (BOC2*), afectando tanto al promedio como a la varianza del registro ($p < 0.05$; Fig. 3.4). Si bien el protocolo de limpieza puede mejorar significativamente las temperaturas reconstruidas, con una relación Li/Mg más cercana a los valores publicados en corales tropicales, las reconstrucciones pueden resultar hasta 3.0 °C más bajas de lo esperado, y son en promedio ~1.1 °C más bajas que el registro instrumental en la LAPM (Tabla 3.4 y Fig. 3.13). Los valores extremos registrados en BOC2* mostraron una clara influencia de Mg atribuible a la presencia de clorofila en las bandas verdes, por lo que se concluyó que la limpieza de las muestras no fue completamente efectiva.

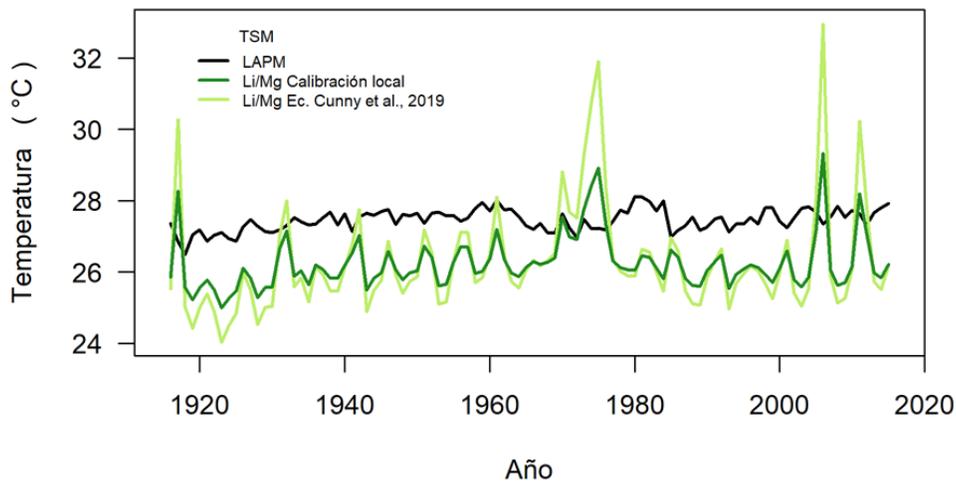


Figura 3.13. Reconstrucción de la TSM en la LAPM con los indicadores de temperatura de Li/Mg en BOC2*.

A pesar de que el crecimiento de *O. faveolata* permite un buen fechado, no es una buena candidata para realizar reconstrucciones de temperatura con registros de Li/Mg. Sin embargo, asumiendo que la presencia de las algas endolíticas aumenta en eventos posteriores al blanqueamiento (Lescinsky, 2016) es posible que los picos observados en los registros de Li/Mg sean indicadores de eventos de estrés térmico. Efectivamente, los extremos de temperatura de los años 2005 y 2010 (Fig. 3.11), que coinciden con máximos de Mg/Ca (5.26 y 6.25 mmol mol⁻¹ respectivamente), son compatibles con los eventos más relevantes de estrés térmico en la región del Caribe (Muñiz-Castillo et al., 2019). Para esos años se observaron eventos de blanqueamiento masivo en distintas regiones del Caribe (Alemu y Clement, 2014; Carilli et al., 2010a). El uso de bandas verdes como indicador de blanqueamiento puede carecer de fundamento debido a procesos de fotoinhibición de las algas endolíticas, pero ha sido propuesto como un buen indicador de pérdidas parciales de pigmentación producidas en eventos de estrés moderado (Carilli et al., 2010b).

Sr-U

Las series de temperatura basadas en los indicadores de Sr - U no mostraron una relación estadísticamente significativa con la TSM de la LAPM, sin embargo, bajo un análisis de correlación cruzada se registró un retraso de un año en la señal (lag) (Figs. 3.14 A y B). La corrección de este desplazamiento mostró una correlación estadísticamente significativa ($p < 0.05$) entre los registros de TSM de la LAPM y los obtenidos con el indicador de temperatura de Sr-U (Figs. 3.14 A y B).

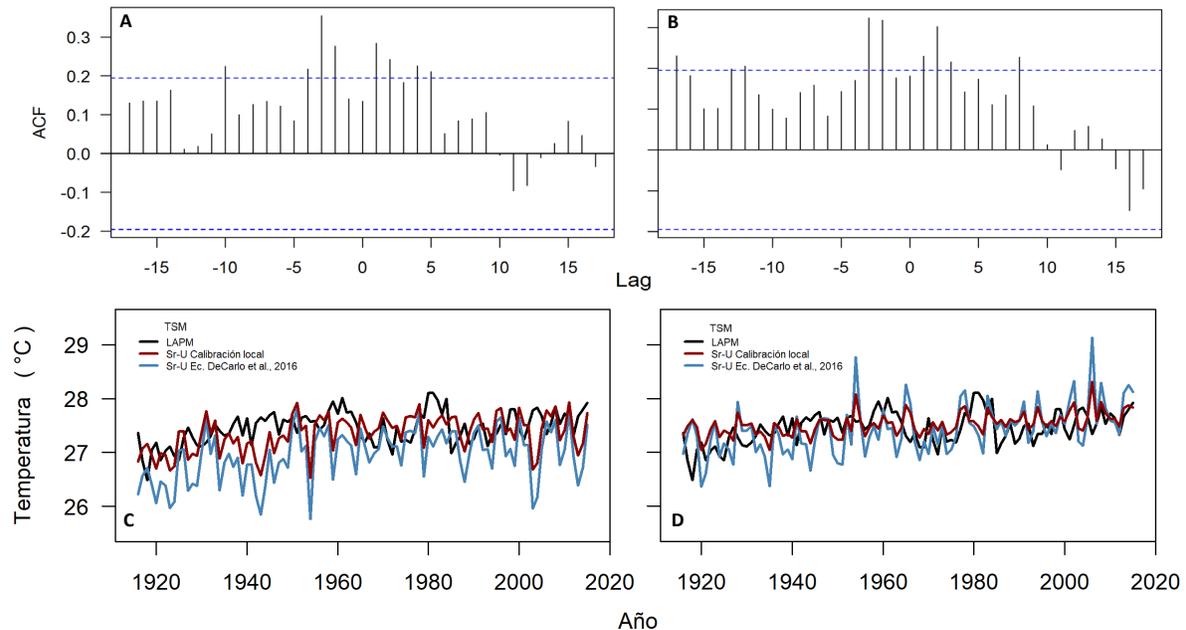


Figura 3.14. Análisis de correlación cruzada entre las series de temperatura de la LAPM y los indicadores de Sr-U BOC1 (A) y BOC2*(B). Reconstrucción de temperaturas durante los últimos 100 años con los indicadores de Sr-U (lag -1) en BOC1 (C) y en BOC2 (D).

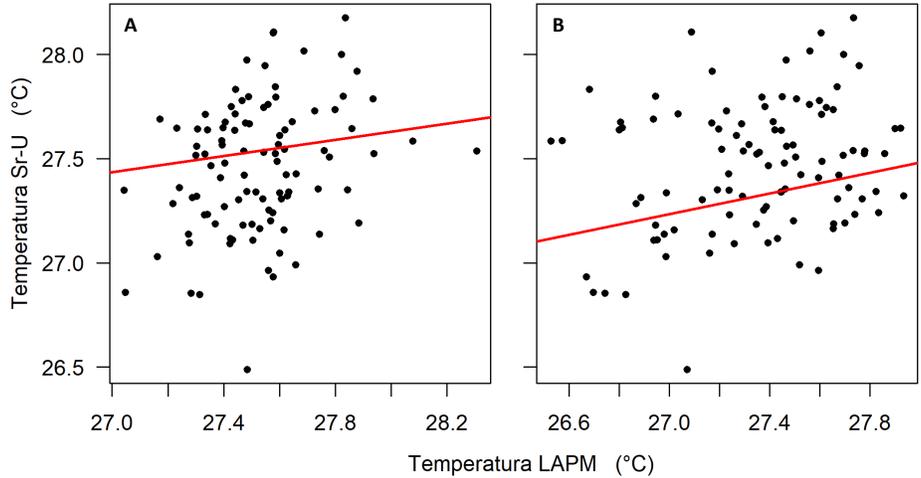


Figura 3.15. Relación entre los indicadores de temperatura de Sr-U (lag -1) y la TSM en la Laguna Arrecifal de Puerto Morelos de 1916 – 2015 ($p < 0.05$).

La reconstrucción de temperaturas basada en los indicadores de temperatura de Sr-U presentó mejor precisión con la calibración local que con la ecuación de DeCarlo et al. (2016) (Figs. 3.14 - 3.16). Lo anterior resalta la importancia de realizar calibraciones de temperatura por sitio y en diferentes colonias de la misma especie, pues brinda mayor certidumbre a la reconstrucción de temperaturas.

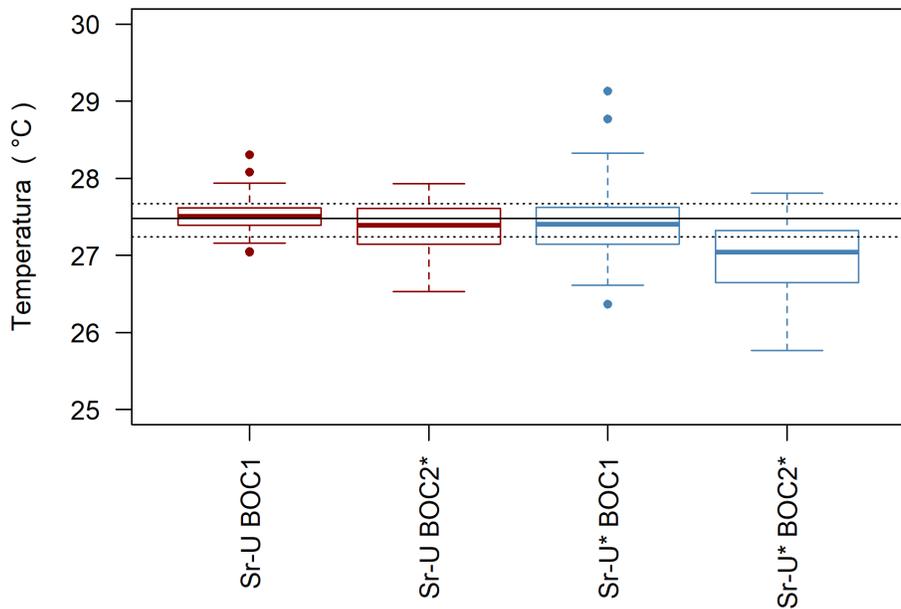


Figura 3.16. Diagrama de cajas con los indicadores de temperatura de Sr-U calibrados localmente (Sr-U) y con la ecuación de DeCarlo et al. (2016; Sr-U*). La línea negra corresponde la mediana de la TSM en la Laguna Arrecifal de Puerto Morelos y las líneas punteadas a los cuartiles (25 y 75%).

Tendencias temporales

En las series temporales completas de los indicadores de temperatura de Sr-U se observó una tasa de incremento de temperatura estadísticamente significativa ($p < 0.05$; Fig. 3.17A) durante el último siglo de $0.37 \pm 0.1 \text{ C}^\circ$ en BOC1 y de $0.50 \pm 0.1 \text{ C}^\circ$ y BOC2*. Los registros de ambas colonias indican un incremento de $0.4 \pm 0.1 \text{ C}^\circ$. Estos incrementos son consistentes con el estimado con el registro instrumental de la temperatura de la LAPM ($0.45 \pm 0.28 \text{ C}^\circ$). Aplicando un modelo de suavizado loess (span = 0.3; Fig. 3.17B) a las series de temperatura se puede apreciar que, excepto a inicios del siglo XX, las variabilidades de los registros son similares y son consistentes con la TSM en la LAPM.

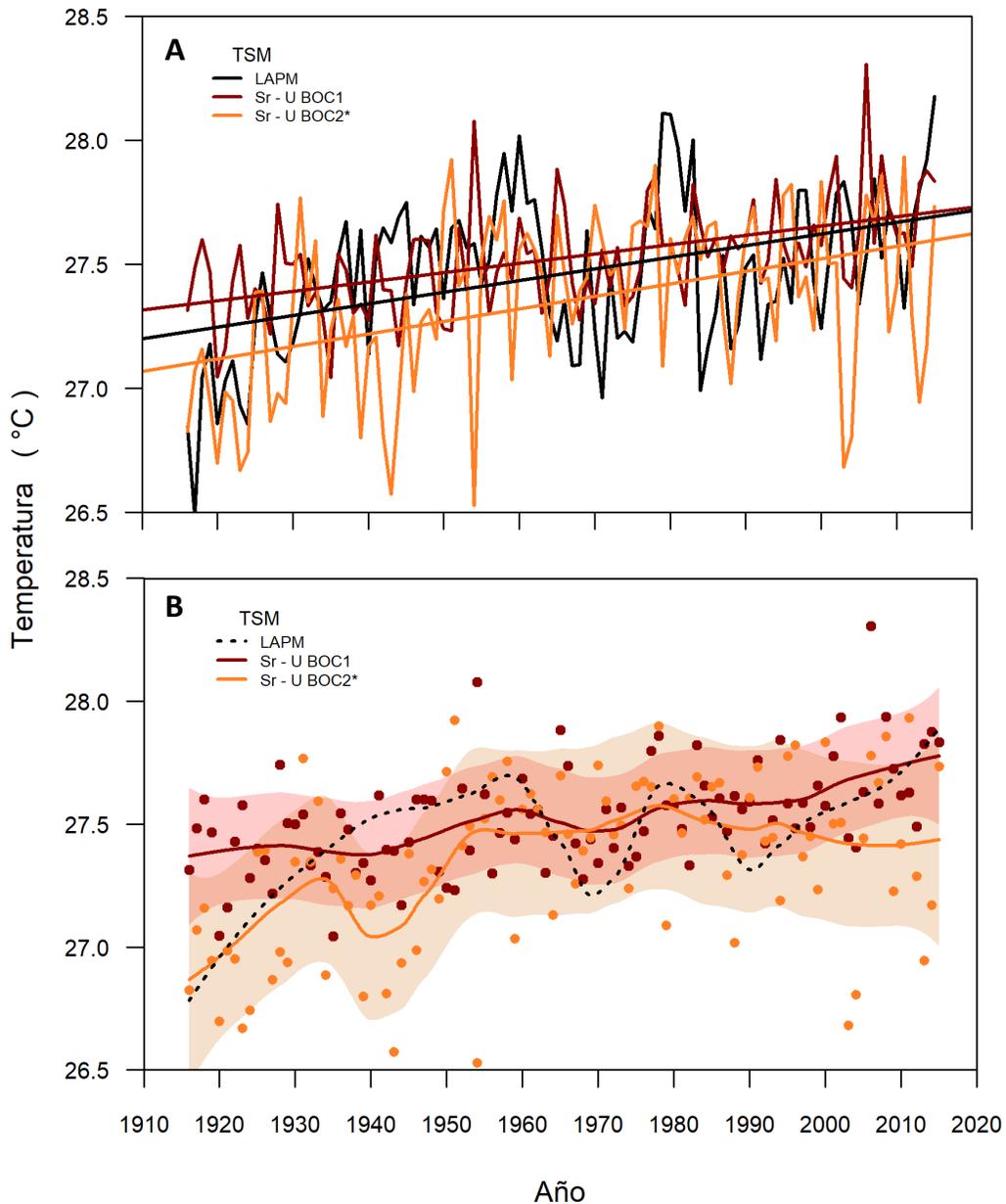


Figura 3.17. Indicadores de temperatura de Sr-U en BOC1 y BOC2* (lag -1) y TSM en la LAPM (A). Modelos de regresión lineal (suavizado loess, span = 0.3; B).

Aunque la reconstrucción de temperatura en BOC2 presenta mayor variabilidad que en BOC1, las bandas de confianza al 95% incluyen a la serie de temperaturas LAPM. Las variaciones observadas en el coral BOC2 podrían estar relacionadas a las observadas en las tasas de calcificación (Figs. 2.4 y 2.6), por lo que es posible que este coral haya estado sometido a eventos de estrés (como el blanqueamiento) que podrían afectar la concentración de carbonatos en el sitio de calcificación. Las variaciones en los registros de U/Ca dependen de la concentración de carbonatos en el fluido calcificante (DeCarlo et al., 2016) y esto es una condición intrínseca del metabolismo de cada individuo.

Las actividades humanas han causado un calentamiento global de aproximadamente 1.5 °C con respecto a los niveles preindustriales, con un rango probable de 0.8 - 1.2 °C y, en la actualidad el calentamiento global antropogénico aumenta 0.2 °C por década (IPCC, 2018). Sin embargo, no todos los arrecifes experimentan este cambio en la misma magnitud. Algunos arrecifes han experimentado un aumento de la exposición al estrés menor al esperado (Heron et al., 2016), y en arrecifes interiores de las costas de Florida se ha determinado un incremento de la temperatura de ~ 8 °C durante de 1870 a principios del año 2000 (Kuffner et al., 2015).

3.6. Conclusiones

Los registros geoquímicos de Sr/Ca, Li/Mg y Sr-U presentaron diferencias significativas entre colonias de la misma especie y sometidas a las mismas variaciones ambientales. Estas diferencias son debidas principalmente al metabolismo de cada colonia. Sin embargo, a pesar de estas diferencias es posible reconstruir los cambios de temperatura en la LAPM.

Los registros de Li/Mg se vieron afectados por la presencia de algas endolíticas impidiendo realizar una calibración adecuada. A pesar de haber sido sometidos a protocolos de limpieza especiales, este indicador no es adecuado para esta especie de coral.

Los indicadores de temperatura de Sr/Ca mostraron la variabilidad más alta y una precisión deficiente. Sin embargo, las reconstrucciones basadas en calibraciones con varios especímenes (p.e. Flannery et al., 2018) puede mejorar la precisión.

Los indicadores de temperatura basados en los registros de Sr-U son mejores en precisión y reducen la variabilidad entre individuos de la misma especie. Mediante el uso de este indicador fue posible determinar un incremento estadísticamente significativo de ~ 0.5 °C en la LAPM de 1915 a 2015.

Los resultados presentados en este estudio representan la primera reconstrucción a largo plazo de la TSM en la zona del Caribe Mexicano y brindan información de relevancia a nivel global para comprender los procesos de calentamiento en la columna. Se propone la realización de estudios similares en distintos gradientes latitudinales, de profundidad y en zonas específicas de los arrecifes que permitan comprender de manera regional los cambios de temperatura a largo plazo y su influencia en la zona arrecifal.

CAPÍTULO 4

EL BARIO COMO INDICADOR DE APORTES TERRÍGENOS A LA LAGUNA ARRECIFAL DE PUERTO MORELOS

El flujo de agua epicontinental hacia las zonas costeras depende en gran medida de la precipitación. La descarga de aguas continentales ricas en partículas terrígenas provoca incrementos en las concentraciones de bario (Ba) de las aguas costeras (Alibert et al, 2003; McCulloch et al., 2003). Los corales hermatípicos han demostrado la capacidad de registrar las variaciones de las concentraciones de Ba en la columna de agua y la proporción Ba/Ca en esqueletos de coral ha sido interpretada como un indicador de precipitación (Prouty et al., 2008, Carilli et al., 2009b; Horta-Puga y Carriquiry, 2012). Sin embargo, otros procesos antropogénicos pueden influir en la cantidad de sedimentos terrígenos en las zonas arrecifales, con implicaciones en la composición química de la columna de agua.

La consistencia y confiabilidad de los registros de Ba/Ca como archivos ambientales dependen del análisis de colonias adyacentes. Las colonias de *O. faveolata* son indicadores ambientales robustos debido a que presentan poca heterogeneidad entre colonias de un mismo sitio (Prouty et al., 2008). La Laguna Arrecifal de Puerto Morelos (LAPM) recibe aportes por infiltración de agua epicontinental a través de fracturas del subsuelo (“ojos de agua”), que conectan el sistema lagunar con el manto acuífero (Hernández-Terrones et al., 2011; Rico, 2014; Gallegos et al., 2016). Los registros de Ba/Ca a largo plazo pueden brindar información valiosa para reconstruir la dinámica hídrica y los aportes de sedimentos terrígenos hacia la laguna arrecifal.

En este capítulo se presenta una revisión bibliográfica general sobre el uso de los registros de Ba/Ca en corales hermatípicos y su interpretación como indicadores ambientales, y una descripción general de la dinámica hídrica que conecta el sistema cárstico adyacente con la zona costera de la LAPM. Se presentan los registros de Ba/Ca a lo largo de cien años de crecimiento de dos colonias adyacentes de *O. faveolata* en el sitio de La Bocana, y se discuten las tendencias temporales y su posible correlación con los registros de precipitación.

La señal de Ba/Ca en los corales estudiados resultó ser un buen indicador de precipitación a corto plazo (resolución sub-anual), aunque a largo plazo (resolución anual) se registró un incremento constante a lo largo de los cien años, que parece indicar que el Ba/Ca está trazando procesos de erosión de la zona costera.

4.1. Bario como indicador de aportes terrígenos en sistemas costeros

Cuando se mezclan aguas epicontinentales y marinas el Ba de los sedimentos terrígenos se solubiliza parcialmente, es transportado por las corrientes costeras y se aloja en el carbonato del esqueleto coralino de manera proporcional a la concentración del agua de mar (Sinclair y McCulloch, 2004). Los valores de Ba/Ca también pueden estar afectados por surgencias (Lea et al., 1989), si bien estos efectos son relativamente menores y su influencia principal es en las zonas exteriores del arrecife (McCulloch et al., 2003). La concentración de Ba en el océano también puede verse afectada por actividades antropogénicas. El registro de Ba/Ca en corales del banco Flower Gardens aumentó significativamente después de 1960, atribuido

a incrementos en el uso de barita (BaSO₄) utilizada para la perforación de pozos petroleros (Deslarzes et al., 1995; Carriquiry y Horta-Puga, 2010).

El Ba es un indicador con propiedades conservativas (McCulloch et al., 2003), estas permiten que los registros de las relaciones Ba/Ca en esqueletos de coral sean utilizadas como trazadores del transporte de partículas con la escorrentía (Alibert et al., 2003; Carilli, 2009b) y, por lo tanto, la influencia de la precipitación en su variación estacional. El radio iónico del Ba²⁺ (1.42 Å) es un poco mayor que el del Ca²⁺ (1.12 Å; Shannon, 1976), pero la red ortorrómbica de aragonito es tolerante a cationes más grandes (Sinclair y McCulloch, 2004). Debido a que el BaCO₃ forma un cristal ortorrómbico, el Ba puede sustituir a los iones de Ca²⁺ en la formación de aragonito coralina (Lea et al., 1989). La constante de distribución que relaciona el Ba/Ca en el fluido calcificante con sus concentraciones en el agua marina está determinada por el coeficiente de partición, K_D:

$$K_D = \frac{Ba / Ca_{\text{coral}}}{Ba / Ca_{\text{agua}}}$$

El valor de K_D para Ba en corales de la Gran Barrera de Coral es de 1.15 (Alibert et al., 2003), que concuerda con los rangos publicados en otros sitios (≈1; Buddemeier et al., 1981; Shen y Sanford, 1989; Lea et al., 1989; Tabla 4.1). La sustitución de Ba²⁺ por Ca²⁺ en una red de CaCO₃ se realiza en proporción a la relación Ba/Ca del fluido calcificante (Sinclair y McCulloch, 1974). Diversos estudios realizados en el Atlántico y el Pacífico han interpretado los registros de Ba/Ca de esqueletos coralinos como registros de cambios en las cargas de sedimentos suspendidos en el sistema arrecifal (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. K_D Ba/Ca y registros publicados de Ba/Ca en esqueletos de corales hermatípicos.

Sitio	Especie	K _D Ba/Ca	Periodo	Ba/Ca		Referencia
				Promedio (μmol mol ⁻¹)	Rango (μmol mol ⁻¹)	
Galápagos, Ecuador North Rock, Bermuda	<i>Pavona clavus</i>	1.41 ± 0.14	1965 - 1978	4.62 ± 0.22	4.1 - 5.1	Lea et al., 1989
	<i>Diploria</i>	1.27 ± 0.03	-	5.21	-	
	<i>labyrinthiformis</i> <i>O. annularis</i>	1.27 ± 0.03	-	5.32 ± 0.83	-	
Turneffe Belice Sapodilla, Belice Utila, Honduras Callo Cochinos, Honduras	<i>O. faveolata</i>	-	1890 - 2006*	3.43 ± 0.23	-	Carilli et al., 2009
		-	1900 - 2006*	3.84 ± 0.28	-	
		-	1900 - 2006*	3.60 ± 0.17	-	
		-	1840 - 2006*	3.71 ± 0.21	-	
Townsville, Australia	<i>Porites sp.</i>	1.2	1989 - 1993	-	3.5 - 4.0	Alibert et al., 2003
Cancún, Quintana Roo, México	<i>O. annularis</i>	-	1945 - 2000	5.90 ± 0.56	4.26 - 5.59	Horta-Puga y Carriquiry, 2010
Sist. Arrecifal Veracruzano, México	<i>O. faveolata</i>	-	1835 - 2000	7.82 ± 0.89	5.92 - 10.21	Carriquiry y Horta-Puga, 2010
Puerto Morelos, Quintana Roo, México	<i>O. faveolata</i>	-	1915 - 20015	5.12 ± 0.19 5.16 ± 0.16	4.69 - 5.44 4.86 - 5.52	Este estudio

* Fecha aproximada.

4.2. Estudios de Ba/Ca en el Caribe

Los primeros registros coralinos de Ba/Ca en el Caribe se reportaron para Barbados y Trinidad y Tobago, encontrando una relación entre muestreos subanuales de Ba/Ca y las descargas estacionales de los ríos Amazonas y Orinoco (Shen y Sanford., 1989). A pesar de que los archivos de Ba/Ca pueden ser un indicador de la descarga pluvial es necesario tomar con prudencia su interpretación ya que es posible que la elección del lugar de muestreo juegue un papel preponderante en la señal climatológica o ambiental registrada.

En un estudio realizado a diferentes escalas espaciales (intercolonial, local y regional) en las costas de Belice y Honduras, se determinó que los corales que se desarrollan cerca de las descargas de ríos y de zonas de desarrollo turístico o agrícola muestran incrementos considerables en los registros de Ba/Ca, por lo que es un buen indicador de impacto antrópico (Prouty et al., 2008). En esta región se ha observado incrementos de Ba/Ca en *O. faveolata* a largo plazo (100 a 150 años) relacionados con el cambio de uso de suelo y del desarrollo de asentamientos humanos en zonas adyacentes al arrecife (Carilli et al., 2009b).

En corales del Caribe mexicano cercanos a la laguna Nichupté de Cancún, los registros anuales de Ba/Ca en *O. annularis* han sido interpretados como indicadores de la precipitación anual de 1950 al 2000. Sin embargo, hasta un 20 % del Ba contenido en el esqueleto puede provenir de fuentes diferentes a los iones de Ba que sustituyen al Ca (Horta-Puga y Carriquiry, 2012).

4.3. Dinámica hídrica en el sistema lagunar de Puerto Morelos

El régimen de precipitación en la región del Caribe mexicano se compone de una estación seca (de marzo a mayo), una estación de lluvias (de junio a octubre) y una estación de nortes (de noviembre a febrero). Además, Puerto Morelos (y en general la Riviera Maya) es una zona expuesta a impactos por huracanes que se presentan durante la temporada de lluvias.

Paralela a la costa, predomina una amplia zona de manglares (37.54 km²) que se encuentra a una altura de 3-5 msnm y que se extiende hasta 3 km en dirección perpendicular a la costa. Está delimitada por una elevación del terreno de 6-10 msnm donde se encuentra la carretera federal Benito Juárez – Chetumal. El suelo en esta zona se compone de Rendzina (60.64 %), Solonchack (26.95 %) y Litosol (12.41 %) (Vázquez-Lule y Adame, 2009). En la zona más alta, y justo del otro lado de la carretera, predomina una zona de selva mediana subperennifolia. El subsuelo forma parte de un sistema cárstico, por lo que no existe un sistema superficial de agua epicontinental sino flujos subterráneos y sistemas de cenotes generados por la infiltración de agua pluvial a través de la roca caliza. El acuífero subterráneo recibe iones de dos fuentes principales: la disolución de minerales y la mezcla con la intrusión de agua de mar (Perry et al., 2002).

En la Laguna Arrecifal de Puerto Morelos se tienen localizados varios puntos de descarga de agua subterránea, conocidos localmente como ojos de agua (Fig. 4.1). La dinámica de descarga de los ojos de agua en la Laguna Arrecifal está dominada por el equilibrio entre el nivel freático y la variabilidad del nivel del mar, incluyendo la señal de marea astronómica y la configuración del oleaje. A pesar de que Puerto Morelos es un lugar de micro-mareas, una variación de unos pocos centímetros (~ 0.17 m) es suficiente para revertir el flujo en los

manantiales de la laguna (Gallegos et al., 2016). Durante las mareas muertas los ojos de agua permanecen abiertos casi por completo, mientras que durante las mareas vivas se cierran y abren de acuerdo con el régimen de marea semidiurna. Una vez que el nivel del mar se eleva por encima del umbral y los ojos se cierran, el agua del centro de estos se equilibra rápidamente con el agua de la laguna (Iglesias-Prieto et al., 2014)

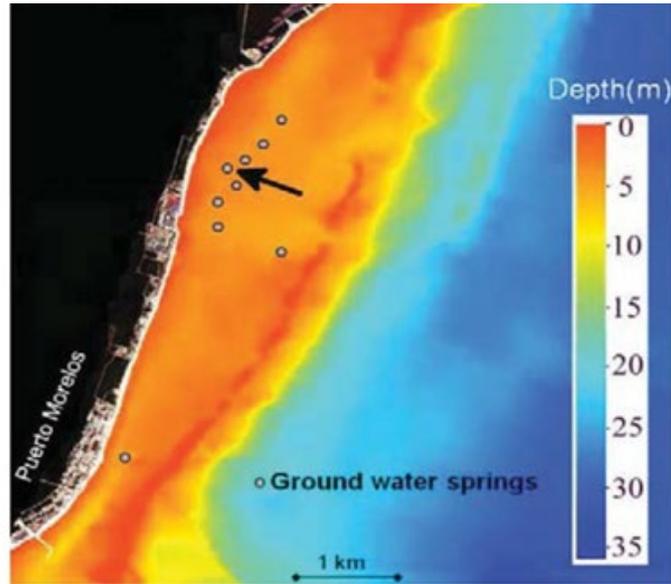


Figura 4.1. Batimetría y ojos de agua localizados en la Laguna Arrecifal de Puerto Morelos (Gallegos et al., 2016).

4.4. Método

Se calcularon datos de precipitación acumulada mensual y anual a partir de dos series de datos:

- i. Estación meteorológica del SAMMMO-UNAM de Puerto Morelos (1993-2015).
- ii. Modelo de precipitación mensual acumulada v0705 del Centro de Ciencias de la Atmósfera (CCA; 1915 – 2003; UNAM - CMC,2008), calculada para un cuadrante de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ con centro en 21.25°N , 86.75°O .

Se realizaron muestreos anuales (1915-2015) y subanuales (2011-2015) de esqueleto coralino en los núcleos BOC1 y BOC2. El fechado de las lajas y su preparación para análisis geoquímico se realizó con las metodologías descritas en los capítulos 2 y 3. La concentración elemental de Ba/Ca se realizó por espectrometría de masas con un equipo ICP-MS X-Series II Cuadrupolar en el Laboratoire du Sciences du Climat et de l'Environnement (Gif-sur-Yvette, Francia) bajo el protocolo descrito por Bourdin et al. (2011) y Montagna et al. (2014).

Los registros de ambas colonias se analizaron con las pruebas estadísticas Shaphiro-Wilk, F-Fisher y T-Student para evaluar su normalidad, varianza y similitud. Se realizaron regresiones lineales entre los datos de precipitación y de Ba/Ca para cada colonia a resolución subanual y anual, y análisis de tendencias temporales con la paquetería *Sizer* (Sonderegger et al., 2009).

4.5. Resultados

Con la base de datos de precipitación diaria de la estación meteorológica del SAMMMO-UNAM se calculó la precipitación acumulada por mes (Fig.4.2A). La serie presentó segmentos sin datos entre 2005 y 2010, por lo que se seleccionaron los datos previos a 2005 para ser evaluados mediante regresión lineal con el modelo de precipitación del CCA-UNAM. La regresión lineal entre el modelo del CCA y la base de datos SAMMO presentó una relación estadísticamente significativa ($p < 0.05$; Fig. 4.2B), permitiendo confirmar la viabilidad del uso del modelo del CCA como referencia para calcular la precipitación anual en la zona de estudio. Con los datos de precipitación mensual del modelo del CCA-UNAM, se calculó la precipitación acumulada anual para el cuadrante definido de 1915 a 2002. No se registraron tendencias estadísticamente significativas a lo largo de la serie temporal ($p > 0.05$, Fig. 4.3).

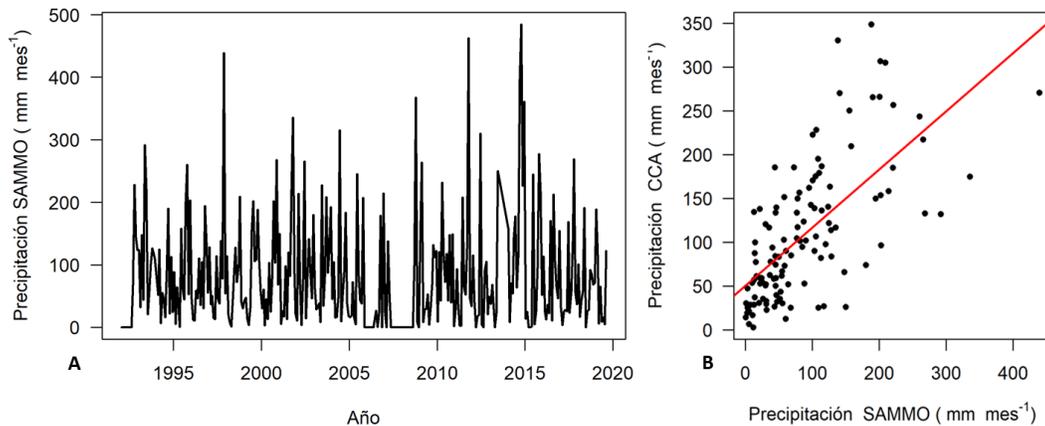


Figura 4.2 Precipitación mensual en la LAPM de 1993 a 2017, SAMMO-UNAM (A). Regresión lineal entre a precipitación SAMMO-UNAM y el modelo v0705 CCA-UNAM (B).

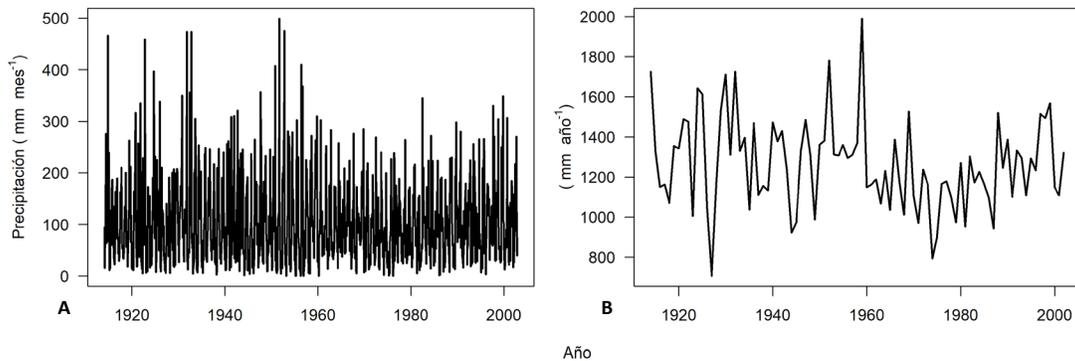


Figura 4.3. Serie temporal (1915-2002) de precipitación mensual (A) y anual (B) con los datos del modelo del CCA-UNAM.

Los registros subanuales de Ba/Ca mostraron una distribución normal en ambos núcleos (Shapiro-Wilk; $p > 0.05$). No se registraron diferencias significativas entre las varianzas de ambos registros (F-Fisher; > 0.5). Se observó una ligera diferencia entre las medias de ambos registros (T-Student; $p < 0.05$), de $5.41 \pm 0.13 \mu\text{mol mol}^{-1}$ y $5.33 \pm 0.10 \mu\text{mol mol}^{-1}$ en los núcleos BOC1 y BOC2, respectivamente (Fig. 4.4).

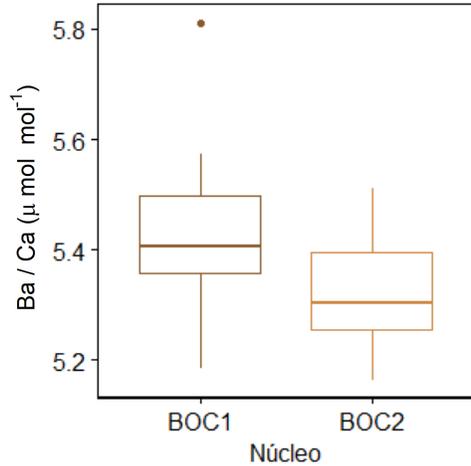


Figura 4.4. Diagrama de cajas de los registros subanuales período 2012 - 2013 de Ba/Ca en los núcleos BOC1 y BOC2 del sitio de La Bocana.

Se compararon los registros subanuales de Ba/Ca y los datos mensuales de precipitación del SAMMO-UNAM para identificar mínimos y máximos en ambas series de tiempo (Fig. 4.5). El retraso entre ambas series puede deberse a desfases provocados por la precisión de los doce cortes subanuales en las muestras de coral (Shen y Sanford, 1989). La señal sub anual de Ba/Ca determinada en ambas colonias mostró una relación estadísticamente significativa ($p < 0.05$) con los valores mensuales de precipitación (Fig. 4.6).

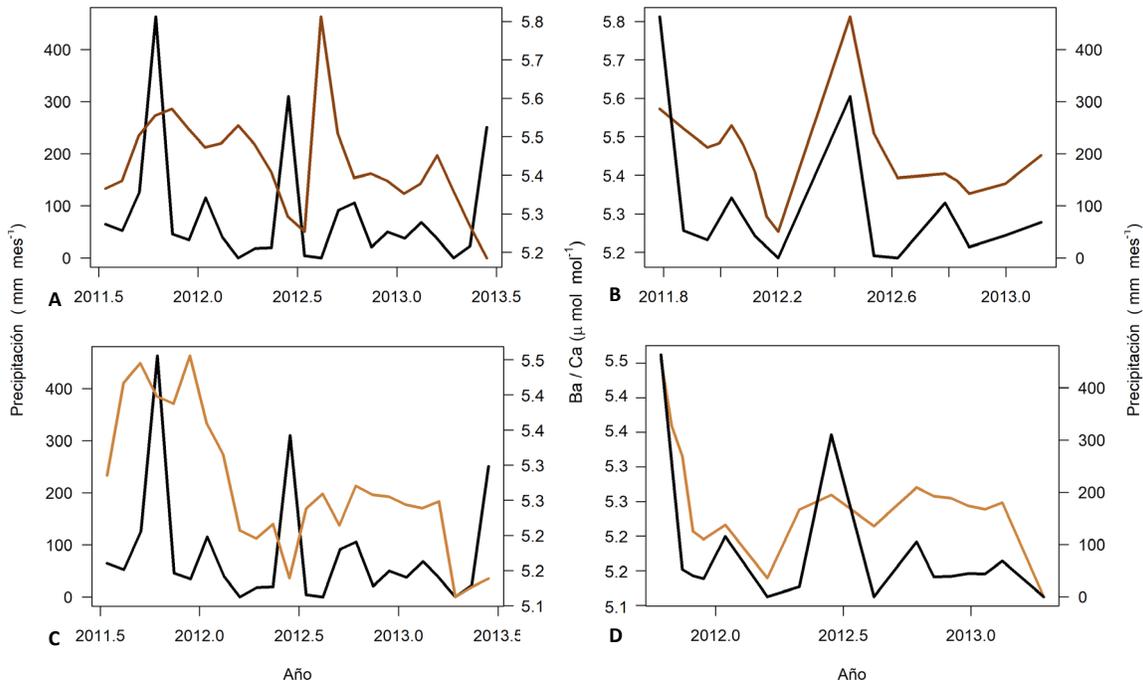


Fig. 4.5. Registros subanuales de Ba/Ca (líneas cafés) y precipitación mensual (línea negra) en los núcleos (A) BOC1 y (C) BOC2. Correspondencia de máximos y mínimos en registros de Ba/Ca y precipitación acumulada mensual (B) BOC1 y (D) BOC2.

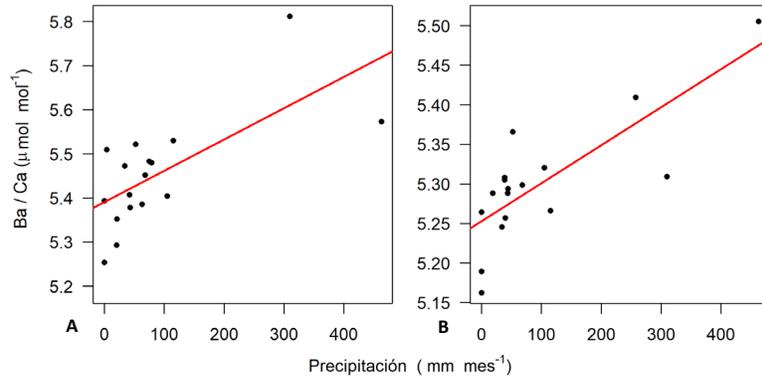


Figura 4.6. Regresiones lineales entre registros subanuales de Ba/Ca y registros mensuales de precipitación mensual: (A) BOC1 y (B) BOC2.

Los registros anuales de Ba/Ca mostraron una distribución normal en ambos núcleos (Shapiro-Wilk; $p > 0.05$). No se registraron diferencias significativas entre las varianzas de ambos registros (F-Fisher; > 0.5) ni diferencias entre las medias de ambos núcleos (T-Student; $p > 0.05$). Las medias anuales de Ba/Ca calculadas para ambos núcleos fueron de 5.12 ± 0.19 y de $5.16 \pm 0.16 \mu\text{mol mol}^{-1}$ para BOC1 y BOC2, respectivamente (Fig. 4.7. A). La serie completa de los registros (Figura 4.7. B.) indicó un aumento estadísticamente significativo ($p < 0.05$) a lo largo de los últimos 100 años en ambos registros. A diferencia de los valores subanuales, los registros anuales de Ba/Ca no presentaron una relación estadísticamente significativa con los valores de precipitación ($p < 0.05$) para el total de la serie temporal.

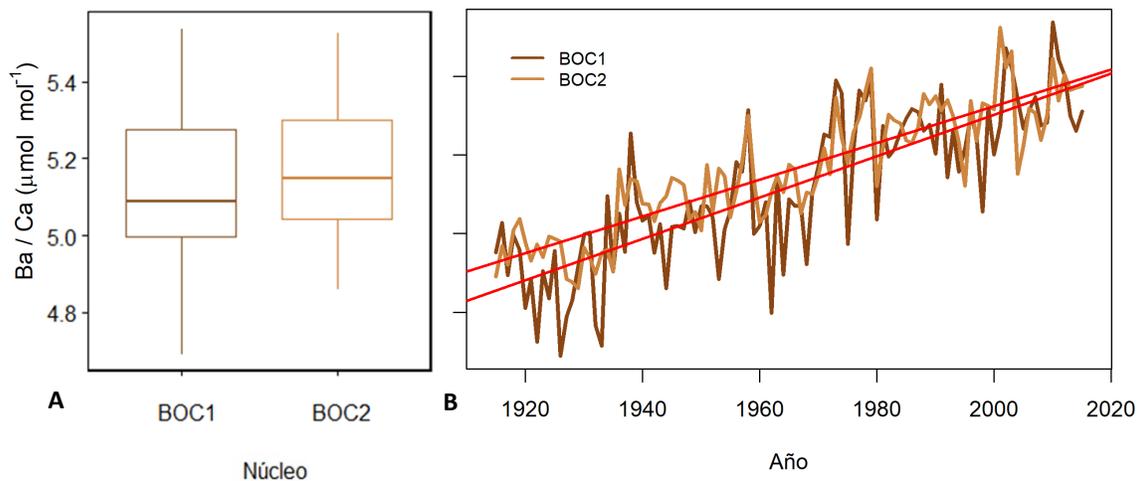


Figura 4.7. Diagrama de cajas de los registros anuales de Ba/Ca (A) y serie temporal (1915-2015; B).

4.6. Discusión

La similitud de las medias de Ba/Ca en ambos registros, sus tendencias y las diferentes periodicidades en fase que presentan ambos registros a lo largo de casi toda la serie temporal (Figs. 4.7B y 4.8) permiten confirmar que la señal es fuerte en ambas colonias, lo que confirma la robustez del indicador.

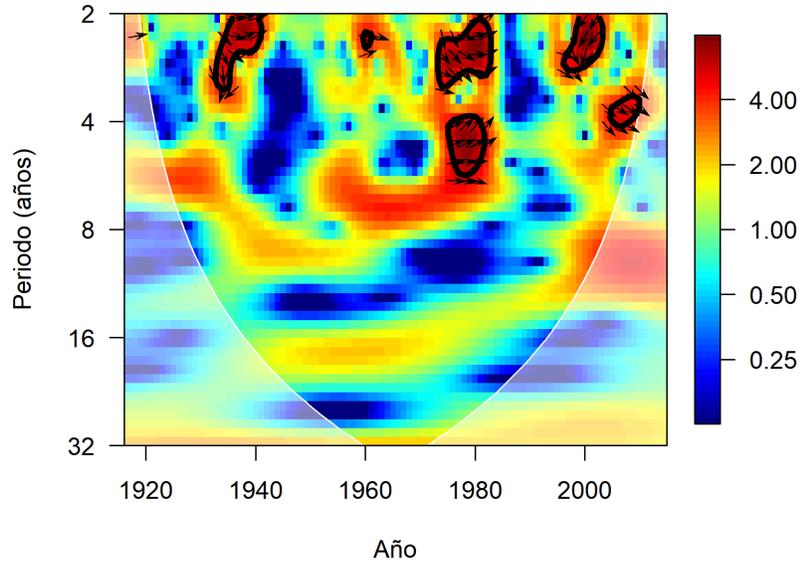


Figura 4.8. Correlación cross-wavelet entre los registros de Ba/Ca de las colonias BCI y BOC2. Los colores rojos indican la fuerza de correlación y las flechas que apuntan a la derecha significan periodicidades en fase.

Los datos mensuales del modelo de precipitación del CCA evaluados mediante análisis *Sizer* no arrojaron tendencias definidas de aumento o disminución en la cantidad de precipitación en la mayor parte de la serie temporal (1914 a 2015), a excepción de un ligero descenso entre 1960 y 1970, y un aumento entre 1990 y el año 2000. La correlación positiva entre los registros subanuales de Ba/Ca y los registros de precipitación de 2011 a 2013 confirman la efectividad del Ba/Ca como indicador de lluvia a baja resolución temporal (sub-anual). Sin embargo, no sucede lo mismo al comparar los registros anuales, pues la tendencia de Ba/Ca no es significativa ($p < 0.05$).

La ausencia de una relación estadísticamente significativa entre los datos anuales de precipitación y los registros de Ba/Ca en este estudio difiere de las reportadas por Horta-Puga y Carriquiry (2010), que muestran una clara influencia de la precipitación en este indicador para corales que se encuentran cerca de la zona estuarina de la Laguna Nichupté en Cancún. Los ojos de agua en la Laguna Arrecifal de Puerto Morelos aportan un caudal intermitente controlado principalmente por dos factores (Iglesias-Prieto et al., 2014):

- i. el nivel freático en el sistema cárstico y,
- ii. la relación entre este nivel y el nivel de marea (Gallegos et al., 2016).

Es posible que las mareas astronómicas influyan en los aportes a largo plazo de los ojos de agua y las direcciones estacionales de viento que orientan las corrientes dentro de la laguna arrecifal. Si bien, la intermitencia de los eventos de marea podría generar retrasos en las descargas de agua epicontinental hacia la laguna arrecifal respecto a las variaciones anuales de precipitación, los incrementos de Ba/Ca en los registros de ambos núcleos durante los últimos 100 años (Fig. 4.7 B) confirman que el sistema arrecifal está recibiendo una mayor cantidad de material terrígeno, probablemente generado por el cambio de uso de suelo y los asentamientos humanos que se han desarrollado a lo largo de la costa.

El registro de niveles de Ba/Ca por debajo de la media ($< 5.1 \mu\text{mol mol}^{-1}$) se presenta en la época más antigua de los núcleos (1915), y comienza a aumentar a partir de 1930. Esto coincide con los primeros registros de industrialización agrícola y, por lo tanto, de incrementos en los asentamientos humanos de la zona costera de Quintana Roo. El impulso a la explotación del árbol del chicle fue uno de los primeros detonantes en el incremento de asentamientos humanos en la localidad (Daltabuit et al., 2006). Una segunda etapa de industrialización, en la que se registra un marcado incremento del número de asentamientos humanos, se dio a partir de 1970 como producto del impulso de una política de fomento a la industria turística y la apertura de numerosos hoteles en la zona costera (Hernández-Terrones et al., 2011; Rico, 2014).

La urbanización para la infraestructura turística y la vivienda residencial en Puerto Morelos está aumentando rápidamente, lo que resulta en el relleno sanitario y la deforestación de las zonas de manglar y de selva baja, repercutiendo en un incremento de los escurrimientos en la zona de playa y cambio de uso de suelo. Se espera que ambos aumenten aún más, ya que el modelo de desarrollo en la región está basado en la apertura de más centros turísticos en la costa y una zona industrial hacia tierra (Ruíz-Rentería et al., 1998; Rico, 2014). Sin embargo, se carece de un registro a largo plazo que permita cuantificar el cambio en el uso de suelo. Otras evidencias sobre incrementos en la erosión de la zona costera provocada por el cambio de uso de suelo y el crecimiento de los asentamientos humanos se han registrado en núcleos de sedimentos colectados en las praderas de pastos marinos, donde las tasas de acumulación másica (MAR) muestran incrementos significativos durante los últimos 100 años (López-Mendoza et al., 2020).

Los picos en los registros de Ba/Ca en ambos núcleos a finales de los años veinte, sesenta e inicios del 2000 (Figs. 4.7, B y 4.8) ocurren en los años posteriores de las tormentas “Sin nombre” (1926), Beluah (1967) y Wilma (2005). La ocurrencia de los dos primeros coincide con los incrementos de tendencia en las concentraciones de Ba/Ca de ambos núcleos, mientras que el último se ve reflejado únicamente en BOC1 (Fig. 4.9), lo que sugiere que los registros anuales de Ba/Ca pueden verse afectados por eventos meteorológicos extremos como huracanes y tormentas tropicales.

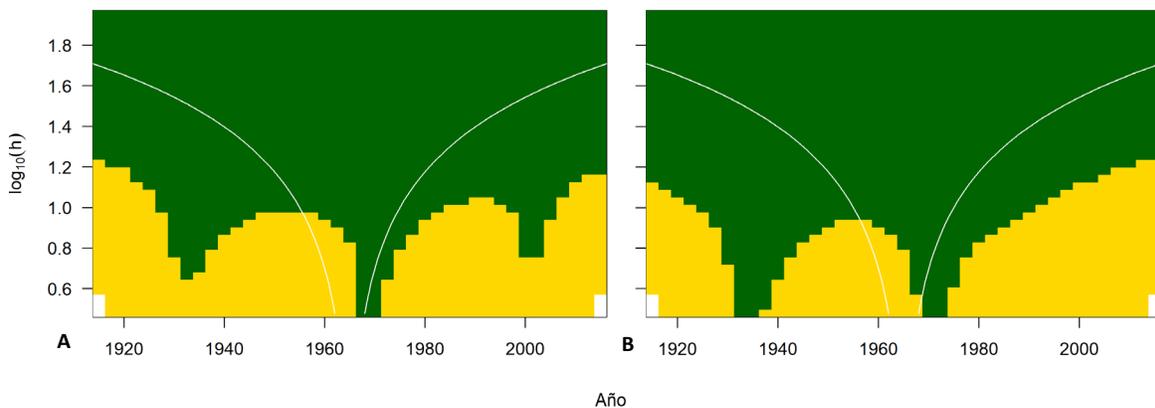


Figura 4.9. Análisis de tendencias “Sizer plot” con los registros anuales de Ba/Ca para los núcleos BOC1 (A) y BOC2 (B) del sitio de La Bocana.

4.7. Conclusiones

Los registros subanuales de Ba/Ca en las colonias de *O. faveolata* de La Bocana son buenos indicadores de descargas de materiales terrígenos hacia la Laguna Arrecifal de Puerto Morelos y siguen un patrón similar a las variaciones de la precipitación mensual. Los registros anuales mostraron un incremento constante a lo largo de los últimos 100 años (1915-2015) que no se encuentran directamente relacionados con los registros de precipitación, lo que permite inferir que otros factores, como la erosión continental, están jugando un papel preponderante en los aportes de sustancias al sistema arrecifal.

Es muy probable que los efectos antropogénicos generados por la industria agrícola desde inicios del siglo XX, y por la industria turística a mediados de los años setenta estén alterando la dinámica hídrica del sistema arrecifal en la zona de Puerto Morelos. Los registros también parecen indicar el impacto natural producido por huracanes importantes en la región, responsables de aportes puntuales de material terrígeno a la laguna arrecifal.

Debido a que no existen registros históricos a largo plazo sobre el cambio de uso de suelo a largo plazo, se propone utilizar técnicas alternativas que permitan cuantificar estos cambios a partir de los últimos 50 años, para confirmar la relación con los incrementos en la señal de Ba/Ca, como por ejemplo el análisis de fotografías aéreas históricas e imágenes satelitales. También se sugiere la posibilidad de utilizar modelos acoplados laguna – ojos de agua que permitan comprender mejor los registros anuales de Ba/Ca en la Laguna arrecifal.

CAPÍTULO 5

PLUTONIO EN CORALES HERMATÍPICOS: PROPUESTA DE UN “PUNTO ESTRATIGRÁFICO GLOBAL” PARA LA DETERMINACIÓN DEL INICIO DEL ANTROPOCENO

(Artículo publicado en *Environmental Science of the Total Environment*, No. 771; Sanchez-Cabeza et al., 2021)

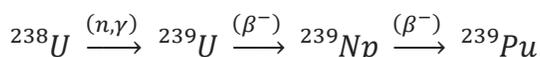
Si bien vivimos oficialmente en la época del Holoceno, los cambios ambientales producidos por la especie humana a nivel planetario han llevado a la propuesta y la adopción por numerosos científicos de una nueva época denominada Antropoceno. El inicio del Antropoceno podría estar definido por un evento histórico, como el inicio de la Revolución Industrial basada en el uso combustibles fósiles, o por las explosiones nucleares a partir de 1945. Sin embargo, el establecimiento de un estándar estratigráfico requiere un registro significativo, generalizado y abrupto a nivel mundial. El Grupo de Trabajo Antropoceno perteneciente a la Subcomisión de Estratigrafía Cuaternaria de la Comisión Internacional de Estratigrafía, reconoció que esta época debe tratarse como una unidad estratigráfica formal, demostrada en un nivel de referencia físico, comúnmente conocido como "punto dorado" (traducido del inglés “golden spike”).

La aparición de diversos isótopos del plutonio (utilizado en las pruebas de armas nucleares en los años posteriores a 1945, y/o generado durante la detonación de armas nucleares basadas en ^{235}U) es un buen marcador: este elemento es prácticamente inexistente en la naturaleza, pero es un componente importante de las detonaciones nucleares (Waters et al., 2015). A partir de las numerosas pruebas atmosféricas de armas termonucleares ocurridas después de 1952 se depositaron grandes cantidades de radionúclidos en el medio ambiente dejando una firma radiogénica bien definida. Esta puede proporcionar una señal global efectiva que marque el comienzo del Antropoceno (Waters et al., 2015).

En el presente capítulo se aborda la medición de los registros de Pu en corales, se reportan las mediciones de las concentraciones de $^{239,240}\text{Pu}$ en las bandas anuales de una colonia de *O. faveolata* (BOC1) del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos en el Caribe mexicano, y se sintetizan los registros publicados de plutonio de otros sitios en el planeta con el objetivo de contribuir al establecimiento de un Estratotipo Global de Límite (GSSP, por sus siglas en inglés) que marque el inicio del Antropoceno.

5.1. Características del Plutonio

El Pu es un elemento artificial y sus isótopos ^{239}Pu y ^{240}Pu son producidos por procesos de activación por neutrones de átomos de uranio, que habitualmente ocurren en reactores de fisión bajo la siguiente secuencia de producción para el ^{239}Pu (Be et al., 2016):



El ^{239}Pu experimenta fisión nuclear tras la absorción de neutrones, emitiendo energía. Esta reacción es utilizada en la detonación de armamento nuclear y en algunos reactores nucleares.

Las principales fuentes de isótopos de Pu en los océanos son las pruebas de armas nucleares en la atmósfera y las descargas de residuos líquidos de las plantas de reprocesamiento nuclear.

El Pu tiene una larga vida media ($T_{1/2} = 24,100 \pm 11$ años; Be et al., 2016), baja solubilidad y alta reactividad con partículas en suspensión, lo que lo hace un buen candidato para marcar el Antropoceno. Además, los isótopos de Pu son considerados potenciales trazadores de procesos oceánicos físicos y biogeoquímicos como la circulación, la sedimentación y la productividad biológica, y por lo tanto un medio para evaluar los impactos del cambio global (Lindahl et al., 2010).

5.2. Coprecipitación de Pu en organismos calcificadores

Existen dos posibles complicaciones para la interpretación de la composición elemental de las bandas anuales en corales como representativa de la composición del agua marina del ambiente (Benninger y Dodge, 1986):

- i. Para que la concentración de un elemento en el coral refleje su concentración en agua, es necesario que su incorporación sea consistente con el crecimiento del coral. La posibilidad de estimar un factor de discriminación, que es un índice de su concentración relativa en dos medios, no tiene una relación clara con su mecanismo de incorporación en el coral. El comportamiento químico del Pu es muy sensible a su estado de oxidación, lo que podría complicar la interpretación de las concentraciones en el coral esquelético.
- ii. La posibilidad de que factores diagenéticos provocados por organismos horadadores promuevan calcificación de origen diferente de la biomineralización, que afecte a los factores de discriminación.

Experimentos de incorporación de ^{239}Pu en aragonito y en calcita, y el hecho de que el registro de las concentraciones de Pu en las bandas anuales de corales es similar al registro de deposición atmosférica de ^{90}Sr (Meece y Benninger, 1993), confirman que los corales incorporan Pu del agua de mar con un coeficiente de partición constante (discriminación constante; Noshkin et al., 1975), y una dirección biológica más que fisicoquímica en la discriminación e incorporación de este elemento (Meece y Benninger, 1993).

Sin embargo, se puede presentar absorción no biótica de Pu a lo largo de la superficie del esqueleto como adsorción y coprecipitación con el carbonato de calcio (Meece y Benninger, 1993), así como por atrapamiento de partículas finas suspendidas.

5.3. El Antropoceno como nueva época geológica

Dentro de las escalas del tiempo geológico, el período Cuaternario (2.6 Ma) se ha caracterizado por oscilaciones del clima terrestre entre condiciones glaciales e interglaciales. El Holoceno (12 ka) es considerada su última época, transitando desde la última glaciación hasta las condiciones interglaciales actuales. Oficialmente vivimos en la Era Meghalaya (4.2 ka), un evento de desertificación que comenzó con una sequía de 200 años y causó un cambio cultural del ser humano. Este cambio se caracterizó por el colapso de varias sociedades, migraciones para establecerse cerca de los ríos y cambios en los sistemas de agricultura para adecuarse a las nuevas condiciones climáticas (Walker et al., 2018).

Durante el siglo XX, la especie humana ha crecido rápidamente, notablemente desde la década de 1950, periodo definido como la gran aceleración (Steffen et al., 2007), que ha causado cambios profundos en del sistema terrestre, referido como cambio global (Stern et al., 1992). Uno de los impactos en el sistema terrestre es el cambio climático reciente, causado principalmente por la emisión de CO₂ (gas de efecto invernadero) a la atmósfera (IPCC 2013), y cuya concentración ahora es aproximadamente un 40% más alta que durante al menos los últimos 800 kyr (Lüthi et al., 2008). Actualmente la especie humana es reconocida como la principal fuerza geomorfológica (Cooper, 2018) y el uso de la época del Antropoceno para describirla (Crutzen y Stoermer, 2000) ha sido adoptada naturalmente por muchos científicos.

El Grupo de Trabajo Antropoceno (GTA; Comisión Internacional de Estratigrafía, Subcomisión de Estratigrafía Cuaternaria) ha votado recientemente (informe publicado el 21 de mayo de 2019) que el Antropoceno debe tratarse como una unidad estratigráfica formal y definida como un Estratotipo Global de Límite (GSSP), es decir, un nivel de referencia física que terminaría con la Época del Holoceno y la Era Meghalaya. Un GSSP, comúnmente conocido como "punto dorado", debe caracterizarse por un evento con un marcador bien definido que pueda ser identificado por marcadores similares (u otros) en diferentes partes del mundo. Otros requisitos incluyen la accesibilidad y la presencia de marcadores secundarios (Waters et al., 2015). El GTA también decidió que la base del Antropoceno debe ser una de señal estratigráfica de mediados del siglo XX y que coincida ampliamente con la gran aceleración, y ha reconocido que la aparición de las consecuencias globales de las pruebas termonucleares en la década de 1950 puede ser un marcador principal (Grupo de Trabajo del Antropoceno, 2019).

Los radionúclidos artificiales presentes en el medio ambiente global fueron liberados principalmente por las pruebas nucleares atmosféricas durante las décadas de 1950 y 1960, y alcanzaron un máximo troposférico en el hemisferio norte en 1963 (UNSCEAR, 2000). De estos radionúclidos, el ²³⁹Pu tiene una vida media relativamente larga ($T_{1/2} = 24,100 \pm 11$ años; Bé et al., 2008), y actualmente se mide rutinariamente por técnicas de espectrometría de masas y, en menor medida, por espectrometría alfa (en este caso junto con ²⁴⁰Pu, $T_{1/2} = 6561 \pm 7$ años; Bé et al., 2016). Debido a su alta afinidad con las partículas tanto en agua dulce como en agua de mar (IAEA, 2004), es altamente inmóvil en los sedimentos, donde a menudo se usa para validar cronologías de ²¹⁰Pb o para estimar las tasas de acumulación promedio (Sanchez-Cabeza y Ruiz-Fernández, 2012).

Un punto dorado sedimentario basado en este indicador no sería óptimo debido a: (i) las dificultades para encontrar sedimentos no perturbados recientemente formados, y (ii) la resolución temporal puede ser variable dependiendo de la tasa de acumulación real. Por otro lado, los isótopos de plutonio se pueden medir en corales hermatípicos, muchos de los cuales muestran bandas anuales inequívocas, se encuentran en sitios accesibles y generalmente se encuentran en áreas protegidas.

5.4. Método

Puerto Morelos

Los datos correspondientes a Puerto Morelos se obtuvieron a partir del análisis de la laja BOC1-L4 obtenida en el sitio de La Bocana. Esta fue fechada mediante el bandeado de alta densidad con la metodología descrita en el capítulo 1. Se cortaron muestras anuales de 5 g de esqueleto.

El análisis de plutonio por espectrometría de masas se llevó a cabo en el laboratorio Spiez, Suiza, siguiendo la metodología descrita por Röllin et al. (2009). La medición de plutonio se realizó en un equipo Neptune Plus de alta resolución acoplado a un multicolector ICP-MS (Thermo Scientific) con 10 colectores y cinco contadores iónicos. Las soluciones acuosas fueron introducidas en el ICP-MS usando un desolvatador CETAC Arridus II (Elemental Scientific Inc.) y para el aseguramiento de la calidad analítica se analizaron los materiales de referencia IAEA-327, IAEA-384 y IAEA-447.

Las muestras se secaron en horno a 80 °C hasta peso constante y fueron reducidas a cenizas en un horno a 520 °C durante 16 horas. Se mezclaron hasta 5 g de alícuota de material molido con Spectroflux 100 B en una proporción de masa de 2:3. Se agregaron cantidades conocidas de marcadores de ²⁴²Pu como marcadores de recuperación radioquímica. La fusión de la muestra se realizó en un crisol de 50 mL de Pt / Au (95/5%) a 1,100 °C por 20 minutos con agitación periódica. La masa fundida se vertió en un vaso de vidrio con 200 g de HNO₃ 4.5 M. Se añadió 1 mL de polietilenglicol (PEG) 0.2 M para precipitar los silicatos mientras se disolvía la masa fundida bajo agitación durante 3 horas a 40 °C.

Después de la filtración, la fracción de Pu se separó usando una resina de cromatografía de extracción TEVA (Triskem International). Esta resina es selectiva para elementos con estado de valencia (IV). Para poder separarlos, el estado de oxidación de ambos radionúclidos debe ajustarse a (IV). Se agregaron algunos gramos de sal de Fe (II) [(NH₄)₂Fe(SO₄)₂·6H₂O] a la solución para reducir los estados de oxidación de ambos elementos manteniendo al Pu en estado de alta oxidación (V, VI) el cual se reduce primero a Pu⁴⁺ / Pu³⁺ por el par Fe²⁺ / Fe³⁺.

Otros núcleos

Las concentraciones de plutonio en muestras fechadas de otros siete corales fueron obtenidas de publicaciones en revistas revisadas por pares (Tabla 1 y Fig.1), de las cuales en algunos casos se reportan valores previos a las detonaciones de bombas nucleares. Para uno de los casos (Lindahl et al., 2012) se digitalizó el gráfico presentado en la publicación mediante el software *PlotDigitizer* (versión 2.6.6). En otro de los casos (Froelich et al., 2017) se trata del re-muestreo de un mismo coral por lo que no se consideraron los datos previos.

Las bases de datos fueron ajustadas temporalmente a “año coral”, el cual está determinado por los bandeos anuales de densidad, que usualmente corresponden a las condiciones ambientales del verano en el hemisferio norte, por lo que el fechado es asignado a partir de la banda más reciente a la fecha de colecta. Por ejemplo, a la muestra que abarca del verano de 1962 al verano de 1963 le fue asignado el año decimal 1963.0, y se asignaron las zonas de baja densidad a la mitad del año (1963.5).

Los análisis de plutonio publicados antes de 1990 fueron realizados mediante espectrometría alfa, por lo que se reportan como $^{239,240}\text{Pu}$. A partir de 1990 la mayoría de los autores utilizaron espectrometría de masas, que permite la determinación de cada isótopo y la relación isotópica $^{240}\text{Pu}/^{239}\text{Pu}$. Para la comparación de resultados con espectrometría de masas se utilizaron las concentraciones de $^{239,240}\text{Pu}$ calculadas (i) a partir de las concentraciones de ambos isótopos, (ii) o bien calculada a partir de las concentraciones de ^{239}Pu y la razón isotópica.

Las concentraciones de plutonio previas a las detonaciones de bombas nucleares fueron utilizadas para establecer un valor medio de fondo y variabilidad, probablemente causada por absorción no biótica. De los ocho registros de coral, solo cuatro contenían valores previos a las pruebas nucleares. Para cada núcleo, se calculó la media y la desviación estándar de los tres valores más antiguos previos a la bomba, y se estableció el inicio de los registros de plutonio cuando el siguiente valor fue mayor que la media más dos desviaciones estándar (95% de confianza). Si este no era el caso, el número de valores previos se incrementó en uno hasta que se alcanzó dicha condición.

5.5. Resultados

En la Tabla 5.1 se muestra un resumen de los datos extraídos de la literatura publicada y los de este estudio, resaltando los años de máxima actividad, sus rangos y el año de inicio de la señal de Pu. Los núcleos del Océano Pacífico muestran en su mayoría máximos relacionados con detonaciones próximas, mientras que los núcleos del Océano Atlántico reflejan una deposición relacionada con el transporte global, y su inicio ocurre, de forma aproximada, con los máximos en el Océano Pacífico. Los núcleos del Océano Atlántico, alejados de los principales sitios de pruebas nucleares, mostraron actividades de plutonio mucho más bajas, y la actividad máxima se registró en Puerto Morelos ($98 \pm 1 \text{ mBq kg}^{-1}$) en 1966.

Tabla 5.1. Resumen de registros de plutonio en núcleos de coral. Cuando no había valores disponibles previos a las detonaciones, se estimó el año de inicio de $^{239,240}\text{Pu}$ (~) como la edad de la banda más antigua.

Código (Referencia)	Región País	Especie	Serie temporal	$^{239,240}\text{Pu}$ rango (mBq kg ⁻¹) año*	$^{240}\text{Pu}/^{239}\text{Pu}$ rango año*	$^{239,240}\text{Pu}$ año de inicio
<i>Océano Pacífico</i>						
Bikini (Noshkin et al., 1975)	Atolón Bikini I Islas Marshall	<i>Favites virens</i>	1954 – 1972	3 700 – 1 441 890 ~1954.5	0.15 – 0.24 1956	~1954.5
Enewetak (Froehlich et al., 2017)	Atolón Enewetak Islas Marshall	<i>Porites lutea</i>	1952 – 1965	1 100 – 140 000 1958.9	0.07 – 0.58 1952.8	~1952.8
Guam (Lindahl et al., 2011)	Isla Guam EUA	<i>Porites lobata</i>	1943 – 1999	4 – 4 543 1954	0.05 – 0.46 1953	1951
Ishigaki (Lindahl et al., 2012)	Isla Ishigaki Japan	<i>Porites</i>	1937 – 1997	5 – 1 073 1953	0.07 – 0.47 1952	1951
Hawaii (Buesseler, 1997)	French Frigate Shoals Hawaii, EUA	<i>Porites</i>	1955 – 1964	150 – 367 ~1955	0.19 – 0.24 1956	~1955
<i>Océano Atlántico</i>						
Croix (Benninger y Doge, 1986)	St. Croix Virgin Islands, EUA	<i>Orbicella annularis</i>	1951 – 1980	0.2 – 17 1964	NA	1955
Plantation (Purdy y Druffel, 1989)	Plantation Key Florida, EUA	<i>Orbicella annularis</i>	1957 – 1967	8 – 61 1964	NA	~1957
Morelos (este estudio)	Puerto Morelos México	<i>Orbicella faveolata</i>	1931 – 1977	1 – 98 1966	0.08 – 0.25 1952	1956

* año de valor máximo

La Figura 5.1 muestra las ubicaciones de muestreo de ocho núcleos de coral (para los códigos ver Tabla 1) de los cuales se han publicado series temporales de plutonio (puntos cerrados rojos), y los principales sitios donde se llevaron a cabo pruebas nucleares atmosféricas (círculos abiertos de color naranja). La mayoría de los núcleos de coral en el Océano Pacífico se recolectaron dentro o cerca de los sitios de pruebas nucleares. El máximo de actividad de $^{239,240}\text{Pu}$ en los núcleos de coral muestran un rango sorprendentemente amplio de casi 4 órdenes de magnitud, desde 17 mBq kg^{-1} (St. Croix, Islas Vírgenes; Benninger y Dodge, 1986) a $1.4 \pm 0.4 \cdot 10^6 \text{ mBq kg}^{-1}$ (Atolón Bikini; Noshkin et al., 1975).

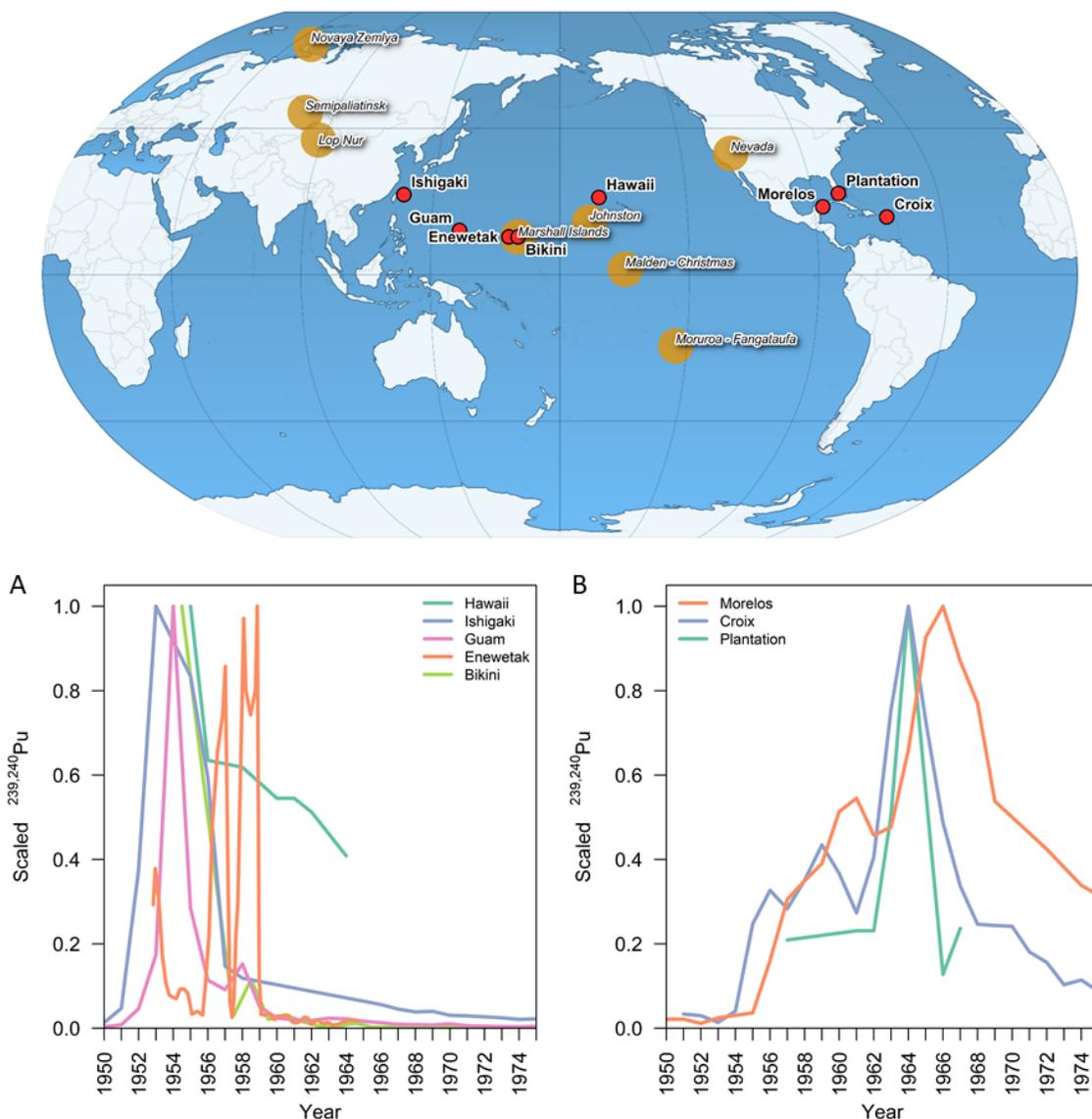


Figura 5.1 Concentraciones de plutonio en núcleos de coral. Mapa: ubicaciones de muestreo de ocho núcleos de coral (puntos rojos, ver Tabla 1) y sitios principales de pruebas nucleares atmosféricas (círculos naranjas). Las gráficas muestran las concentraciones de plutonio (escaladas por la concentración máxima de cada núcleo, sin unidades) para los corales del Pacífico (A) y el Atlántico (B).

5.6. Discusión

Registros máximos de Pu

Las diferencias temporales de los máximos de $^{239,240}\text{Pu}$ se deben principalmente a que muchos núcleos del Océano Pacífico se recolectaron dentro o cerca de los campos de prueba de armas nucleares (Figura 5.1), en particular en las Islas Marshall (Pacific Proving Grounds (PPG): atolones Bikini y Enewetak), y por lo tanto estuvieron expuestos directamente a las lluvias radioactivas provocadas por las detonaciones.

Los niveles de plutonio y el momento de su concentración máxima son un registro local de los niveles en agua de mar. En sitios del Pacífico cercanos al PPG (Enewetak y Bikini), o aquellos sujetos a corrientes oceanográficas de gran escala (Guam y Hawaii), los corales muestran picos de diferente amplitud en el intervalo de tiempo 1952 - 1958. El tiempo y los niveles registrados dependen en gran medida de la influencia de los factores naturales, de detonaciones nucleares específicas y, en menor grado, de los procesos de transporte local, como la movilización de sedimentos (Noshkin et al., 1975).

Al oeste de las Islas Marshall, siguiendo aproximadamente la Corriente Ecuatorial del Norte, un núcleo de *Porites lobata* de la isla de Guam mostró actividades mucho más bajas, alcanzando su punto máximo en 1954 (Lindahl et al., 2011), y una relación isotópica máxima (0.46) en 1953, un año después de la prueba de Ivy Mike en el atolón Enewetak. Desde el final de las grandes pruebas en las Islas Marshall (1958), la relación de plutonio fue bastante estable (0.23 ± 0.07), cercana a del coral de Bikini Atoll, debido a que el rendimiento total de las pruebas en el atolón fue aproximadamente 3 veces mayor que en Enewetak. Más al noroeste (Isla Ishigaki, Lindahl et al., 2012) las actividades fueron más bajas y alcanzaron su punto máximo en 1953. La relación de plutonio mostró un comportamiento similar al de Guam: un máximo (0.47) en 1952 y un valor medio de 0.21 ± 0.01 después de 1958. Al este, un núcleo de *Porites spp.* de la isla Frigate Shoals, Hawaii, mostró las actividades de plutonio más bajas en el Pacífico Norte y un máximo de $^{239,240}\text{Pu}$ en 1956, también atribuido a su cercanía a las Islas Marshall (Buessler, 1997). Hasta 1958, las proporciones isotópicas de plutonio (~ 0.24) eran cercanas a los valores del Atolón Bikini, pero claramente más bajas (~ 0.20) después.

En la mayoría de los corales del Océano Pacífico el máximo de la razón isotópica no es sincrónica, mientras que los corales del Caribe reflejan el conjunto de las emisiones globales. El máximo en Puerto Morelos fue de 0.23 (1956), cercano al valor máximo en el Atolón Bikini, y disminuyó a aproximadamente a 0.20 en la segunda mitad de la década de 1960 (en 1977 fue de 0.19 ± 0.01).

Las actividades máximas de $^{239,240}\text{Pu}$ en núcleos de *Orbicella annularis* de St. Croix (Benninger y Dodge, 1986) y de los Cayos de Florida se observaron en 1964, un año más tarde que el máximo atmosférico global en 1963 (no se proporcionaron resultados para 1965; Purdy y Druffel, 1989). Este retraso aparente se debe a que la transferencia de plutonio al medio coralino y la absorción por el coral no es instantánea. De hecho, este retraso fue mayor en Puerto Morelos, llegando a su máximo en 1966 (con un valor cercano al máximo en 1965; Tabla 1). Esta demora más larga probablemente fue causada por procesos de transporte más lentos en la cuenca de la laguna arrecifal y por la ausencia de ríos en la península de Yucatán.

Razón isotópica $^{240}\text{Pu} / ^{239}\text{Pu}$

Las actividades de Pu en los esqueletos de coral dependen de una gran cantidad de variables, como la especie de coral, el entorno, la distancia a la fuente, los procesos de transporte e incluso las condiciones de detonación del arma. Por lo anterior, no se esperaría que la concentración máxima fuera sincrónica en todo el mundo. La relación $^{240}\text{Pu} / ^{239}\text{Pu}$ puede reflejar fuentes particulares de plutonio y, por lo tanto, proporcionar información sobre el tiempo de llegada del plutonio de pruebas específicas a una ubicación particular.

La primera prueba atmosférica de un arma termonuclear de gran rendimiento (> 10 MT) se llevó a cabo en el atolón Enewetak (Ivy Mike, 10.4 MT, 1952). Un núcleo de *Porites lutea* de este sitio (Tabla 1; Froelich et al., 2017) se analizó a escala subanual y mostró picos distintos en 1952, 1957 y 1958, lo que refleja claramente la exposición a pruebas nucleares específicas en el atolón. La razón isotópica más alta ocurrió a fines de 1952 (0.58), disminuyó a 0.27 en solo un año y a 0.18 en 1957. Los valores inferiores a 0.1 a principios de la década de 1960 probablemente provienen de otros eventos como las "pruebas de seguridad", sin detonación nuclear (Froelich et al., 2016).

Entre 1954 y 1958 se realizaron pruebas en el atolón de Bikini, incluyendo cuatro detonaciones de al menos 50 MT (Operación Castle; Nomura et al., 2017). Operaciones como las de Eniwetak y Bikini fueron pruebas a nivel de superficies contaminando un aproximado de 11 000 km². Un núcleo de *Favites virens* colectado cerca de estos sitios de prueba nuclear mostró la mayor actividad de Pu en la muestra más antigua (1954; Noshkin et al., 1975). La relación isotópica más alta se observó en 1958 (0.24) y se mantuvo bastante estable (media = 0.21 ± 0.02) a lo largo del período informado (1954 - 1972). Estos registros corresponden a los efectos inmediatos en sitios cercanos a las detonaciones, sin embargo, la radiación diseminada al nivel de la tropósfera y su posterior deposición a nivel global puede implicar retrasos en los registros máximos en sitios lejanos además de representar una mezcla de las diferentes detonaciones.

Durante la década de 1960, la mayoría de las pruebas atmosféricas fueron llevadas a cabo por la antigua Unión de Repúblicas Socialistas Soviéticas (URSS), las más grandes (> 10 MT) ocurrieron durante 1961 en Novaya Zemlya (Océano Ártico), incluida la prueba más extrema reportada (50 MT, Bomba Tsar). Más del 50% de las pruebas nucleares atmosféricas en todo el mundo se llevaron a cabo en este sitio, por lo que los registros de plutonio atmosférico en la década de 1960 de los corales del Atlántico son una mezcla de éstas y de las emisiones anteriores (principalmente de E.U.). Lo anterior condujo a una razón isotópica de la deposición global en el hemisferio norte de 0.18 ± 0.01 (Kelley et al., 1999). Sin embargo, los núcleos de coral de sitios distantes reflejan mejor la historia de las consecuencias globales. En el Océano Atlántico, los máximos de $^{239,240}\text{Pu}$ variaron de 1964 a 1966, casi una década más tarde que en los corales del Pacífico. Los máximos registrados en St. Croix (1964) y Puerto Morelos (1966) coinciden con las pruebas más fuertes realizadas por la Unión Soviética. Por lo tanto, ni la concentración máxima de plutonio ni las proporciones isotópicas pueden considerarse como buenos marcadores del Antropoceno.

Inicio de los registros de $^{239,240}\text{Pu}$

Un marcador de tiempo alternativo es el inicio ("onset" en inglés) de la señal de plutonio en los corales. En el Océano Pacífico, cerca de los sitios de prueba de bombas, el inicio de la

señal refleja las primeras detonaciones grandes (1952 en el atolón Enewetak y 1954 en el atolón Bikini). Lamentablemente, el núcleo de Hawaii (Buessler, 1997) no permite una determinación precisa del inicio, aunque 1955 podría ser una estimación razonable. En los sitios distantes (Océano Atlántico), el inicio fue a partir de 1955 (St. Croix) y 1956 (Puerto Morelos). Tanto en Guam como en Ishigaki, el inicio se detectó en 1951, probablemente reflejando el impacto de la explosión de Ivy Mike en 1952, suponiendo una incertidumbre de un año sobre la esclerocronología.

Aunque las actividades de plutonio en estos corales son bajas, existe una capacidad técnica para identificar sin ambigüedad el inicio del plutonio en los corales masivos a una resolución anual. El inicio de los registros de plutonio en colonias de corales de sitios distantes de los campos de pruebas nucleares es un buen indicador para seleccionar candidatos para convertirse en el GSSP del Antropoceno, sin embargo, queda a discusión la duración de estos registros en escalas temporales más amplias considerando que el aragonito es un mineral metaestable y puede ser remplazado por calcita al permanecer a la intemperie.

5.7. Conclusiones

La señal de plutonio es clara en todas las especies analizadas, y es posible que este sea el caso para todos los corales hermatípicos bandeados. Los trazadores secundarios, como ^{90}Sr y ^{14}C , podrían ser útiles para confirmar la aparición de la señal, y se han reportado valores del inicio de la caída de plutonio en muchos otros entornos, como lagos y sedimentos marinos no perturbados.

Algunas preguntas surgen de la definición de un GSSP "perfecto". Los corales masivos revisados en este trabajo se encuentran principalmente en los trópicos. Aunque, hasta donde sabemos, aún no se ha demostrado el registro del plutonio en corales de agua fría y octocorales, son archivos de otros trazadores del Antropoceno como los metales (Raimundo et al., 2013), el plomo antropogénico (Lee et al., 2017) y el radiocarbono (Adkins et al., 1998). Como estos corales generalmente no tienen bandas, o la naturaleza de las bandas no está clara, el uso de otros métodos de datación (como ^{210}Pb o U/Th, Druffel et al., 1990; Cheng et al., 2000; Adkins et al., 2004) puede ser útil. Aún no se ha demostrado si los corales del hemisferio sur pueden proporcionar una marca de inicio clara, pero es probable pues se realizaron pruebas nucleares cerca del ecuador y también en el hemisferio sur.

A diferencia de los sedimentos recientes, los esqueletos de coral son rocas de carbonato de calcio, y la demostración práctica del GSSP en un sitio particular (punto dorado) es factible. Debido a que los corales masivos se encuentran principalmente en los trópicos, un sitio de monumento/museo (incluso submarino) es perfectamente posible: por ejemplo, Puerto Morelos no está lejos de un importante destino turístico (Cancún, México), con instalaciones de viaje más que suficientes para albergar muchos visitantes y con numerosos proveedores de servicios turísticos, incluido el buceo en un sitio de arrecifes de coral. Además, los núcleos de coral hermatípicos pueden ser registros valiosos de muchos otros indicadores de cambio global, en particular el aumento de la temperatura, la acidificación de los océanos y la contaminación. Tal sitio de demostración también podría replicarse en otros lugares, sirviendo como sitios únicos para una mejora en las políticas de protección ambiental, difusión científica y educación ambiental.

CAPÍTULO 6

6.1. Análisis Factorial

Los cambios de tendencia en las tasas de calcificación a partir de 1955 en BOC1 y de 1956 en BOC2 son próximas al inicio de la gran aceleración y coinciden temporalmente con la señal de $^{239,240}\text{Pu}$ que se propone como indicador del inicio del Antropoceno. La matriz de correlación de las series temporales AA (antes del Antropoceno) permite observar una influencia negativa de la temperatura local en la extensión esquelética de BOC1 ($r^2 = -0.32$, $p < 0.05$) y una relación opuesta entre las variables de densidad y extensión en ambas colonias. Esta relación ha sido definida como una estrategia de crecimiento que consiste en la modulación del "estiramiento" (*stretching*) del crecimiento esquelético (MECE) que se presenta cuando existen condiciones ambientales adversas (Carricart-Ganivet y Merino, 2001). Sin embargo, no se observan correlaciones de las tasas de calcificación con los indicadores de temperatura ni los valores de Ba/Ca (Fig. 6.1. A y B). Las correlaciones encontradas en las series DA (después del Antropoceno) muestran un escenario distinto, caracterizado valores negativos entre las tasas de calcificación con las variables de temperatura, los índices climáticos y las concentraciones de Ba/Ca en ambas colonias, más acentuadas en BOC2 (Fig. 6.1 C y D).

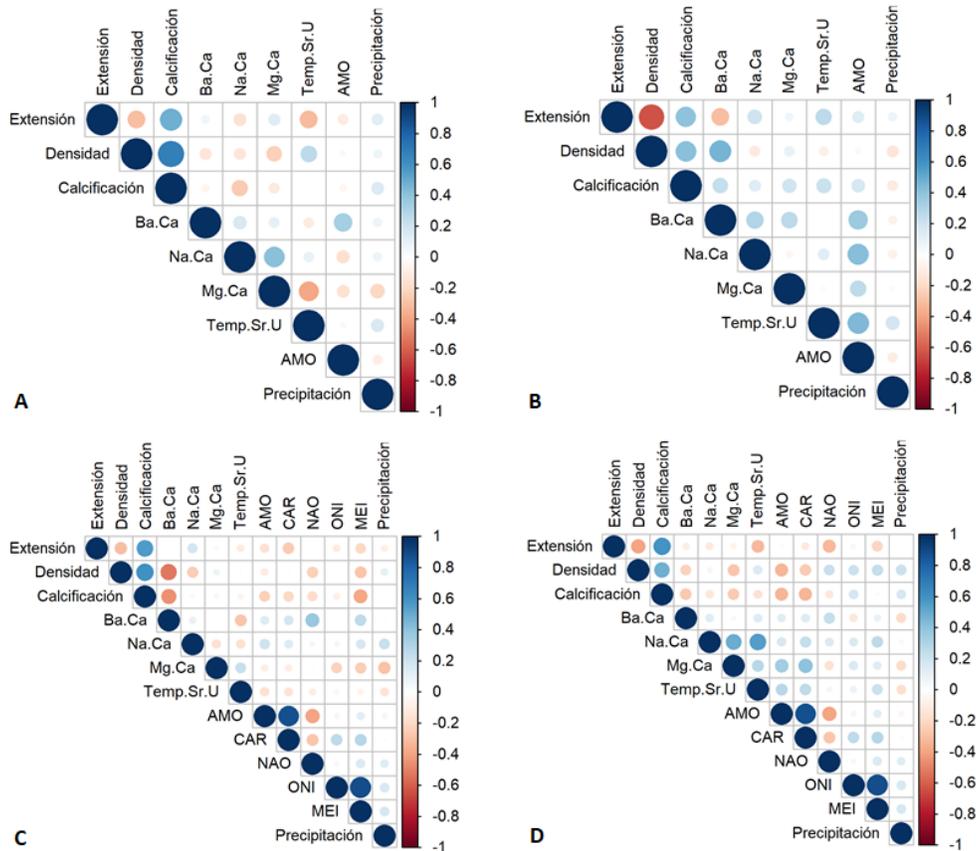


Figura 6.1. Matrices de correlación entre las variables de crecimiento del coral, la temperatura local, los registros de Ba/Ca e índices climáticos con posible influencia en la zona estudio para los años previos (A, B) y posteriores (C, D) al Antropoceno, en BOC1 y BOC2 respectivamente.

El AFE (análisis de factores exploratorio) realizado con todas las series temporales permitió identificar 4 factores principales en cada núcleo, que fueron seleccionados con base en sus valores propios y el porcentaje de varianza explicado, superior al 55 % de la variabilidad (Anexo IV). El AFE de las series AA (Tabla 6.1) permitió determinar cuatro factores que pueden explicar el 63 % de la variabilidad de los datos, que se relacionan con las variables de crecimiento de la siguiente forma:

- *Crecimiento en ambiente favorable*, caracterizado por relaciones positivas entre las variables de calcificación, los registros de temperatura y el índice AMO.
- *Anomalías Climáticas del Atlántico*, representadas por las oscilaciones del índice AMO, que aportan una variabilidad importante al sistema, pero no tiene implicaciones en las variables de crecimiento.
- *MACE*, representada por correlaciones negativas entre la densidad y la extensión esquelética, estrategia utilizada por los organismos en condiciones ambientales adversas para mantener constantes sus tasas de calcificación.
- *Estrés Térmico Moderado*, que refleja la influencia de la temperatura (Mg/Ca en BOC1 y Sr-U en BOC2) en la variabilidad de la calcificación.

No todos los factores se presentaron en el mismo orden (de acuerdo con su explicación de la varianza) pero están presentes en ambas colonias, por lo que es posible inferir que el crecimiento de las colonias durante el período previo al Antropoceno se mantuvo en condiciones ambientales favorables, pero marcado por eventos de estrés térmico moderado en los que la MACE trata de contrarrestar los efectos negativos de estos eventos. En este periodo, no existen evidencias de efectos negativos significativos de las anomalías climáticas (AMO) sobre el crecimiento.

Tabla 6.1. Carga factorial, comunalidad por variable e interpretación para los núcleos BOC1 y BOC2 en el período previo al Antropoceno (AA).

		BOC1 – AA							
		1	2	3	4				
		<i>Crecimiento en ambiente favorable</i>	<i>MACE</i>	<i>Estrés térmico moderado</i>	<i>Anomalías climáticas del Atlántico</i>		<i>Comunalidad</i>		
Densidad	0.91	Extensión	0.98	Mg/Ca	0.95	AMO	0.98	AMO	1
Calcificación	0.88	Calcificación	0.39	Na/Ca	0.46	Ba/Ca	0.36	Mg/Ca	1
Temp. Sr-U	0.08	Mg/Ca	0.30	Ba/Ca	0.08	Mg/Ca	0.02	Calcificación	1
Precipitación	0.07	Ba/Ca	0.09	Densidad	-0.12	Extensión	-0.01	Densidad	1
Extensión	0.06	Precipitación	0.08	AMO	-0.14	Temp. Sr-U	-0.06	Extensión	1
AMO	0.04	Na/Ca	-0.07	Extensión	-0.17	Calcificación	-0.07	Na/Ca	0.25
Mg/Ca	0.00	AMO	-0.13	Calcificación	-0.24	Densidad	-0.07	Temp. Sr-U	0.23
Ba/Ca	-0.06	Temp. Sr-U	-0.38	Precipitación	-0.24	Na/Ca	-0.11	Ba/Ca	0.15
Na/Ca	-0.14	Densidad	-0.39	Temp. Sr-U	-0.29	Precipitación	-0.12	Precipitación	0.08

BOC2 – AA									
1	2	3	4						
<i>MACE</i>	<i>Anomalías climáticas del Atlántico</i>	<i>Crecimiento en ambiente favorable</i>	<i>Estrés térmico moderado</i>	<i>Comunalidad</i>					
Densidad	0.88	AMO	0.77	Calcificación	0.98	Temp. Sr-U	0.96	Temp. Sr-U	1
Ba/Ca	0.48	Na/Ca	0.56	Extensión	0.42	AMO	0.27	Calcificación	1
Calcificación	0.04	Ba/Ca	0.53	Densidad	0.39	Precipitación	0.24	Extensión	1
Mg/Ca	0.03	Mg/Ca	0.29	Temp. Sr-U	0.15	Extensión	0.13	Densidad	0.94
AMO	0.03	Temp. Sr-U	0.23	Mg/Ca	0.15	Calcificación	0.03	AMO	0.67
Temp. Sr-U	-0.05	Calcificación	0.18	Ba/Ca	0.12	Na/Ca	-0.02	Ba/Ca	0.53
Precipitación	-0.11	Extensión	0.15	Na/Ca	0.04	Mg/Ca	-0.07	Na/Ca	0.33
Na/Ca	-0.12	Densidad	0.01	AMO	0.02	Densidad	-0.11	Mg/Ca	0.11
Extensión	-0.89	Precipitación	-0.13	Precipitación	-0.09	Ba/Ca	-0.11	Precipitación	0.09

El crecimiento de ambas colonias en el período DA está también relacionado con cuatro factores de relevancia (Tabla 6.2) que explican el 58% de la variabilidad total y que, a diferencia del período AA, se caracterizan por:

- *Anomalías Climáticas del Atlántico*. Representadas por los índices AMO y CAR, que a diferencia del período anterior muestran correlaciones negativas con los indicadores de crecimiento.
- *El Niño*. La influencia de las anomalías climáticas reportadas por los índices ONI y MEI muestra relaciones negativas con las variables de crecimiento y positivas con la precipitación.
- *Influencia de aportes terrígenos*. Muestra una relación negativa entre las variables de crecimiento, principalmente la tasa de calcificación y los valores de Ba/Ca, interpretados como indicadores de aportes terrígenos a la laguna arrecifal.
- *MACE*. En este período esta estrategia de crecimiento se ve más acentuada, y es posible que esta sea una respuesta ante condiciones ambientales adversas.

Tabla 6.2. Puntuaciones factoriales, comunalidad por variable e interpretación para los núcleos BOC1 y BOC2 en período posterior al inicio del Antropoceno (DA).

BOC1 - DA									
1	2	3	4						
<i>Anomalías climáticas del Atlántico</i>	<i>El Niño</i>	<i>Influencia de aportes terrígenos</i>	<i>MACE</i>	<i>Comunalidad</i>					
AMO	0.96	ONI	0.96	Calcificación	0.86	Densidad	0.52	ONI	1
CAR	0.82	MEI	0.87	Densidad	0.83	Temp. Sr-U	0.36	AMO	1
Mg/Ca	0.28	CAR	0.29	ONI	0.26	NAO	0.27	Densidad	1
Temp. Sr-U	0.24	Mg/Ca	0.22	Precipitación	0.24	MEI	0.16	Extensión	1
Extensión	0.13	Na/Ca	0.18	MEI	0.19	CAR	0.16	Calcificación	0.98
Na/Ca	0.12	Precipitación	0.11	Extensión	0.16	AMO	0.11	MEI	0.82
MEI	0.08	NAO	0.08	Temp. Sr-U	0.03	Na/Ca	0.09	CAR	0.81
Ba/Ca	0.07	AMO	0.08	NAO	-0.01	Ba/Ca	0.06	NAO	0.28
ONI	0.05	Temp. Sr-U	0.08	Na/Ca	-0.1	Mg/Ca	0.02	Mg/Ca	0.2
Precipitación	-0.02	Densidad	0.02	CAR	-0.2	Precipitación	0.02	Temp. Sr-U	0.19
Calcificación	-0.09	Ba/Ca	-0.05	AMO	-0.23	ONI	-0.02	Ba/Ca	0.09
Densidad	-0.21	Calcificación	-0.06	Mg/Ca	-0.27	Calcificación	-0.47	Precipitación	0.07
NAO	-0.45	Extensión	-0.12	Ba/Ca	-0.29	Extensión	-0.97	Na/Ca	0.07

BOC2 – DA									
	1	2		3	4		Comunalidad		
	<i>Influencia de aportes terrígenos</i>	<i>Anomalías climáticas del Atlántico</i>		<i>El niño</i>	<i>MACE</i>				
Densidad	0.96	AMO	0.98	MEI	0.94	Extensión	0.98	MEI	1
Calcificación	0.8	CAR	0.87	ONI	0.93	Calcificación	0.58	AMO	1
Precipitación	0.09	Na/Ca	0.18	Precipitación	0.21	Na/Ca	0.23	Densidad	1
Mg/Ca	0.07	Densidad	0.07	CAR	0.2	ONI	0.03	Extensión	1
Temp. Sr-U	0	ONI	0.06	Na/Ca	0.12	Ba/Ca	0	Calcificación	0.98
ONI	-0.02	MEI	0.06	NAO	0.11	AMO	-0.04	ONI	0.88
Extensión	-0.03	Ba/Ca	0.03	Ba/Ca	0.07	NAO	-0.05	CAR	0.82
CAR	-0.09	Precipitación	-0.04	Densidad	0.02	Precipitación	-0.06	Ba/Ca	0.31
AMO	-0.2	Calcificación	-0.05	AMO	0	Mg/Ca	-0.07	NAO	0.27
Na/Ca	-0.2	Mg/Ca	-0.08	Temp. Sr-U	-0.07	MEI	-0.08	Na/Ca	0.14
NAO	-0.22	Extensión	-0.13	Calcificación	-0.08	CAR	-0.12	Mg/Ca	0.08
MEI	-0.33	Temp. Sr-U	-0.16	Extensión	-0.14	Temp. Sr-U	-0.14	Precipitación	0.06
Ba/Ca	-0.55	NAO	-0.45	Mg/Ca	-0.24	Densidad	-0.27	Temp. Sr-U	0.05

6.2. Registros locales de temperatura

La reconstrucción de la temperatura en la LAPM reportada en este estudio (Capítulo 3) proporciona información relevante respecto a la hidrología del sitio de La Bocana y el comportamiento de las colonias de coral ante las variaciones de temperatura. El comportamiento anual de la temperatura de La Bocana en la LAPM determinada con base en los registros de Sr-U permitió determinar un incremento de ~ 0.5 °C durante los últimos 100 años. Este incremento de temperatura presentó una relación negativa con las tasas de calcificación de BOC1 estadísticamente significativa ($p < 0.05$; Fig. 6.2), pero no con BOC2.

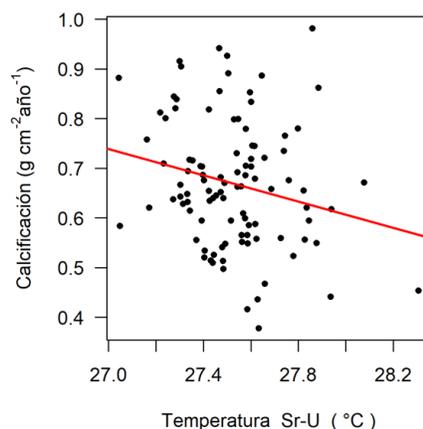


Figura 6.2. Relación temperatura (Sr-U) y Tasa de calcificación en la serie completa (1916-2015) de la colonia BOC1.

Las diferentes respuestas del crecimiento ante eventos de estrés térmico están determinadas en gran medida por:

- i. El estado fisiológico de la colonia en los períodos de estrés, incluyendo la población de simbiontes (Roth, 2014) y una intensidad lumínica excesiva (Iglesias-Prieto et al., 1992; Brown 1997).

- ii. La duración de los eventos de estrés térmico. Existen eventos de estrés térmico con duración de semanas cuyo efecto acumulativo es capaz de generar procesos de blanqueamiento en las colonias de coral (Strong et al, 2011; Muñiz-Castillo et al., 2019). Estos eventos pueden ser imperceptibles en los registros de temperatura a escalas de tiempo anual.

Sin embargo, es posible determinar la influencia de las variaciones de temperatura en la calcificación a partir de escalas temporales bianuales hasta decadales mediante el análisis de frecuencias con los índices climáticos globales y regionales.

6.3. Indicadores climáticos globales y regionales

De acuerdo con el análisis de frecuencias Cross Wavelet (Fig. 6.3) ambos corales mostraron ligeros incrementos en las tasas de calcificación negativamente correlacionados con las fases negativas y positivas del MEI con periodicidades de 3 a 4 años en BOC1 y de 2 a 6 años en BOC2 de 1970 a 1975. Actualmente no se cuentan con registros de blanqueamiento previos a 1990, pero es posible que los corales de La Bocana hayan experimentado eventos de estrés térmico presentados durante la fase positiva MEI en la década de los setenta y de 1980 a 1984, ya que en este período se presentaron períodos de 3 a 6 años en BOC1 y BOC2, con tasas de calcificación por debajo de la media más evidente en BOC2. El estrés térmico ocurrido en los años posteriores al 2013 no se manifestó en correlaciones negativas en BOC1, pero se mantuvo con tasas de calcificación por debajo de la media, mientras que en BOC2 presentó un descenso drástico en su tasa de calcificación. Es muy probable que la explicación en estas diferencias radique en una resistencia mayor de BOC1 ante los eventos de estrés térmico.

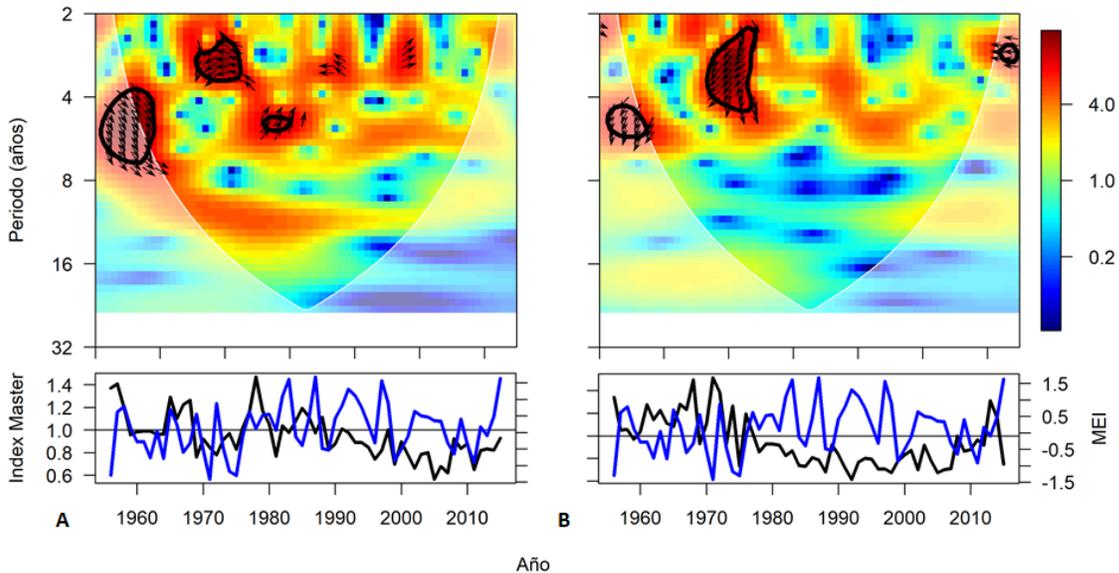


Figura 6.3. Cross Wavelet entre las tasas de calcificación y el índice MEI. Las diferencias de fase (flechas) hacia la derecha indican que ambas series están en fase, y hacia la izquierda una relación de antifase. Las gráficas inferiores indican el comportamiento de la anomalía climática y el índice máster de calcificación; la línea negra corresponde al índice de calcificación y la azul al índice MEI. BOC1 (A) y BOC2 (B).

Si bien el ENSO tiene implicaciones en las anomalías climáticas de Caribe, su influencia no es tan evidente durante otros eventos de estrés térmico, como es el caso de los valores extremos registrados en 2005 (Muñiz-Castillo et al., 2019). Además de la influencia que tiene el fenómeno de El Niño, existen otras causas que contribuyen a las variaciones climáticas del Caribe como el calentamiento por la corriente tropical que fluye desde el ecuador y eventos prolongados de baja frecuencia provocados por la Oscilación Multidecadal del Atlántico (AMO). Esta anomalía climática presenta una alternancia entre periodos cálidos y fríos a escalas de 20 a 40 años.

Durante el final de la fase fría de la AMO de 1916 a 1925, ambas colonias presentaron un crecimiento con períodos de 2 a 3 años manteniendo tasas de calcificación por encima de la media (Fig. 6.4). Durante la fase fría que comprende de 1965 a 1995 se observaron periodicidades de 3 y 9 años en BOC1 y de 3 a 6 años en BOC2. Mientras BOC1 recuperó sus tasas de calcificación oscilando por encima y por debajo de la media, BOC2 inició un descenso pronunciado a partir de 1975. Los descensos en las tasas de calcificación de este coral en la temporada fría del AMO pueden estar relacionados con los eventos de estrés térmico registrados durante la fase positiva del MEI, así como por una menor resistencia de esta colonia a los eventos adversos.

En la fase cálida de la AMO de 1925 a 1964, BOC1 presentó períodos de 2 a 4 y de 8 a 16 años, pero manteniendo tasas de calcificación por encima de la media, a excepción de dos ligeros descensos antes y después de 1940. Para el mismo período, BOC2 presentó periodicidades de 2 y 6 años con tasas de calcificación favorables. Sin embargo, en el segundo período cálido que inició a partir de 1995, en ambos corales se presentan periodos de 3 años con tasas mínimas de calcificación en 2005 y una relación negativa durante los últimos años de la serie. Es probable que el evento de estrés térmico del 2005 esté relacionado con la AMO teniendo un efecto severamente negativo en el crecimiento de ambas colonias (Fig. 6.4).

Estos efectos negativos coinciden con los reportados para corales de la misma especie en el Caribe colombiano (Lizcano-Sandoval et al., 2019). Sin embargo, las tendencias a largo plazo de la calcificación en los núcleos de Puerto Morelos indican que la respuesta de los corales es diferente en los dos períodos cálidos del AMO: mientras en el primero las tasas de calcificación se mantienen por encima de la media, durante el segundo período se encuentran permanentemente por debajo. Esta diferencia muestra que ante variaciones climáticas similares la capacidad de respuesta para reponerse a eventos adversos se ha visto afectada el período posterior al inicio del Antropoceno.

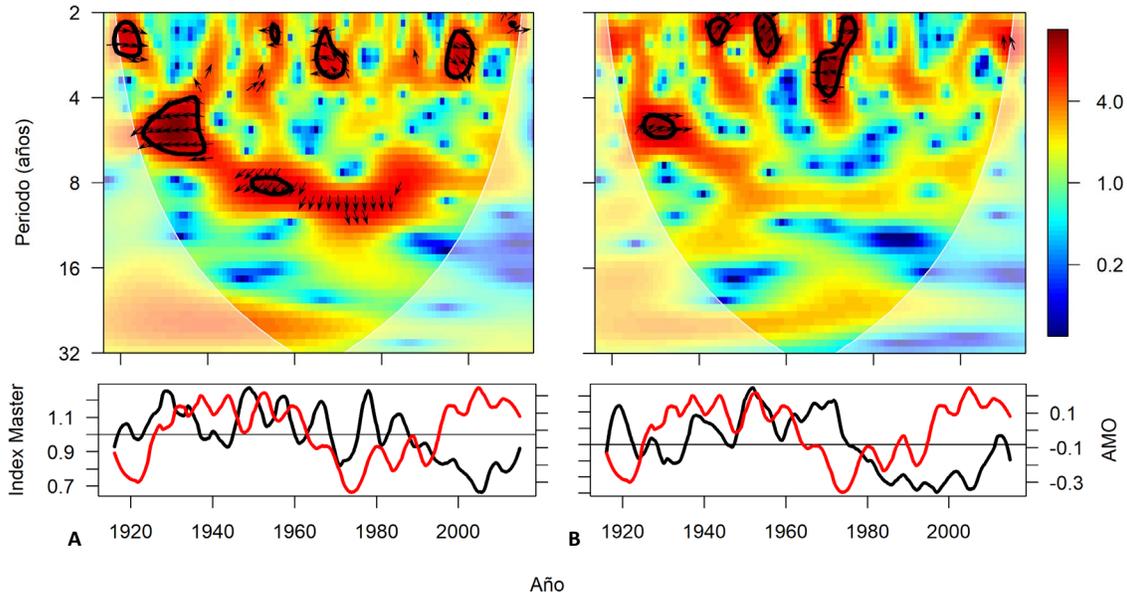


Figura 6.4. Cross Wavelet entre las tasas de calcificación y el índice AMO. Las diferencias de fase (flechas) hacia la derecha indican que ambas series están en fase, y hacia la izquierda una relación de antifase. Las gráficas inferiores indican el comportamiento de la anomalía climática y el índice máster de calcificación (loess 0.1); la línea negra corresponde al índice de calcificación y la azul al índice AMO. BOC1 (A) y BOC2 (B).

Los efectos a largo plazo en la TSM del Caribe tienen una fuerte influencia controlada por la AMO, pero también por otras variabilidades climáticas. Cuando se presentan valores bajos de SOI (Índice de Oscilación del Sur del Pacífico) predominan sistemas de baja presión acompañados de anomalías cálidas en la TSM, que se extienden sobre América Central y el norte del Atlántico tropical. Con vientos alisios debilitados del NE se provoca una disminución en el enfriamiento de la TSM en esta región. Cuando existen períodos de bajos valores del índice SOI, la Zona de Convergencia Intertropical del Pacífico se presenta anómalamente hacia el sur del Ecuador y su contraparte atlántica se desplaza anómalamente hacia el norte provocando un incremento en las lluvias en el Caribe dando a esta región particularidades climatológicas propias (Penland y Matrosova, 1998). El índice que mide las anomalías térmicas de la TSM en el Caribe (CAR) se calcula con base en promedios móviles con intervalos de tres meses.

El análisis de frecuencias para el índice CAR y las tasas de calcificación (Fig. 6.5) permitió observar periodicidades de 3 y 10 años en ambos núcleos de 1970 a 1980, con tasas de calcificación por encima y por debajo de la media. Algunas periodicidades de 3 años en fase en BOC1 y de 8 a 10 años en antifase en BOC2 de 1990 a 2015 con tasas de calcificación por debajo de la media en ambos núcleos. Las respuestas de ambas colonias alternan en los períodos positivos de las anomalías climáticas, presentando tendencias opuestas entre las series de datos, pero manteniendo una respuesta similar al AMO con tasas de calcificación por encima de la media durante las anomalías negativas y un marcado descenso en la media de calcificación en las fases positivas, principalmente a partir de 1995. Aunque el CAR guarda estrechas relaciones con la AMO, permite evaluar la respuesta de la calcificación escalas temporales más cortas.

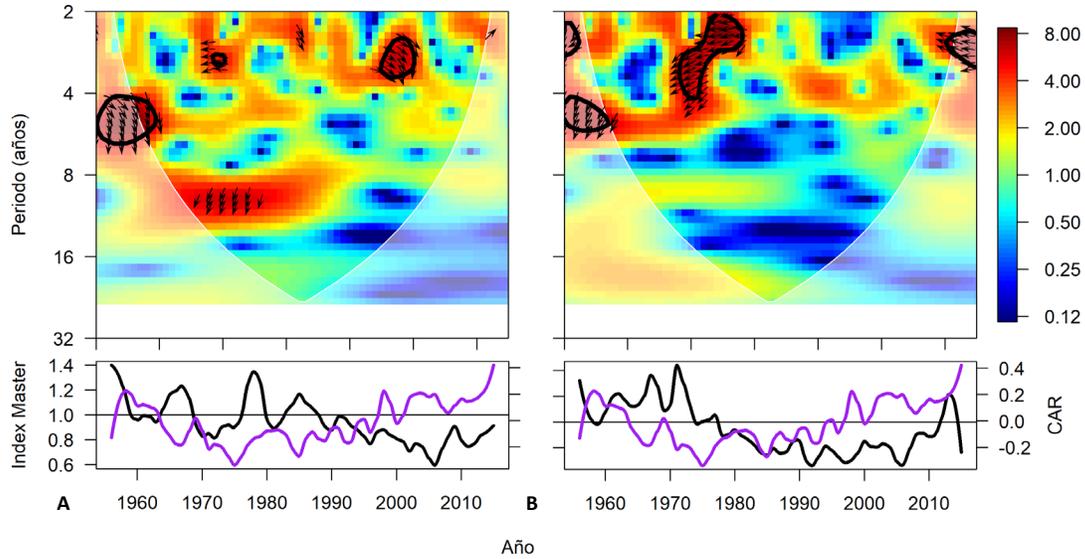


Figura 6.5. Cross Wavelet entre las tasas de calcificación y el índice CAR. Las diferencias de fase (flechas) hacia la derecha indican que ambas series están en fase, y hacia la izquierda una relación de antifase. Las gráficas inferiores indican el comportamiento de la anomalía climática y el índice máster de calcificación (loess 0.1); la línea negra corresponde al índice de calcificación y la azul al índice CAR. BOC1 (A) y BOC2 (B).

6.4. Erosión costera y su efecto en la calcificación

La razón de que los corales de La Bocana no han sido capaces de recuperar sus tasas de calcificación ante los eventos de estrés térmico en los últimos treinta años puede tener relación con otro factor de estrés, relacionado con cambios en la química del agua. Los incrementos en los registros de Ba/Ca muestran una relación estadísticamente significativa con las tasas de calcificación durante los cien años estudiados (Fig. 6.6). Sin embargo, al segmentar las series de datos entre los períodos previos y posteriores al Antropoceno las tendencias significativas ($p < 0.05$) se pierden en los registros previos y se presentan estadísticamente significativas en los períodos posteriores (Fig. 6.7)

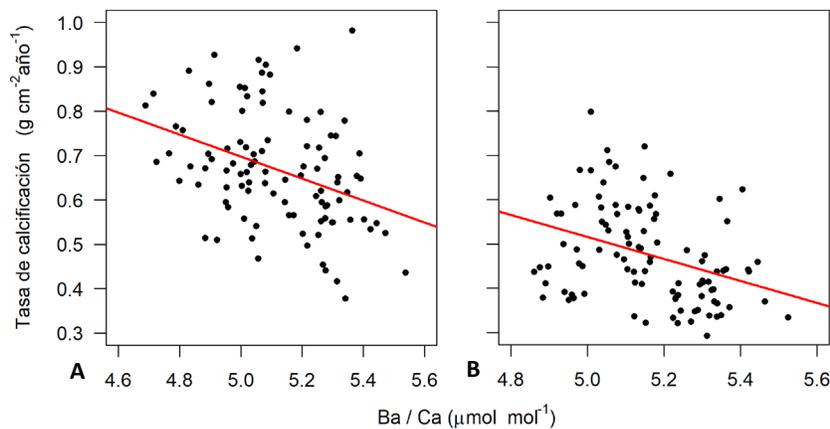


Figura 6.6. Regresión lineal entre los registros de Ba/Ca y las tasas de calcificación durante los últimos 100 años (1916-2015) para BOC1 (A) y BOC2 (B).

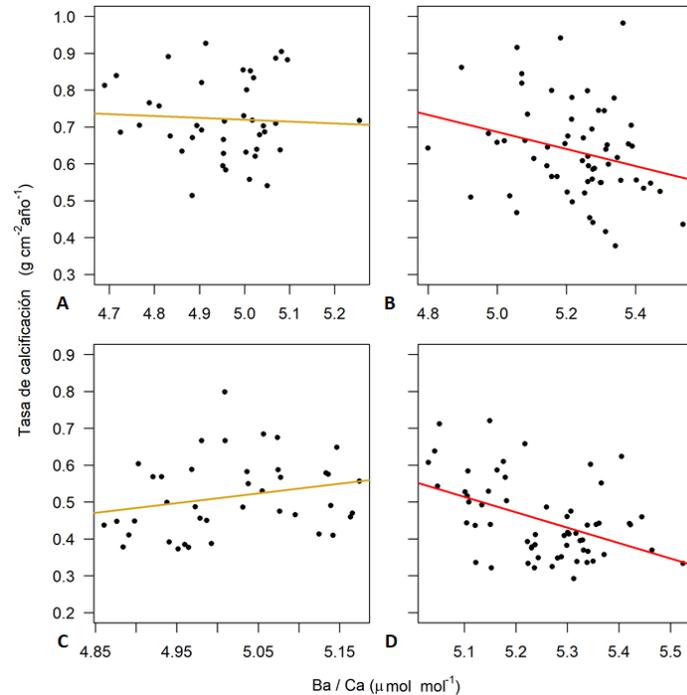


Figura 6.7. Regresión lineal entre los registros de Ba/Ca y las tasas de calcificación para BOC1 y BOC1 antes (A, B), y después del Antropoceno (B, C) respectivamente.

Por un lado, los incrementos a largo plazo en la temperatura, así como los eventos de temperaturas extremas (HDW) relacionados con el ENSO, tienen una influencia directa en los procesos de blanqueamiento y la recuperación de la calcificación de los organismos. Otro factor determinante podría ser la concentración de aportes terrígenos derivados de la erosión costera. El incremento de estos aportes terrígenos trae consigo cambios significativos en composición química del agua, incluyendo un incremento en la cantidad de nutrientes disueltos y un aumento de la turbidez. Si bien los nutrientes no son un factor limitante en el crecimiento de los corales hermatípicos (Rico, 2014), si tienen afectaciones de importancia en la capacidad de estos para su recuperación ante eventos de blanqueamiento (Carilli et al., 2009a).

Aunque el aumento de la TSM en la LAPM determinada (4°C) es menor al registrado a nivel global (1.5°C) representa una alerta importante ya que elevaciones elevación promedio de 1°C pone la en un riesgo alto a los corales hermatípicos (Wórum et al., 2007; Carricart-Ganivet et al., 2012). La resistencia de los corales ante cambios de temperatura es menor en ambientes contaminados (Fabricius, 2005; Carilli et al., 2010a). El aumento de la actividad turística es considerado como un indicador dentro de la gran aceleración y está relacionado con altas emisiones de CO₂ (Steffen, 2006), representa la principal actividad económica de la región del Caribe mexicano (Daltabuit et al., 2006) y ha sido responsable de los desarrollos humanos que se han establecido a lo largo de la costa (Ruíz-Rentería et al., 1998; Rico, 2014). La subsistencia de estos depende de los arrecifes de coral y, por lo que resulta prioritario implementar políticas ambientales que contemplen la recuperación de la cobertura forestal y estudios completos sobre los flujos hidrológicos, así como normativas adecuadas para la zona como un eje de primer orden.

CONCLUSIONES GENERALES

La variabilidad promedio de las tasas de extensión utilizadas en el análisis de incertidumbre fue de 1.1%, lo que sugiere que la selección de pistas contiguas no afectó esta variable y se puede considerar un indicador confiable. Los promedios anuales de densidad y tasa de calcificación presentaron una variabilidad del 15% y 20%, respectivamente. Por lo tanto, la variabilidad de la densidad y la calcificación atribuible a las irregularidades de la banda fue del 12% y del 16%, respectivamente, es decir, casi la mitad de la variabilidad global.

La variabilidad intra-banda refleja la variabilidad observada en las imágenes de rayos X de las estructuras del esqueleto, que se debe contemplar cuando se utilizan las variables de crecimiento para estudiar las condiciones ambientales del pasado. Se recomienda el uso de múltiples transectos (o la extensión de la superficie de la imagen analizada) para reducir significativamente la variabilidad inherente a la falta de homogeneidad. Debe investigarse más a fondo si las mediciones de DO de los corallitos individuales mejorarían las incertidumbres de la densidad y las tasas de calcificación. La variabilidad alta observada dentro de las bandas no impide reconstruir y cuantificar con éxito los procesos ambientales pasados.

Las tasas de calcificación determinadas en los corales de La Bocana a lo largo de 100 años mantuvieron valores por debajo de los reportados en la literatura y en corales de otros sitios de la LAPM. Estos valores pueden tener relación con la alta variabilidad en el flujo hidrológico en La Bocana. A pesar de que los indicadores de crecimiento entre ambas colonias son variables de acuerdo con la fisiología de cada organismo, es posible observar descensos prolongados en las tasas de calcificación durante los últimos 30 años. Los valores sostenidos por debajo de la media presentados a partir de 1990 en BOC1 y de 1980 en BOC2 contrastan con los registros de la época preindustrial (< 1950) considerada por el IPCC y coinciden con los inicios de la gran aceleración.

Los indicadores de temperatura basados en la calibración local de Sr-U resultaron con mejor precisión con respecto a la temperatura de referencia a diferencia de los registros obtenidos a partir de los registros de Sr/Ca y Li/Mg, y mostraron mejor precisión que los determinados bajo la ecuación de DeCarlo et al. (2016), lo que evidencia que, en el caso de Puerto Morelos, la calibración por sitio y por tipo de coral es más precisa y confiable, aún con un número limitado de muestras. Los registros de temperatura basados en Sr-U presentaron una media de 27.5 ± 0.3 °C e indican un incremento de 0.4 ± 0.1 °C en la TSM en el sitio de La Bocana. A pesar de que estas series no reflejan el cambio abrupto de tendencia a partir de 1956 registrado en la serie de referencia, son consistentes con el incremento en la TSM de la LAPM a largo plazo.

Los registros de Ba/Ca han sido utilizados regularmente como indicadores de aportes terrígenos a los sistemas arrecifales, que se encuentran a menudo relacionados con la precipitación o con las descargas de ríos hacia los sistemas arrecifales. En el caso de los corales de Puerto Morelos, los valores subanuales se encuentran relacionados con los registros de precipitación, pero no sucede lo mismo con los registros anuales. La influencia de flujos intermitentes del acuífero hacia la LAPM juega un papel importante en la temporalidad de los registros, es posible que la señal subanual esté registrando sólo

escurrimientos superficiales. Con base en lo anterior, el incremento sostenido en los registros anuales durante el último siglo permite inferir un cambio en la química del agua de la LAPM fuertemente influenciado por procesos de erosión costera de origen antropogénico.

Los registros de plutonio en corales hermatípicos reportados en la literatura y los analizados en el núcleo BOC1 de Puerto Morelos indican que las concentraciones máximas en los núcleos del Océano Pacífico se relacionan con detonaciones específicas, mientras que los núcleos del Océano Atlántico reflejan una deposición más relacionada con el transporte global, y su inicio ocurre, de forma aproximada, con el máximo en el Océano Pacífico. En el Atlántico, los inicios se registraron a partir de 1955 (St.Croix) y 1956 (Puerto Morelos) permitiendo proponer un indicador global del inicio del Antropoceno.

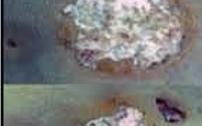
La fecha sugerida para indicar el inicio del Antropoceno coincide con los cambios de tendencia de algunas variables estudiadas como la tasa de calcificación y los incrementos de sedimentos en la LAPM. Estos descriptores ambientales brindan evidencia sobre los cambios ambientales y la respuesta de las colonias estudiadas reflejada en su crecimiento. La división del registro de los corales antes y después del Antropoceno permite analizar los efectos de factores globales (incremento de temperatura) y locales (aporte de elementos terrígenos a la laguna arrecifal producto del desarrollo de asentamientos humanos) que se pueden ver claramente reflejados en el descenso de las tasas de calcificación, confirmando la hipótesis principal planteada.

El incremento sostenido en las concentraciones de Ba/Ca ha permitido comprobar cambios importantes en la composición química del agua durante el último siglo, probablemente ocasionados por la erosión de la franja costera que ha sido sometida a un creciente desarrollo de la industria turística sobre todo a mediados de 1970. La influencia negativa de temperaturas elevadas y las concentraciones de Ba/Ca en las tasas de calcificación permite proponer una influencia negativa de estos factores que actúa de manera sinérgica debilitando las capacidades de los corales ante eventos de estrés climático.

Los arrecifes de Caribe están enfrentando una situación sin precedentes. Recientemente se han sumado dos factores de presión que significan una amenaza para el desarrollo de los arrecifes de coral: el desarrollo del síndrome blanco y el arribo masivo de sargazo. Sus causas de origen y proliferación aún están en estudio, por lo que la información aportada en esta investigación puede ser de utilidad en la comprensión del contexto ambiental en el que se presentan. La realización de más estudios similares, así como el uso de otros indicadores como el $d^{15}N$ y el $d^{11}B$ en otros sitios del Caribe pueden contribuir significativamente a establecer un diagnóstico regional y fortalecer las estrategias de manejo a diferentes escalas temporales y espaciales encaminadas a la protección de estos ecosistemas.

ANEXO I

Seguimiento de la recuperación de las colonias muestreadas a partir de la extracción de núcleos

BOC 1		BOC 2	
	Perforación BOC1 10 - 04 -2016		
	27 - 05 -2016		
	Perforación BOC2 14 - 06 -2016		
	21 - 09 -2016		
	24 - 01 -2017		
	03 - 03 -2017		
	22 - 04 -2017		
	30 - 06 -2017		
	15 - 07 -2017		
	12 - 10 -2017		
	06 - 06 -2018		
	05 - 03 -2019		

ANEXO II

Características esclerocronológicas de núcleos de O. faveolata en La Bocana, Laguna Arrecifal de Puerto Morelos

Año	BOC 1						BOC 2					
	Tasa de extensión (cm año ⁻¹)	(±)	Densidad (g cm ⁻³)	(±)	Tasa de calcificación (g cm ⁻² año ⁻¹)	(±)	Tasa de extensión (cm año ⁻¹)	(±)	Densidad (g cm ⁻³)	(±)	Tasa de calcificación (g cm ⁻² año ⁻¹)	(±)
1915	0.94	0.01	0.67	0.15	0.63	0.14	0.39	0.00	1.05	0.02	0.41	0.01
1916	0.85	0.01	0.75	0.09	0.64	0.07	0.63	0.00	0.94	0.09	0.59	0.06
1917	0.83	0.01	0.84	0.12	0.70	0.10	0.82	0.01	0.70	0.14	0.57	0.11
1918	1.11	0.01	0.77	0.13	0.86	0.15	0.95	0.01	0.70	0.12	0.67	0.11
1919	1.02	0.01	0.57	0.19	0.58	0.20	0.71	0.00	0.77	0.10	0.55	0.07
1920	1.21	0.01	0.63	0.13	0.76	0.16	0.65	0.00	0.71	0.06	0.46	0.04
1921	0.88	0.01	0.58	0.15	0.51	0.14	0.88	0.01	0.64	0.07	0.57	0.06
1922	1.02	0.01	0.67	0.16	0.69	0.17	0.68	0.00	0.72	0.05	0.49	0.03
1923	1.12	0.01	0.73	0.16	0.82	0.18	0.61	0.00	0.64	0.06	0.39	0.04
1924	0.99	0.01	0.69	0.20	0.68	0.20	0.68	0.00	0.57	0.06	0.39	0.04
1925	0.90	0.01	0.79	0.20	0.72	0.18	0.78	0.01	0.58	0.06	0.45	0.05
1926	1.07	0.01	0.76	0.21	0.81	0.22	0.87	0.01	0.77	0.06	0.67	0.05
1927	0.95	0.01	0.80	0.23	0.77	0.22	0.63	0.00	0.60	0.11	0.38	0.07
1928	0.90	0.01	0.99	0.17	0.89	0.16	0.94	0.01	0.48	0.12	0.45	0.11
1929	1.00	0.01	0.92	0.11	0.93	0.12	0.88	0.01	0.49	0.10	0.44	0.09
1930	1.04	0.01	0.70	0.18	0.73	0.18	0.77	0.01	0.49	0.08	0.38	0.06
1931	0.85	0.01	0.74	0.18	0.63	0.15	1.11	0.01	0.45	0.11	0.50	0.12
1932	0.82	0.01	0.86	0.24	0.70	0.19	0.87	0.01	0.52	0.09	0.45	0.07
1933	0.99	0.01	0.85	0.22	0.84	0.22	0.71	0.00	0.52	0.09	0.37	0.06
1934	1.12	0.01	0.79	0.29	0.88	0.33	0.97	0.01	0.40	0.12	0.39	0.12
1935	0.88	0.01	0.78	0.19	0.69	0.17	0.90	0.01	0.67	0.13	0.60	0.11
1936	0.83	0.01	0.65	0.25	0.54	0.21	0.61	0.00	0.75	0.09	0.46	0.05
1937	0.99	0.01	0.68	0.23	0.67	0.23	1.04	0.01	0.65	0.15	0.67	0.16
1938	0.95	0.01	0.75	0.17	0.72	0.16	0.65	0.00	0.76	0.12	0.49	0.08
1939	1.00	0.01	0.64	0.24	0.64	0.24	0.90	0.01	0.64	0.15	0.58	0.14
1940	0.92	0.01	0.74	0.23	0.68	0.21	0.70	0.00	0.68	0.11	0.48	0.07
1941	1.02	0.01	0.67	0.29	0.69	0.30	0.82	0.01	0.72	0.12	0.59	0.10
1942	1.02	0.01	0.58	0.16	0.59	0.17	0.68	0.00	0.72	0.11	0.49	0.07
1943	1.02	0.01	0.61	0.14	0.62	0.14	0.85	0.01	0.67	0.13	0.57	0.11
1944	1.04	0.01	0.61	0.08	0.63	0.08	0.68	0.00	0.69	0.11	0.47	0.08
1945	1.07	0.01	0.67	0.07	0.72	0.07	0.58	0.00	0.71	0.09	0.41	0.05
1946	1.22	0.01	0.68	0.15	0.83	0.19	0.87	0.01	0.66	0.15	0.58	0.13
1947	1.00	0.01	0.85	0.09	0.85	0.09	0.53	0.00	0.78	0.08	0.41	0.04
1948	0.99	0.01	0.92	0.05	0.90	0.05	0.82	0.01	0.71	0.16	0.58	0.13
1949	0.94	0.01	0.86	0.04	0.80	0.03	0.56	0.00	0.95	0.03	0.53	0.02
1950	1.11	0.01	0.64	0.14	0.71	0.16	0.94	0.01	0.85	0.09	0.80	0.09
1951	1.21	0.01	0.73	0.23	0.89	0.27	0.60	0.00	0.94	0.07	0.56	0.04
1952	0.87	0.01	0.81	0.15	0.70	0.13	0.70	0.00	0.98	0.05	0.68	0.04
1953	0.80	0.01	0.84	0.07	0.67	0.06	0.44	0.00	1.06	0.04	0.47	0.02
1954	0.80	0.01	0.70	0.12	0.56	0.10	0.66	0.00	0.98	0.09	0.65	0.06
1955	1.28	0.01	0.72	0.15	0.92	0.19	0.78	0.01	0.82	0.11	0.64	0.08
1956	0.97	0.01	0.97	0.10	0.94	0.10	0.56	0.00	0.89	0.11	0.50	0.06
1957	0.94	0.01	0.86	0.17	0.80	0.16	0.54	0.00	0.93	0.13	0.50	0.07
1958	0.90	0.01	0.71	0.24	0.64	0.22	0.48	0.00	0.97	0.13	0.46	0.06
1959	0.90	0.01	0.73	0.23	0.66	0.21	0.49	0.00	1.00	0.09	0.49	0.05
1960	0.71	0.00	0.93	0.10	0.66	0.07	0.65	0.00	0.94	0.17	0.61	0.11
1961	0.87	0.01	0.77	0.22	0.66	0.19	0.58	0.00	0.94	0.11	0.54	0.06
1962	0.87	0.01	0.74	0.13	0.64	0.11	0.68	0.00	0.86	0.12	0.58	0.08

REGISTROS AMBIENTALES DURANTE EL ANTROPOCENO EN EL CORAL HERMATÍPICO *Orbicella faveolata* EN EL ARRECIFE DE PUERTO MORELOS, CARIBE MEXICANO

Año	BOC 1						BOC 2					
	Tasa de extensión (cm año ⁻¹)	(±)	Densidad (g cm ⁻³)	(±)	Tasa de calcificación (g cm ⁻² año ⁻¹)	(±)	Tasa de extensión (cm año ⁻¹)	(±)	Densidad (g cm ⁻³)	(±)	Tasa de calcificación (g cm ⁻² año ⁻¹)	(±)
1963	0.90	0.01	0.72	0.20	0.65	0.18	0.58	0.00	0.92	0.10	0.53	0.06
1964	0.99	0.01	0.87	0.25	0.86	0.24	0.61	0.00	0.84	0.12	0.52	0.07
1965	0.82	0.01	0.90	0.25	0.74	0.21	0.82	0.01	0.75	0.14	0.61	0.11
1966	1.00	0.01	0.82	0.31	0.82	0.31	0.82	0.01	0.72	0.15	0.59	0.12
1967	1.00	0.01	0.84	0.35	0.84	0.36	0.88	0.01	0.81	0.11	0.71	0.10
1968	0.68	0.00	0.75	0.24	0.51	0.16	0.48	0.00	0.93	0.11	0.44	0.05
1969	0.95	0.01	0.65	0.24	0.62	0.23	0.56	0.00	0.94	0.13	0.53	0.07
1970	0.90	0.01	0.63	0.24	0.57	0.22	0.75	0.01	0.96	0.06	0.72	0.04
1971	0.61	0.00	0.85	0.17	0.52	0.10	0.77	0.01	0.86	0.14	0.66	0.11
1972	0.83	0.01	0.73	0.26	0.61	0.22	0.49	0.00	0.89	0.10	0.44	0.05
1973	0.94	0.01	0.69	0.27	0.65	0.25	0.73	0.00	0.82	0.09	0.60	0.06
1974	0.82	0.01	0.68	0.26	0.56	0.22	0.39	0.00	0.89	0.09	0.35	0.04
1975	1.02	0.01	0.67	0.28	0.68	0.28	0.80	0.01	0.71	0.16	0.57	0.13
1976	0.77	0.01	1.02	0.26	0.78	0.20	0.78	0.01	0.62	0.11	0.49	0.09
1977	0.92	0.01	1.07	0.30	0.98	0.28	0.60	0.00	0.69	0.08	0.41	0.05
1978	0.87	0.01	0.90	0.17	0.78	0.15	0.63	0.00	0.70	0.11	0.44	0.07
1979	0.97	0.01	0.73	0.26	0.70	0.25	0.60	0.00	0.74	0.10	0.44	0.06
1980	0.66	0.00	0.78	0.20	0.51	0.13	0.56	0.00	0.78	0.15	0.44	0.08
1981	0.73	0.00	0.95	0.10	0.69	0.07	0.49	0.00	0.80	0.13	0.39	0.06
1982	0.68	0.00	0.96	0.13	0.66	0.09	0.54	0.00	0.76	0.11	0.41	0.06
1983	0.85	0.01	0.85	0.19	0.72	0.16	0.60	0.00	0.59	0.10	0.35	0.06
1984	0.90	0.01	0.89	0.24	0.80	0.21	0.70	0.00	0.50	0.12	0.35	0.09
1985	0.82	0.01	0.91	0.24	0.75	0.20	0.78	0.01	0.49	0.15	0.38	0.12
1986	0.80	0.01	0.82	0.27	0.65	0.22	0.56	0.00	0.67	0.16	0.38	0.09
1987	0.85	0.01	0.88	0.22	0.74	0.19	0.46	0.00	0.71	0.14	0.33	0.06
1988	0.70	0.00	0.79	0.20	0.55	0.14	0.83	0.01	0.53	0.18	0.44	0.15
1989	0.70	0.00	0.84	0.25	0.59	0.17	0.75	0.01	0.53	0.10	0.40	0.08
1990	0.95	0.01	0.71	0.24	0.68	0.23	0.61	0.00	0.55	0.14	0.34	0.08
1991	0.77	0.01	0.86	0.26	0.65	0.20	0.44	0.00	0.66	0.08	0.29	0.04
1992	0.77	0.01	0.78	0.30	0.59	0.23	0.61	0.00	0.60	0.12	0.37	0.07
1993	0.68	0.00	0.88	0.23	0.60	0.16	0.68	0.00	0.56	0.11	0.38	0.08
1994	0.97	0.01	0.58	0.32	0.57	0.31	0.68	0.00	0.56	0.12	0.38	0.08
1995	0.61	0.00	0.81	0.26	0.50	0.16	0.61	0.00	0.55	0.13	0.34	0.08
1996	0.73	0.00	0.75	0.22	0.55	0.16	0.66	0.00	0.51	0.13	0.34	0.09
1997	0.92	0.01	0.73	0.25	0.67	0.23	0.54	0.00	0.59	0.15	0.32	0.08
1998	0.43	0.00	1.10	0.11	0.47	0.05	0.58	0.00	0.64	0.13	0.37	0.07
1999	0.82	0.01	0.73	0.25	0.60	0.21	0.58	0.00	0.68	0.11	0.40	0.07
2000	0.77	0.01	0.68	0.24	0.52	0.18	0.58	0.00	0.72	0.15	0.41	0.08
2001	0.56	0.00	0.79	0.19	0.44	0.11	0.46	0.00	0.73	0.12	0.33	0.06
2002	0.78	0.01	0.67	0.24	0.53	0.19	0.66	0.00	0.66	0.12	0.44	0.08
2003	1.12	0.01	0.48	0.18	0.53	0.20	0.70	0.00	0.53	0.18	0.37	0.12
2004	0.80	0.01	0.47	0.19	0.38	0.15	0.53	0.00	0.61	0.13	0.32	0.07
2005	0.61	0.00	0.74	0.19	0.45	0.11	0.54	0.00	0.61	0.12	0.33	0.07
2006	0.51	0.00	0.82	0.19	0.42	0.10	0.58	0.00	0.59	0.15	0.34	0.09
2007	0.85	0.01	0.73	0.31	0.62	0.26	0.60	0.00	0.80	0.24	0.48	0.14
2008	0.61	0.00	0.91	0.21	0.56	0.13	0.54	0.00	0.76	0.20	0.41	0.11
2009	1.11	0.01	0.53	0.23	0.59	0.25	0.85	0.01	0.49	0.17	0.42	0.14
2010	0.80	0.01	0.55	0.25	0.44	0.20	0.71	0.00	0.64	0.22	0.46	0.16
2011	0.83	0.01	0.66	0.28	0.55	0.24	0.58	0.00	0.76	0.27	0.44	0.16
2012	0.87	0.01	0.64	0.21	0.56	0.19	0.88	0.01	0.71	0.14	0.62	0.12
2013	0.73	0.00	0.75	0.23	0.55	0.17	0.71	0.00	0.77	0.15	0.55	0.11
2014	0.83	0.01	0.75	0.18	0.62	0.15	0.53	0.00	0.68	0.21	0.36	0.11
2015	0.78	0.01	0.83	0.32	0.65	0.25	0.80	0.01	0.56	0.15	0.44	0.12

ANEXO III

Resultados del ANOVA de las distancias entre disepimentos por grupos de diez años.

Década	BOC1		BOC2	
	F	p	F	p
2006-2015	0.83	0.59	1.38	0.21
1996-2005	0.71	0.70	1.22	0.29
1995-1986	1.47	0.19	1.95	0.05
1976-1985	0.70	0.71	0.91	0.52
1966-1975	1.28	0.27	1.37	0.21
1956-1965	0.73	0.67	1.52	0.15
1946-1955	0.80	0.62	0.81	0.61
1926-1935	1.01	0.44	0.78	0.63
1916-1925	0.64	0.76	1.29	0.25

Número promedio de disepimentos en transectos basados en la tasa media de extensión medida cada 10 años. Su incertidumbre se presenta como desviación estándar.

Década	BOC1		BOC2	
	Longitud de transecto (cm)	Promedio de disepimentos exotecales	Longitud de transecto (cm)	Promedio de disepimentos exotecales
2015 – 2006	0.77 ± 0.07	12.5 ± 0.7	0.65 ± 0.16	12.0 ± 0.8
2005 – 1996	0.72 ± 0.07	12.0 ± 0.7	0.58 ± 0.17	12.4 ± 0.7
1995 – 1986	0.76 ± 0.12	12.4 ± 1.0	0.62 ± 0.08	12.7 ± 0.8
1985 – 1976	0.81 ± 0.11	12.5 ± 0.7	0.61 ± 0.11	12.5 ± 0.7
1975 – 1966	0.86 ± 0.10	12.4 ± 0.8	0.70 ± 0.10	12.5 ± 0.8
1965 – 1956	0.87 ± 0.70	11.7 ± 0.7	0.59 ± 0.70	12.0 ± 0.8
1955 – 1946	0.96 ± 0.09	12.2 ± 0.8	0.68 ± 0.09	13.2 ± 0.7
1945 – 1936	0.97 ± 0.05	12.0 ± 0.8	0.74 ± 0.05	13.0 ± 0.9
1935 – 1926	0.95 ± 0.08	12.1 ± 0.7	0.79 ± 0.08	12.9 ± 1.0
1925 – 1916	0.82 ± 0.12	11.8 ± 0.9	0.72 ± 0.12	12.8 ± 0.8

ANEXO IV

Valores propios, porcentaje de variabilidad explicada y porcentaje de variabilidad explicada acumulada en los AFE.

Serie	Factor				Varianza total (%)
	1	4	3	4	
BOC1 – AA					
Valor propio	1.64	1.47	1.16	1.11	
Varianza (%)	18	17	15	13	63
BOC2 – AA					
Valor propio	1.85	1.42	1.35	1.11	
Varianza (%)	20	15	15	12	63
BOC1 – DA					
Valor propio	1.95	1.83	1.73	1.68	
Varianza (%)	16	15	14	13	58
BOC2 – DA					
Valor propio	2.11	2.01	1.96	1.47	
Varianza (%)	16	15	15	11	58

REFERENCIAS

- ADKINS J.F., H. Cheng, E.A. Boyle, E.R. Druffel y R.L. Edwards (1998). Deep-sea coral evidence for rapid change in ventilation of the deep North Atlantic 15,400 years ago *Science* 280(5364):725-728 p.
- ADKINS J.F., E.A. Boyle, W.B. Curry y A. Lutringer (2003) Stable isotopes in deep-sea corals and a new mechanism for “vital effects” *Geochim. Cosmochim. Acta* 67:1129–1143 p. doi.org/10.1016/S0016-7037(02)01203-6.
- ADKINS J.F., G.M. Henderson, S.L. Wang, S. O'Shea y F. Mokadem (2004) Growth rates of the deep-sea scleractinia *Desmophyllum cristagalli* and *Enallopsammia rostrata*. *Earth and Planetary Science Letters* 227(3-4):481-490 p.
- ALEMU I.J.B. y Y. Clement (2014) Mass coral bleaching in 2010 in the southern Caribbean *PLoS ONE* 9(1):e83829. doi.org/10.1371/journal.pone.0083829
- ALLEMAND D., C. Ferrier-Pagès, P. Furla, F.Houlbrèque, S. Puverel, S. Reynaud, É. Tambutté, S. Tambutté y D. Zoccola (2004) Biomineralization in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. *C.R. Acad. Sc. Paris Palévol.* 3:453-467 p.
- ALLEMAND D., E. Tambutté, D. Zoccola y S. Tambutté (2011) Coral calcification, cells to reefs En: Dubinsky Z. y N. Stambler (2011) *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition* Springer doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4
- ALLISON N., A.A. Finch, J.M. Webster y D.A. Clague (2007) Palaeoenvironmental records from fossil corals: The effects of submarine diagenesis on temperature and climate estimates *Geochimica et Cosmochimica Acta* 71:4693–4703 p.
- AL-HORANI F.A., S.M. Al-Moghrabi y D. De Beer (2003) The mechanism of calcification and its relationship to photosynthesis and respiration in the scleractinian coral *Galaxea fascicularis* *Mar Biol* 142:419–426 p.
- ALIBERT C., L. Kinsley, S.J. Fallon, M.T. McCulloch, R. Berkelmans y F. McAllister (2003) Source of trace element variability in Great Barrier Reef corals affected by the Burdekin flood plumes *Geochimica et Cosmochimica Acta* 67(2):231–246 p.
- ALPERT A.E., A.L. Cohen, D.W. Oppo, T.M. DeCarlo, J.M. Gove y C.W. Young (2016) Comparison of equatorial Pacific sea surface temperature variability and trends with Sr/Ca records from multiple corals *Paleoceanography* 31:252–265 p. doi.org/10.1002/2015PA002897
- ALPERT A.E., A.L. Cohen, D.W. Oppo, T.M. DeCarlo, G.A. Gaetani, E.A. Hernandez-Delgado, A. Winter, y M.E. Gonneea (2017) Twentieth century warming of the tropical Atlantic captured by Sr-U paleothermometry *Paleoceanography* 32:146–160 p. doi.org/10.1002/2016PA002976
- ÁLVAREZ-FILIP L., J.P. Carricart-Ganivet, G. Horta-Puga y R. Iglesias-Prieto (2013) Shifts in coral-assembly composition do not ensure persistence of reef functionality *Scientific Reports* 3:3486 DOI: 10.1038/srep03486
- AMIEL, A.J., G.M. Friedman y S.D. Miller (1973) Distribution and nature of incorporation of trace elements in modern aragonitic corals *Sedimentology* 20:47-64 p.
- AWG (2019) Anthropocene Working Group. <http://quaternary.stratigraphy.org/working-groups/anthropocene/>. Acceso en 2019-12-08.
- ARMID A., R. Asami, T. Fahmiati, M.A. Sheikh, H. Fujimura, T. Higuchi, E. Taira, R. Shinjo y T. Oomori (2011) Seawater temperature proxies based on DSr, DMg, and DU from culture

- experiments using the branching coral *Porites cylindrica*. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 75(15):4273–4285 p.
- BARNES D.J. (1970) Coral skeletons: an explanation of their growth and structure *Science* 170:1305–1308 p.
- BARNES D.J. y M.J. Devereux (1988) Variations in skeletal architecture associated with density banding in the hard coral *Porites*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 121 (1):37–54 p. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(88\)90022-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(88)90022-6).
- BARNES D.J y Lough J.M. (1993) On the nature and causes of density banding in massive coral skeletons *J Exp Mar Biol Ecol* 167: 91-108 p.
- BE M.M., V. Chisté, C. Dulieu, E. Browne, V. Chechev, N. Kuzmenko y X. Huang (2008) *Table of radionuclides* Monographie. *Bureau International des Poids et Mesures* 4(a):133 to 252p.
- BE M.M., V. Chiste, C. Dulieu, M.A. Kellet, X. Mougeot, A. Arnic, V.P. Chechev, N.K. Kuzmenko, T. Kibedi, A. Luca y A.L. Nichols (2016) *Table of Radionuclides*. Monographie. *Bureau International des Poids et Mesures* 8:41-198 p.
- BECK J.W., R.L. Edwards, E. Ito, F.W. Taylor, J. Recy, F. Rugeur, P. Joannot y C. Henin (1992) Sea-Surface Temperature from coral skeletal Strontium/Calcium ratios *Science* 257(5070):644-647 p. DOI: 10.1126/science.257.5070.64
- BENNINGER L.K. y R.E. Dodge (1986) Fallout plutonium and natural radionuclides in annual bands of the coral *Montastrea annularis*, St. Croix, U.S. Virgin Islands *Geochimica et Cosmochimica Acta* 50:2785-2797 p.
- BESSAT F. y D. Buigues (2001) Two centuries of variation in coral growth in a massive *Porites* colony from Moorea (French Polynesia): A response of ocean-atmosphere variability from south central Pacific, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 175(1–4):381–392 p. [doi.org/10.1016/S0031-0182\(01\)00381-9](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00381-9).
- BLANCHON P., Iglesias-Prieto, R., Jordán Dahlgren y Richards, S. (2010). Arrecifes de coral y cambio climático: vulnerabilidad de la zona costera del estado de Quintana Roo. En: Botello A.V., Villanueva S., Gutiérrez J. y Rojas Galaviz J.L. (Eds.) (2010) *Vulnerabilidad de las zonas costeras mexicanas ante al cambio climático*. Gobierno del estado de Tabasco. SEMARNAT-INE, UNAM-ICMyL, Universidad Autónoma de Campeche, 229-248 p.
- BOOTH B., N. Dunstone, P. Halloran, T. Andrews y N. Bellouin (2012) Aerosols implicated as a prime driver of 20th century North Atlantic climate variability *Nature* 484:228-232 p.
- BOURDIN C., E. Douville y D. Genty (2011) Alkaline-earth metal and rare-earth element incorporation control by ionic radius and growth rate on a stalagmite from the Chauvet Cave, Southeastern France *Chem. Geol.* 290:1-11 p.
- BUESSELER K.O. (1997) The isotopic signature of fallout plutonium in the North Pacific *Journal of Environmental Radioactivity* 36:69-83 p.
- BUDDEMEIER, R.W. (1974) Environmental controls over annual and lunar monthly cycles in hermatypic coral calcification *Proc 2nd Int Coral Reef Symp* 2:259-267 p.
- BUDDEMEIER, R.W. y R.A. Kinzie (1976) Coral Growth. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 14:183-225 p.
- BUDDEMEIER, R.W., R.C. Schneider y S.V. Smith (1981) Alkaline earth chemistry of corals. En: Gomez E.D. et al., *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium*, Marine Sciences Center, University of the Philippines 2:81-85 p.

- BROWN T. (1997) Coral bleaching: Causes and consequences. *Coral Reefs* 16:129–138 p.
- CALVO E., J.F. Marshall, C. Pelejero, M.T. McCulloch, M.K. Gagan y J.M. Lough (2007) Interdecadal climate variability in the Coral Sea since 1708 A.D. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 248:190–201 p.
- CANFIELD D.E., A.N. Glazer y P.G. Falkowski (2010) The Evolution and future of Earth's nitrogen cycle *Science* 330:192 p.
- CARILLI, J.E., R.D. Norris, B.A. Black, S.M. Walsh y M. McField (2009a), Local stressors reduce coral resilience to bleaching *PLoS ONE* 4(7):e6324. doi.org/10.1371/journal.pone.0006324.
- CARILLI J.E., N. Prouty, K.A. Hugueny y R.D. Norris (2009b) Century -scale records of land-based activities recorded in Mesoamerican coral cores *Mar. Poll. Bull.* 58:1835-1842 p.
- CARILLI J.E., R.D. Norris, B. Black, S.M. Walsh y M. McField (2010a) Century-scale records of coral growth rates indicate that local stressors reduce coral thermal tolerance threshold *Global Change Biology* 16:1247–1257 doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02043.x
- CARILLI J.E., J. Godfrey, R.D. Norris, S.A. Sandin y J.E. Smith (2010b) Periodic endolithic algal blooms in *Montastraea faveolata* corals may represent periods of low-level stress *Bulletin of Marine Science* 86(3): 709–718 p.
- CARRICART-GANIVET J.P.; A.U. Beltrán-Torres; M. Merino y M.A. Ruiz-Zárate (2000) Extension density and calcification rate of the reef building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) in de Mexican Caribbean *Bulletin of Marine Science* 66(1):215–224 p.
- CARRICART-GANIVET J.P. y M. Merino (2001) Growth responses of the reef-building coral *Montastraea annularis* along a gradient of continental influence in the southern Gulf of Mexico *Bull. Mar. Sci.* 68(1):133-146 p.
- CARRICART-GANIVET J.P. (2007) Annual density banding in massive coral skeletons: result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers activity? *Mar. Biol.* 153 (1):1–5 p. doi.org/10.1007/s00227-007-0780-3
- CARRICART-GANIVET J.P. y D.J. Barnes (2007) Densitometry from digitalized images of X-radiographs: Methodology for measurement of coral skeletal density *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 344:67–72 p.
- 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 p.
- CARRICART-GANIVET J.P., N. Cabanillas-Terán, I. Cruz-Ortega y P. Blanchon (2012) Sensitivity of calcification to thermal stress varies among genera of massive reef-building corals *PlosOne* 3(7):8 p.
- CARRIQUIRY J.D. y Horta-Puga G (2010) The Ba/Ca record of corals from the Southern Gulf of Mexico: contributions from land-use changes, fluvial discharge and oil-drilling muds *Mar. Pollut. Bull.* 60:1625–1630 p.
- CHALKER B.E., D.J. Barnes y P. Isdale (1985) Calibration of X-ray densitometry for the measurement of coral skeletal density *Coral Reefs* 4:95–100 p.
- CHARLES C.D., K. Cobb, M.D. Moore y R.G. Fairbanks (2003) Monsoon-tropical ocean interaction in a network of coral records spanning the 20th century *Marine Geology* 201:207–222 p.
- CHENG H., J. Adkins, R. Lawrence y E.A. Boyle (2000) U-Th dating of deep-sea corals *Geochimica et Cosmochimica Acta* 64(14):2401–2416 p.

- CLAUSEN C., y A. Roth (1975) Estimation of coral growth-rates from laboratory ^{45}Ca -incorporation rates *Mar. Biol.* 33(2):85–91 p. doi.org/10.1007/BF00390712
- CLEVELAND, W.S. (1981) LOWESS: A program for smoothing scatterplots by robust locally weighted regression *The American Statistician* 35: 54 p.
- CLEVELAND W.S., E. Grosse y W.M. Shyu (1993) *Local Regression Models* En: CHAMBERS J.M. y T.J. Hastie, Statistical Models in S, Capítulo 8. *Wadsworth & Brooks, Cole*.
- COHEN A.L. y S.R. Hart (1997) The effect of colony topography on climate signals in coral skeleton *Geochimica et Cosmochimica Acta* 61(18):3905–3912 p.
- COHEN A.L., A.L., K. E. Owens, G. D. Layne, and N. Shimizu (2002) The effect of algal symbionts on the accuracy of Sr/Ca paleotemperatures from coral *Science* 296(5566):331–333p. doi.org/10.1126/science.1069330
- COHEN A.L. y T.A. McConnaughey (2003) *Geochemical perspectives on coral mineralization* En: Dove N.P., J. J. DeYoreo y S. Weiner (2003) *Biom mineralization Reviews in mineralogy and geochemistry* 54:151–188 p.
- COHEN A.L., G.A. Gaetani, T. Lundälv, B.H. Corliss y R.Y. George (2006) Compositional variability in a cold-water scleractinian *Lophelia pertusa*: New insights into “vital effects” *Geochem. Geophys. Geosyst.* 7:Q12004 doi.org/10.1029/2006GC001354
- COHEN A.L., D.C. McCorkle, S. de Putron, G.A. Gaetani y K.A. Rose (2009) Morphological and compositional changes in the skeletons of new coral recruits reared in acidified seawater: Insights into the biomineralization response to ocean acidification *Geochem. Geophys. Geosyst.* 10:Q07005. doi.org/10.1029/2009GC002411.
- COLOMBO-PALLOTTA M.F., A. Rodríguez-Román y R. Iglesias-Prieto (2010) Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glycerol *Coral Reefs* 29:899–907 p.
- CONSTANTZ B.R. (1986) Coral skeleton construction: a physiochemically dominated process. *Palaios* 1:152–157 p.
- COOPER, A.H., T.J. Brown, S.J. Price, J.R. Ford, y C.N. Waters (2018) Humans are the most significant global geomorphological driving force of the 21st century *The Anthropocene Review* 5(3): 222–229. doi.org/10.1177/2053019618800234
- CORONADO C., J. Candela, R. Iglesias-Prieto, J. Sheinbaum, M. López y F.J. Ocampo-Torres (2007) On the circulation in the Puerto Morelos fringing reef lagoon *Coral Reefs* 26:149–163 p. doi.org/10.1007/s00338-006-0175-9
- CUIF J-P. y Y. Dauphin (2005) The environment recording unit in corals skeletons – a synthesis of structural and chemical evidences for a biochemically driven, stepping-growth process in fibres *Biogeosciences* 2:61–73 p.
- CUNY-GUIRRIEC K., E. Douville, S. Reynaud, D. Allemand, L. Bordier, M. Canesi, C. Mazzoli, M. Taviani, S. Canese, M. McCulloch, J. Trotter, S.D. Rico-Esenaro, J.A. Sanchez-Cabeza, A.C. Ruiz-Fernández, J.P. Carricart-Ganivet, P. Scott, A. Sadekov y P. Montagna (2019) Coral Li/Mg thermometry: Caveats and constraints *Chemical Geology* 523:162–178 p. doi.org/10.1016/j.chemgeo.2019.03.038
- CRUTZEN P.J. y E.F. Stoermer (2000) The Anthropocene *Global change newsletter* 41:17–18 p.
- CRUTZEN J.P. (2002) Geology of mankind *Nature* 23:415 p.

- CRUZ-PINÓN G., J.P. Carricart-Ganivet y J. Espinoza-Avalos (2003) Monthly skeletal extension rates of the hermatypic corals *Montastraea annularis* and *Montastraea faveolata*: biological and environmental controls *Marine Biology* 143:491–500 p.
- DALTAUIT G.M., L.M. Vázquez y H. Cisneros G.A. Ruiz. (2006) *El turismo costero en la ecorregión del Sistema Arrecifal Mesoamericano*. UNAM, México. 358 p.
- DÁVALOS-DEHULLU E., H. Hernández-Arana, y J.P. Carricart-Ganivet, (2008) On the causes of density banding in skeletons of corals of the genus *Montastraea*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 365:142-147p.
- DECARLO T.M., G.A. Gaetani, M. Holcomb, y A.L. Cohen (2015) Experimental determination of factors controlling U/Ca of aragonite precipitated from seawater: Implications for interpreting coral skeleton *Geochim. Cosmochim. Acta* 162:151–165 p. doi.org/10.1016/j.gca.2015.04.016.
- DECARLO T.M., G.A. Gaetani, A.L. Cohen, G.L. Foster A.E. Alpert y J.A. Stewart (2016) Coral Sr-U thermometry *Paleoceanography* 31:626–638 p. doi.org/10.1002/2015PA002908
- DECARLO T.M. (2017) Deriving coral skeletal density from computed tomography (CT): effects of scan and reconstruction settings *Matters Select* 3(7):e201706000005. doi.org/10.19185/matters.201706000005
- DECARLO T.M., M. Holcomb y M.T. McCulloch (2018) Revisiting the boron systematics of aragonite and their application to coral calcification *Biogeosciences* 15:2819–2834 p. doi.org/10.5194/bg-15-2819-2018
- DELONG K.L., J.A. Flannery, C.R. Maupin, R.Z. Poore y T.M. Quinn (2011) A coral Sr/Ca calibration and replication study of two massive corals from the Gulf of Mexico *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 307(1-4):117–128 p.
- DELONG K.L. (2013) Corals (Sclerochronology). In: Rink W., Thompson J. (eds.) *Encyclopedia of scientific dating methods* Springer Dordrecht. doi.org/10.1007/978-94-007-6326-5
- DESER C., M.A. Alexander, S.P. Xie, y A.S. Phillips (2010) Sea surface temperature variability: patterns and mechanisms *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2:115–43 p.
- DESLARZES K.J.P., P.N. Boothe, B.J. Presley, y G.L. Steinmetz, (1995) Historical incorporation of barium in the reef building coral *Montastrea annularis* at the Flower Garden Banks, North-West Gulf of México *Mar. Pollut. Bull.* 30:718–722 p.
- DODGE R.E., T.D. Jickells, A. H. Knap, S. Boyd y R.P.M. BAK (1984) Reef-building coral skeletons as chemical pollution (phosphorus) indicators *Mar. Poll. Bull.* 15(5):178-187 p.
- DODGE R.E. y K.E. Kohler (1985) Image analysis of coral skeletons for extension rate, calcification rate, and density: advances in reef science *Joint Meeting of Atlantic Reef Committee and the International Society of Reef Studies*, Miami, FL, 31–32 p.
- DRUFFEL E.R.M. (1997) Geochemistry of corals: Proxies of past ocean chemistry, ocean circulation, and climate *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94:8354–8361 p.
- DRUFFEL E.R.M., L. King, R.A. Belastock y K.O. Buesseler (1990). Growth rate of a deep-sea coral using ²¹⁰Pb and other isotopes *Geochimica et Cosmochimica Acta* 54(5):1493-1499 p.
- DUPREY N., H. Boucher, C. Jiménez (2012) Digital correction of computed X-radiographs for coral densitometry *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 438:84–92 p.
- ELLIS E.C., D.Q. Fuller, J.O. Kaplan y W.G. Lutters (2013) Dating the Anthropocene: Towards an empirical global history of human transformation of the terrestrial biosphere *Elementa: Science of the Anthropocene* 1: 000018 doi.org/10.12952/journal.elementa.000018

- FABRICIUS, K.E. (2005) Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis *Marine Pollution Bulletin* 50:125–146 p.
- FALKOWSKI P.G., Z. Dubinsky, L. Muscatine y J.W. Porter (1984) Light and bioenergetics of a symbiotic coral *American Institute of Biological Sciences* 34(11):705-709 p.
- FELIS T., A. Suzuki, H. Kuhnert, M. Dima, G. Lohmann y H. Kawahata (2009) Subtropical coral reveals abrupt early-twentieth-century freshening in the western North Pacific Ocean *Geology* 37:527–530 p.
- FERRIER-PAGÈS, C., F. Boisson, D. Allemand, y E. Tambutté (2002) Kinetics of strontium uptake in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 245:93–100 p.
- FLANNERY J.A. y R.Z. Poore (2013) Sr/Ca Proxy Sea-Surface Temperature Reconstructions from Modern and Holocene *Montastraea faveolata* Specimens from the Dry Tortugas National Park, Florida, U.S.A. *Journal of Coastal Research* 63:20-31 p.
- FLANNERY J.A., J.N. Richey, L.T. Toth, I.B. Kuffner y R.Z. Poore (2018) Quantifying Uncertainty in Sr/Ca-Based Estimates of SST From the Coral *Orbicella faveolata*. *Paleoceanography and Paleoclimatology* 33:958-973 p. doi.org/10.1029/2018PA003389
- FLOR T.H. y Moore W.S. (1977) Radium/calcium and uranium/calcium determinations for western Atlantic reef corals. *Proc. 3rd Int. CoralReefSymp.* 2:555-561 p.
- FOWELL S.E., K. Sandford, J.A. Stewart, K.D. Castillo, J.B. Ries y G.L. Foster (2016) Intrareef variations in Li/Mg and Sr/Ca sea surface temperature proxies in the Caribbean reef-building coral *Siderastrea siderea*. *Paleoceanography* 31:1315–1329 p. doi.org/10.1002/2016PA002968
- FROEHLICH M.B., W.Y. Chan, S.G. Tims, S.J. Fallon, L.K. Fifield (2016) Time-resolved record of ²³⁶U and ^{239,240}Pu isotopes from a coral growing during the nuclear testing program at Enewetak Atoll (Marshall Islands) *Journal of Environmental Radioactivity* 165:197-205 p.
- FROEHLICH M.B., S.G. Tims, S.J. Fallon, A. Wallner, L.K. Fifield (2017) Nuclear weapons produced ²³⁶U, ²³⁹Pu and ²⁴⁰Pu archived in a *Porites lutea* coral from Enewetak Atoll *Journal of Environmental Radioactivity* 178-179:349-353 p.
- FURLA, P., D. Allemand, J.M. Shick, C. Ferrier-Pages, S. Richier, A. Plantivaux, P.L. Merle y S. Tambutté (2005) The symbiotic anthozoan: A physiological chimera between alga and animal *Integr. Comp. Biol.* 45:595–604 p.
- FURLA, P., I. Galgani, I. Durand, y D. Allemand (2000a) Sources and mechanisms of inorganic carbon transport for coral calcification and photosynthesis. *J Exp Biol* 203:3445–3457 p.
- FURLA, P., D. Allemand, y M. N. Orsenigo (2000b) Involvement of H⁺-ATPase and carbonic anhydrase in inorganic carbon uptake for endosymbiont photosynthesis. *Am J Physiol (Regul Integr Comp)* 278:R870–R881 p.
- GALLEGOS G.D.B., I. Mariño-Tapia y A. Valle (2016) Effects of gravity waves on turbulence and processes that contribute to mixing at a submarine groundwater discharge *Journal of Coastal Research* 75(sp1):856-860 p.
- GAETANI G.A. y A.L. Cohen (2006) Element partitioning during precipitation of aragonite from seawater: A framework for understanding paleoproxies *Geochimica et Cosmochimica Acta* 70:4617–4634 p.
- GAETANI, G. A., A.L. Cohen, Z. Wang, and J. Crusius (2011) Rayleigh-based, multi-element coral thermometry: A biomineralization approach to developing climate proxies *Geochim. Cosmochim. Acta* 75:1920–1932 p.

- GAGNON, A.C., J.F. Adkins, D.P. Fernandez y L.F. Robinson (2007) Sr/Ca and Mg/Ca vital effects correlated with skeletal architecture in a scleractinian deep-sea coral and the role of Rayleigh fractionation *Earth Planet. Sci. Lett.* 261(1–2):280–295 p.
- GAGNON, A.C., J. Adkins y J. Erez (2012) Seawater transport during coral biomineralization *Earth Planet. Sci. Lett.* 329–330:150–161 p.
- GAGNON, A.C., J.F. Adkins, J. Erez, J.M. Eiler y Y. Guan (2013) Sr/Ca sensitivity to aragonite saturation state in cultured subsamples from a single colony of coral: Mechanism of biomineralization during ocean acidification *Geochim. Cosmochim. Acta* doi.org/10.1016/j.gca.2012.11.038
- GISCHLER E. y W. Oschmann (2005) Historical climate variation in Belize (Central America) as recorded in scleractinian coral skeletons *PALAIOS* 20(2):159–174 p.
- GRINSTED A., J. C. Moore¹ y S. Jevrejeva (2004) Application of the cross wavelet transform and wavelet coherence to geophysical time series *Nonlinear Processes in Geophysics* 11: 561–566 p.
- GRUPO DE TRABAJO DEL ANTROPOCENO (2019) <http://quaternary.stratigraphy.org/working-groups/anthropocene/> Último acceso: 2019-12-08.
- GUTIÉRREZ E.G. (2017) Relación entre las características de crecimiento y los diseppimentos en *Orbicella faveolata* creciendo en un gradiente lumínico. Tesis *Universidad Nacional Autónoma de México* 33 p.
- HELMLE K.P., K. Kohler y R.E. Dodge (2002) Relative optical densitometry and the Coral X-radiograph Densitometry System: Coral XDS *International Society of Reef Studies European Meeting, Cambridge, England*.
- HELMLE K.P., R.E. Dodge, P.K. Swart, D.K. Gledhill y M. Eakin (2011) Growth rates of Florida corals from 1937 to 1996 and their response to climate change *Nat. Commun.* 2(215) doi.org/10.1038/ncomms1222
- HERNÁNDEZ-TERRONES L., M. Rebolledo-Vieyra, M. Merino-Ibarra, M. Soto, A. Le-Cossec y E. Monroy-Ríos (2011) Groundwater pollution in a karstic region (NE Yucatan): Baseline nutrient content and flux to coastal ecosystems *Water Air Soil Pollut* 218:517–528 p.
- HERON Scott F., J.A. Maynard, R. van Hooidonk y C.M. Eakin (2016) Warming trends and bleaching stress of the world's coral reefs 1985–2012 *Science reports* 6:38402 doi.org/10.1038/srep38402
- HOEGH-GULDBERG O., E.S. Poloczanska, W. Skirving y S. Dove (2017) Coral reefs under climate change and ocean acidification *Frontiers in marine science.* 4:158 p. doi.org/10.3389/fmars.2017.00158
- HÖNISCH B., N.G. Hemming, A.G. Grottoli, A. Amat, G.N. Hanson, J. Bijma (2004) Assessing scleractinian corals as recorders for paleo-pH: Empirical calibration and vital effects *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 68(18):3675–3685 p.
- HORTA-PUGA G. y J.D. Carriquiry (2012) Coral Ba/Ca molar ratios as a proxy of precipitation in the northern Yucatan Peninsula, Mexico *Applied Geochemistry* 27:1579–1586 p.
- HORTA-PUGA G y J.D. Carriquiry (2014) The Last Two Centuries of Lead Pollution in the Southern Gulf of Mexico Recorded in the Annual Bands of the Scleractinian Coral *Orbicella faveolata*. *Bull Environ. Contam. Toxicol.* doi.org/10.1007/s00128-014-1222-9
- HRNECEK E., P. Steier, y A. Wallner (2005) Determination of plutonium in environmental samples by AMS and alpha spectrometry *Applied radiation and isotopes* 63(5-6):633–638 p.

- HUDSON J.H. (1981) Growth rates in *Montastrea annularis*: a record of environmental change in Key Largo Coral Reef Marine Sanctuary, Florida. *Bull. Mar. Sci.*, 31:444-459 p.
- HUDSON J.H., K.J. Hanson, R.B. Halley y J.L. Kindinger (1994) Environmental implications of growth rate changes in *Montastrea annularis*: Biscayne National Park, Florida. *Bull. Mar. Sci.* 54:647-669 p.
- IAEA – International Atomic Energy Agency (2004) Sediment distribution coefficients and concentration factors for biota in the marine environment *Technical reports series* 422: 95 p.
- IGLESIAS-PRIETO R., J.L. Matta, W.A. Robins y R.K. Trench (1992) Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum* in culture *Proc. Natl. Acad. Sci.* 89:10302-10305 p.
- IGLESIAS-PRIETO R. y R.K. Trench (1997) Acclimation and adaptation to irradiance in symbiotic dinoflagellates. II. Response of chlorophyll-protein complexes to different photon-flux densities *Marine Biology* 130(1):23-33 p.
- IGLESIAS-PRIETO R., C.T. Galindo-Martínez, S. Enríquez y J.P. Carricart-Ganivet (2014) Attributing reductions in coral calcification to the saturation state of aragonite, comments on the effects of persistent natural acidification *Proc. Natl. Acad. Sc* doi.org/10.1073/pnas.1318521111
- IMAZ G.M., D. Ayala y A.G. Beristain (2014) Sustentabilidad, territorios urbanos y enfoques emergentes interdisciplinarios *Interdisciplina* 2(2):33-49 p.
- INE (2000) *Programa de manejo del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, México*. Instituto Nacional de Ecología. 224 p.
- IP Y.K. y A.L.L. Lim (1991) Are calcium and strontium transported by the same mechanism in the hermatypic coral *Galaxea fascicularis*? *J. Exp. Biol.*, 159:507-513 p.
- IPCC (2013) *Climate Change 2013: The physical science basis*. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. En: Stocker, et al. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 p.
- IPCC (2018) Resumen para responsables de políticas. En: Masson-Delmotte V. et al. (2018) Calentamiento global de 1.5 °C, Informe especial del IPCC sobre los impactos del calentamiento global de 1,5 °C con respecto a los niveles preindustriales y las trayectorias correspondientes que deberían seguir las emisiones mundiales de gases de efecto invernadero, en el contexto del reforzamiento de la respuesta mundial a la amenaza del cambio climático, el desarrollo sostenible y los esfuerzos por erradicar la pobreza *Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático* 26 p.
- JONES J.P., J.P. Carricart-Ganivet, R. Iglesias- Prieto, S. Enríquez, M. Ackerson y R.I. Gavitov (2015) Microstructural variation in oxygen isotopes and elemental calcium ratios in the coral skeleton of *Orbicella annularis*. *Chemical Geology* 419:192-199 p.
- JOHNSTON I.S. (1980) The ultrastructure of skeletogenesis in zooxanthellate corals *Int. Rev. Cytol.* 67:171-214 p.
- KELLEY J.M., L.A. Bond y T.M. Beasley (1999). Global distribution of Pu isotopes and ²³⁷Np. *Science of the Total Environment* 237:483-500 p.
- KEMP D.W., X. Hernandez-Pech, R. Iglesias-Prieto, W.K. Fitt y G.W. Schmidt (2014) Community dynamics and physiology of *Symbiodinium* spp. before, during, and after a coral bleaching event. *Limnol. Oceanogr.* 59(3):788-797 p.

- KLEYPAS J.A., R.A. Feely, V.J. Fabry, C. Langdon, C. L. Sabine y L.L. Robbins (2006) Impacts of ocean acidification on coral reefs and other marine calcifiers: A guide for future research *Oceanography* 22(4):108-117 p.
- KNIGHT, J.R., R.J. Allan, C.K. Folland, M. Vellinga y M.E. Mann (2005) A signature of persistent natural thermohaline circulation cycles in observed climate. *Geophys. Res. Lett.* 32:L20708
- KORNDER N.A., B.M. Riegl y J. Figueiredo (2018) Thresholds and drivers of coral calcification responses to climate change *Glob Change Biol.* 24:5084–5095 p. doi.org/10.1111/gcb.14431
- KNUTSON D.W., R.W. Buddemeier y S.V. Smith (1972) Coral Chronometers: seasonal growth bands in reef corals *Science* 177(4045):270-272 p.
- KWIATKOWSKI L., P.M. Cox, T. Economou, P.R. Halloran, P.J. Memb, B.B.B. Booth, J. Carilli, y H.M. Guzman (2013) Caribbean coral growth influenced by anthropogenic aerosol emission *Nat. Geosci.* 6: doi.org/10.1038/NCEO1780.
- KUFFNER I.B., B.H. Lidz y H. Hudson (2015) A century of ocean warming on Florida Keys coral reefs: Historic *in situ* observations *Estuaries and Coasts* 38:1085-1096p.
- LAJEUNESSE T.C., J.E. Parkinson, P.W. Gabrielson, H.J. Jeong, J.D. Reimer, C.R. Voolstra y S.R. Santos (2018) Systematic Revision of *Symbiodiniaceae*, Highlights the antiquity and diversity of Coral endosymbionts *Current Biology* 28:1–11 p.
- LEA D.W., G.T. Shen y E.A. Boyle (1989) Coralline barium records temporal variability in equatorial Pacific upwelling *Nature* 340:337-376 p.
- LEE J.M., S.F. Eltgroth, E.A. Boyle y J.F. Adkins (2017) The transfer of bomb radiocarbon and anthropogenic lead to the deep North Atlantic Ocean observed from deep sea coral *Earth and Planetary Science Letters* 458: 223-232 p.
- LETISSIER M. D´A.A., B. Clayton, B.E. Brown y P.S. Davis (1994) Skeletal correlates of coral density banding and an evaluation of radiography as used in sclerochronology *Marine Ecology Progress Series* 110:29-44 p.
- LINDAHL P., S.H. Lee, P. Worsfold, M. Keith-Roach (2010) Plutonium isotopes as tracers for ocean processes: A review *Marine Environmental Research* 69:73–84 p.
- LINDAHL P., R. Asami, Y. Iryu, P. Worsfold, M. Keith-Roach y M.S. Choi (2011) Sources of plutonium to the tropical Northwest Pacific Ocean (1943–1999) identified using a natural coral archive. *Geochimica et Cosmochimica Acta* (75):1346-1356 p.
- LINDAHL P., M.B. Andersen, M. Keith-Roach, P. Worsfold, K. Hyeong, M.S. Choi y S.H. Lee (2012) Spatial and temporal distribution of Pu in the Northwest Pacific Ocean using modern coral archives *Environment International* 40:196-201 p.
- LESCINSKY H. (2016) *Living and Mineral Reefs: Are they Comparable and What Ecological Information Is Preserved?* En: Hubbard D.K., C.S. Rogers, J.H. Lipps y G.D. Stanley Jr (2016) Coral reefs at the crossroads. Springer. 225-259 p.
- LINSLEY B.K., G.M. Wellington, D.P. Schrag, L. Ren, M.J. Salinger, A.W. Tudhope (2004) Geochemical evidence from corals for changes in the amplitude and spatial pattern of South Pacific interdecadal climate variability over the last 300 years *Climate Dynamics* 22:1–11 p.
- LIZCANO-SANDOVAL L.D., A. Marulanda-Gómez, M. López-Victoria y A. Rodríguez-Ramírez (2019) Climate change and Atlantic Multidecadal Oscillation as drivers of recent declines in coral growth rates in the Southwestern Caribbean *Frontiers in Marine Science* 6:38 doi.org/10.3389/fmars.2019.00038

- LOUGH J.M y 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. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 211:29–67 p. doi.org/10.1016/S0022-0981(96)02710-4
- LOUGH J.M (2010) Climate records from corals *Wiley Int Rev: Climate Change* 1:318-331 p.
- LOUGH J.M y N.E. Cantin (2014) Perspectives on massive coral growth rates in a changing ocean *Biol. Bull.* 226: 187–202 p.
- LÓPEZ-MENDOZA P.G., Ruiz-Fernández A.C., Sanchez-Cabeza J.A., Van-Tussenbroek B.I, Cuellar-Martínez T. y Pérez-Bernal L.H. (2020) Temporal trends of organic carbon accumulation in seagrass meadows from the northern Mexican Caribbean. *CATENA* 194(104645).
- LOWENSTAM H.A. (1981) Minerals formed by organisms *Science* 211:1126–1131 p.
- LÜTHI D., M. Le Floch, B. Bereiter, T. Blunier, J.M. Barnola, U. Siegenthaler y T.F. Stocker (2008) High-resolution carbon dioxide concentration record 650,000–800,000 years before present *Nature* 453(7193):379 p.
- MANN S. (1983) Mineralization in biological systems. *Struct. Bond.* 54:125–174 p.
- MANZANELO D.P., I.C. Enoch y R. Carlton (2015) Recent decade of growth and calcification of *Orbicella faveolata* in the Florida Keys: An inshore-offshore comparison *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 521:81-89 p.
- MARRIOTT C.S., G.M. Henderson, N.S. Belshaw y A.W. Tudhope (2004a) Temperature dependence of $\delta^7\text{Li}$, $\delta^{44}\text{Ca}$ and Li/Ca during growth of calcium carbonate *Earth and Planetary Science Letters* 222(2):615-624 p.
- MARRIOTT C.S., G.M. Henderson, R. Crompton, M. Staubwasser y S. Shaw (2004b) Effect of mineralogy, salinity, and temperature on Li/Ca and Li isotope composition of calcium carbonate *Chem. Geol.* 212(1-2):5–15 p.
- MARSHAL D.B. (2017) Growth of *Orbicella faveolata* in La Praguera, Puerto Rico. Tesis *Nova Southeastern University*, 57 p.
- MARSHAL A. y P. Clode (2004) Calcification rate and the effect of temperature in a zooxanthellate and azooxanthellate scleractinian reef coral *Coral Reefs* 23(2):218–224 p., doi.org/10.1007/s00338-004-0369-y
- MCCULLOCH M., S. Fallon, T. Wyndham, E. Hendy, J. Lough, D. Barnes (2003) Coral record of increased sediment flux to the inner Great Barrier Reef since European settlement *Nature* 421:727–730 p.
- MEECE D.E. y L.K. Benninger (1993) The coprecipitation of Pu and other radionuclides with CaCO_3 *Geochimica et Cosmochimica Acta* 57:1447-1458 p.
- MITSUGUCHI T., E. Matsumoto, O. Abe y T. Uchida y P.J. Isdale (1996) Mg/Ca Thermometry in coral skeletons *Science* 274(5289):961-963 p. doi.org/10.1126/science.274.5289.961
- MONTAGNA P., M. McCulloch, E. Douville, M. López-Correa, J. Trotter, R. Rodolfo-Metalpa, D. Dissard, C. Ferrier-Page's, N. Frank, A. Freiwald, S. Goldstein, C. Mazzoli, S. Reynaud, A. Rüggeberg, S. Russo y M. Taviani (2014) Li/Mg systematics in scleractinian corals: Calibration of the thermometer *Geochimica et Cosmochimica Acta* 132:288–310 p.
- MUÑIZ-CASTILLO A.I., A. Rivera-Sosa, I. Chollett, C.M. Eakin, L. Andrade-Gómez, M. y J.E. Arias-González (2019) Three decades of heat stress exposure in Caribbean coral reefs: a new regional delineation to enhance conservation *Sci. Rep.* 9(1):11013 doi.org/10.1038/s41598-019-47307-0.

- MUSCATINE L., P.G. Falkowsky, J.W. Porter y Z. Dubinsky (1984) Rate of photosynthetic fixed carbon in light-and shade-adapted colonies of the symbiotic coral *Stylophora pistillata* *Proc. R. Soc. Lond. B.* 222:181-202 p.
- MUSCATINE L. (1990) The role of symbiotic algal in carbon and energy flux in reef corals. En: Dubinsky Z (ed) *Coral reefs*. Elsevier, Dordrecht, 75–87 p.
- MUSCATINE L., C. Goiran, L. Land, J. Jaubert, J-P. Cuif y D. Allemand (2005) Stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of organic matrix from coral skeleton *PNAS* 102:1525–1530 p.
- NOSHKIN V.E., K.M. Wong, R.J. Eagle y C. Gattousis (1975) Transuranics and other radionuclides in Bikini Lagoon: Concentration data retrieved from aged coral sections. *Limnology and Oceanography* 20:729-742 p.
- NOMURA T., A. Sakaguchi, P. Steier, R. Eigl, A. Yamakawa, T. Watanabe, K. Sasaki, T. Watanabe, R. Golser, Y. Takahashi y H. Yamano (2017) Reconstruction of the temporal distribution of $^{236}\text{U}/^{238}\text{U}$ in the Northwest Pacific Ocean using a coral core sample from the Kuroshio Current area *Marine Chemistry* 190:28-34 p.
- NOAA-Physical Sciences Laboratory (2019). <https://psl.noaa.gov/data/climateindices/list/> Fecha de consulta: febrero de 2019.
- PANDOLFI, J. M. Connolly, S.R. Marshall D.J. y Cohen A.L. (2011) Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification *Science* 333:418–422 p.
- PENLAND C. y L. Matrosova (1998) Prediction of Tropical Atlantic sea surface temperatures using linear inverse modeling *J. Climate* March:483-496 p.
- PERRY E., G. Velazquez-Oliman y L. Marin (2002) The hydrogeochemistry of the karst aquifer system of the northern Yucatan peninsula, Mexico *International Geology Review* 44(3):191-221 p. doi.org/10.2747/0020-6814.44.3.191
- PROUTY N.G., K. A. Huguen y J. Carilli (2008) Geochemical signature of land-based activities in Caribbean coral surface samples *Coral Reefs* 27:727–742 p. doi.org/10.1007/s00338-008-0413-4
- PURDY C.B., E.R.M. Druffel y H. Livingston (1989) Anomalous levels of ^{90}Sr and $^{239,240}\text{Pu}$ in Florida corals: Evidence of coastal processes. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 53:1401-1410 p.
- PUVEREL S., E. Tambutté, L. Pereira-Mouriés, D. Zoccola, D. Allemand y S. Tambutté (2005) Soluble organic matrix of two Scleractinian corals: Partial and comparative analysis *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B* 141:480-487 p.
- QUIROGA G.B.A. (2014) Patrón de variación del crecimiento de las algas endolíticas en el esqueleto del coral hermatípico *Orbicella faveolata*. Tesis. *Universidad Nacional Autónoma de México*. 34 p.
- RAIMUNDO J., C. Vale, M. Caetano, B. Anes, M. Carreiro-Silva, I. Martins y M. Porteiro (2013) Element concentrations in cold-water gorgonians and black coral from Azores region *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 98:129-136 p.
- RAYNER N.A., D.E. Parker, E.B. Horton, C.K. Folland, L.V. Alexander y D.P. Rowell (2003) Global analyses of sea surface temperature, sea ice, and night marine air temperature since the late nineteenth century *Jour. Geoph. Res.* 108(D14):4407 p. doi.org/10.1029/2002JD002670
- REEDER R.J., M. Nugent, G.M. Lambie, C.D. Tait y D.E. Morris (2000) Uranyl incorporation into calcite and aragonite: XAFS and luminescence studies *Environ. Sci. Technol.* 34:638–644 p.
- RIDD P., E. Teixeira da Silva y T. Stieglitz (2013) Have coral calcification rates slowed in the last twenty years? *Marine Geology* 346:392–399 p.

- RICO E.S.D. (2014) Valores de $\delta^{15}\text{N}$ en la matriz orgánica del coral hermatípico *Orbicella faveolata* como indicadores del impacto del desarrollo turístico en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo, México. Tesis *Universidad Nacional Autónoma de México* 40 p.
- RICO- ESENARO S.D., J.A. Sánchez-Cabeza, J.P. Carricart-Ganivet, P. Montagna y A.C. Ruiz (2019) Uncertainty and variability of extension rate, density and calcification rate of a hermatypic coral (*Orbicella faveolata*) *Science of the Total Environment* 650:1576-1581 p.
- RIPPE J.P., J.H. Baumann, D.N. De Leener, H.E. Aichelman, E.B. Friedlander, S.W. Davies y K.D. Castillo (2018) Corals sustain growth but not skeletal density across the Florida Keys Reef Tract despite ongoing warming *Glob Change Biol.* 24:5205–5217 p. doi.org/10.1111/gcb.14422
- ROCKSTRÖM J., W. Steffen, K. Noone, A. Persson, F. Stuart, E. F. Lambin, T.M. Lenton, M. Scheffer, C. Folke, H. J. Schellnhuber, B. Nykvist, C.A. de Wit, T. Hughes, S. van der Leeuw, H. Rodhe, S. Sörlin, P.K. Snyder, R. Costanza, U. Svedin, M. Falkenmark, L. Karlberg, R. W. Corell, V.J. Fabry, J. Hansen, B. Walker, D. Liverman, K. Richardson, P. Crutzen y J.A. Foley (2009) A safe operating space for Humanity *Nature* 461:472–475 p.
- RODRÍGUEZ-ROMÁN A., X. Hernández-Pech, P.E. Thomé, S. Enríquez y R. Iglesias-Prieto (2006) Photosynthesis and light utilization in the Caribbean coral *Montastraea faveolata* recovering from a bleaching event *Limnol. Oceanogr.* 51:2702–2710 p. doi.org/10.4319/lo.2006.51.6.2702
- R CORE TEAM (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- RSTUDIO Team (2019) RStudio: Integrated development for R. RStudio, Inc. Boston, MA. URL: <http://www.rstudio.com/>.
- RÖLLIN S., H. Sahli, R. Holzer, M. Astner y M. Burger (2009) Pu and Np analysis of soil and sediment samples with ICP-MS. *Appl. Radiat. Isot.* 67(5): 821–827 p.
- RONDONOTTI V., J.S. Marron y C. Park (2007) SiZer for time series: A new approach to the analysis of trends *Electronic Journal of Statistics* 1:268–289 p. doi.org/10.1214/07-EJS006
- ROSS C.L., T.M. DeCarlo, M.T. McCulloch (2019) Calibration of Sr/Ca, Li/Mg and Sr-U paleothermometry in branching and foliose corals *Paleoceanography and Paleoclimatology* doi.org/10.1029/2018PA003426
- ROTH M. (2014) The engine of the reef: Photobiology of the coral-algal symbiosis *Front Microbiol.* 22(5):422. doi.org/10.3389/fmicb.2014.00422
- RUÍZ-RENTERÍA F., B.I. vanTussenbroek, E. Jordán-Dahlgren (1998) CARICOMP—Caribbean coral reef, seagrass and mangrove sites: Puerto Morelos, Quintana Roo, México. *Coastal Regions and small island papers* UNESCO, Paris.
- SAENGER C., A.L. Cohen, D.W. Oppo, R.B. Halley y J.E. Carilli (2009) Surface-temperature trends and variability in the low-latitude North Atlantic since 1552 *Nat. Geosci.* 2(7):492 doi.org/10.1038/ngeo552.
- SANCHEZ-CABEZA, J.A. y E. Druffel, (2009) Environmental Records of Anthropogenic Impacts on Coastal Ecosystems: An introduction. *Marine Pollution Bulletin* 59:87–90 p.
- SANCHEZ-CABEZA, J.A. y A.C. Ruiz-Fernández (2012) ^{210}Pb sediment radiochronology: an integrated formulation and classification of dating models. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 82:183-200p.
- SANCHEZ-CABEZA, J.A., S.D. Rico-Esenaro, J.A. Corcho-Alvarado, S. Röllin, J.P. Carricart-Ganivet, P. Montagna, A.C. Ruiz-Fernández y A. Cearreta (2021) Plutonium in coral archives: A good

- primary marker for an Anthropocene type section *Science of the Total Environment* 771:145077. p. doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145077
- SCHMID V., S. Ono y S. Reber-Muller (1999) Cell-substrate interactions in cnidaria *Microsc. Res. Tech* 44:254–268 p.
- SHANNON R.D., 1976. Revised effective ionic radii and systematic studies of interatomic distances in halides and chalcogenides *Acta Crystallographica* A32:751–767 p.
- SHEN G.T. y C.L. Sanford (1989) *Trace element indicators of climate variability in reef-building corals* En: Glynn P.W. (1990) Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño Southern Oscillation *Elsevier Science*.
- SINCLAIR D.J. y M.T. McCulloch (2004) Corals record low mobile barium concentrations in the Burdekin River during the 1974 flood: evidence for limited Ba supply to rivers? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 214:155– 174 p.
- SMITH S.V., R.W. Buddemier, R.C. Redaje y J.E. Houck (1979) Strontium-Calcium thermometry in coral skeletons *Science* 4(4391):404-407 p. doi.org/10.1126/science.204.4391.404
- SMITH, J.M., Quinn T.M. Helmle K.P. y R.B. Halley (2006) Reproducibility of geochemical and climatic signals in the Atlantic coral *Montastraea faveolata*. *Paleoceanography*, 21:PA1010. <https://doi.org/10.1029/2005PA001187>
- SONDEREGGER D.L., H. Wang, W.H. Clements, y B.R. Noon (2009) Using SiZer to detect thresholds in ecological data *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:190-195 p.
- STEFFEN W., A. Sanderson, P.D. Tyson, J. Jäger, P.A. Matson, B. Moore III, F. Oldfield, K. Richardson, H.J. Schellnhuber, B.L. Turner II, R.j. Watson (2004) Global change and the Earth system: A planet under pressure, *Springer-Verlag* 336 p.
- STEFFEN W., P. J. Crutzen y J. R. McNeill (2007) The Anthropocene: Are Humans Now Overwhelming the Great Forces of Nature? *Ambio* 36(8):614-621 p.
- STEFFEN W., W. Broadgate, L. Deutsch, O. Gaffney y C. Ludwig (2015) The trajectory of the Anthropocene: the great acceleration. *The Anthropocene Review* 2(1):81–98 p. doi.org/10.1177/2053019614564785
- STERN P.C., O.R. Young, y D.E. Druckman (1992) *Global environmental change: Understanding the human dimensions*. National Academy Press.
- STRONG A.E., G. Liu, W. Skirving y C.M. Eakin (2011) NOAA’s Coral reef watch program from satellite observations. *Ann. GIS* 17:83–92 P. doi.org/10.1080/19475683.2011.576266
- SUBCOMMISSION ON QUATERNARY STRATIGRAPHY (2014) What is the Anthropocene? Current definition and status. <http://quaternary.stratigraphy.org/workinggroups/anthropocene/>
- SUBRAMANIAN M. (2019) Anthropocene now: influential panel votes to recognize Earth’s new epoch *Springer Nature* 21 mayo doi.org/10.1038/d41586-019-01641-5
- SULZMAN E.W. (2007) Stable isotope chemistry and measurement: a primer. En: Michener R.H. y Lajtha, K. (2007), *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*, Blackwell Publishing 566 p.
- TAKAHASHI S., T. Nakamura, M. Sakamizu, R. vanWoesik y H. Yamasaki (2004) Repair machinery of symbiotic photosynthesis as the primary target of heat stress for reef-building corals *Plant Cell Physiol.* 45:251–255 p. doi.org/10.1093/pcp/pch028
- TAKAHASHI T., S.C. Sutherland, C. Sweeney, A. Poisson, N. Metzl, B. Tilbrook, N. Bates, R. Wanninkhof, R. A. Feely, Ch. Sabine, J. Olafsson y Y. Nojiri (2002) Global sea–air CO₂ flux

- based on climatological surface ocean $p\text{CO}_2$, and seasonal biological and temperature effects *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49:1601–1622 p. doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00003-6
- TAMBUTTÉ E, Tambutté S., N. Segonds, D. Zoccola, A. Venn, J. Erez, (2012) Calcein labelling and electrophysiology: insights on coral tissue permeability and calcification. *Proc R Soc B* 279:19-27 p.
- TOMASCIK, T. (1990) Growth rates of two morphotypes of *Montastrea annularis* along an eutrophication gradient, Barbados, W. I. *Mar. Pollut. Bull.* 21:376–381 p.
- TOMS J.D. y M. L. Lesperance (2003) Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds *Ecology* 84:2034-2041 p.
- TORTOLERO-LANGARICA J.J., J.P. Carricart-Ganivet, A.L. Cupul-Magaña y A.P. Rodríguez-Troncoso (2017a) Historical insights on growth rates of the reef-building corals *Pavona gigantea* and *Porites panamensis* from the Northeastern tropical Pacific. *Mar. Environ. Res.* 132:23–32 p. doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.10.004
- TORTOLERO-LANGARICA J.J.A., A.P. Rodríguez-Troncoso, A.L. Cupul-Magaña y J.P. Carricart-Ganivet, (2017b) Calcification and growth rate recovery of the reef-building *Pocillopora* species in the northeast tropical Pacific following an ENSO disturbance. *PeerJ* 5:e3191. doi.org/10.7717/peerj.3191.
- TRENCH R.K. (1993) Microalgal invertebrate symbiosis – A review *Endocytobiosis Cell Res* 9:135-175 p.
- TRENBERTH K.E. y D.J. Shea (2006) Atlantic hurricanes and natural variability in 2005 *Geophys. Res. Lett.* 33:L12704.
- UCHIDA A., M. Nishizawa, K. Shirai, H. Iijima, H. Kayanne, N. Takahata1 y Y. Sano (2008) High sensitivity measurements of nitrogen isotopic ratios in coral skeletons from Palau, western Pacific: Temporal resolution and seasonal variation of nitrogen sources *Geochemical Journal* 42:255-262 p.
- UNAM-CMC (2008) Universidad Nacional Autónoma de México, Centro de Ciencias de la Atmósfera. Base de datos de precipitación pluvial v0705. <http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.UNAM/.gridded/.monthly/.v0705/>
- UNSCEAR - United Nations. Scientific Committee on the Effects of Atomic Radiation (2000) *Sources and effects of ionizing radiation: sources* Vol. 1. United Nations Publications.
- VÁSQUEZ-BEDOYA, L. F., Cohen, A. L., Oppo, D. W., y P. Blanchon (2012) Corals record persistent multidecadal SST variability in the Atlantic Warm Pool since 1775 AD *Paleoceanography* 27(3):PA3231
- VÁZQUEZ-LULE A.D. y M.F. Adame (2009) *Caracterización del sitio de manglar Puerto Morelos – Punta Maroma, en Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. Sitios de manglar con relevancia biológica y con necesidades de rehabilitación ecológica.* CONABIO, México, D.F.
- VEIS A. (2008) *Crystals and Life: An Introduction* En: Sigel A., H. Sigel y R.K. O. Sigel (2008) *Biom mineralization: From Nature to Application*, Vol. 4, *John Wiley & Sons* 1-35 p.
- VENN A.A., E. Tambutté, M. Holcomb, J. Laurent, D. Allemand y S. Tambutté (2013) Impact of seawater acidification on pH at the tissue–skeleton interface and calcification in reef corals *PNAS*, 1634–1639 p.

- WATANABE T., A. Winter, T. Oba y R. Anzai y H. Ishioroshi (2002) Evaluation of the fidelity of isotope records as an environmental proxy in the coral *Montastraea*. *Coral Reefs* 21:169–178 p.
- WALKER M, Head M.J., Berkelhammer M., Björck S., H. Cheng, L. Cwynar, D. Fisher, V. Gkinis, A. Long, J. Lowe, R. Newnham, S.O. Rasmussen y H. Weiss (2018) Formal ratification of the subdivision of the Holocene Series/Epoch (Quaternary System/Period): two new Global Boundary Stratotype Sections and Points (GSSPs) and three new stages/subseries. *Episodes* 41:213-223 p. doi.org/10.18814/epiugs/2018/018016
- WATERS C.N., J.P.M. Syvitski, A. Gałuszka, G.J. Hancock, J. Zalasiewicz, A. Cearreta, J. Grinevald, C. Jeandel, J. R. McNeill, C. Summerhayes y Anthony Barnosky (2015) Can nuclear weapons fallout mark the beginning of the Anthropocene Epoch? *Bulletin of the Atomic Scientists* 0(0):1–12 p. doi.org/10.1177/0096340215581357
- WINTER A. y W. Sammarco (2010) Lunar banding in the scleractinian coral *Montastraea faveolata*: Fine-scale structure and influence of temperature *Journal of Geophysical Research* 115:G04007 doi.org/10.1029/2009JG001264
- WÓRUM F.P., J.P. Carricart-Ganivet, LV. Benson y D.J. Golicher (2007) Simulation and observations of annual density banding in skeletons of *Montastraea* (Cnidaria: Scleractinia) growing under thermal stress associated with ocean warming *Limnol. Oceanogr* 52(5):2317–2323 p.
- ZALASIEWICZ J., P. Gibbard; C. Waters, F.J. Gregory, T.L. Barry, P.R. Bown, P. Brenchley, D.J. Cantrill, A.L. Coe, J.C.W. Cope, R. Knox, R; A. Gale, M.W. Houslow, J. Marshall, J. Powell, M. Oates, A. Smith, P. Stone, P. Rawson, N. Trewin, M. Williams (2008) Are we now living in the Anthropocene? *GSA Today* 18(2) doi.org/10.1130/GSAT01802A.1
- ZALASIEWICZ J. C.N. Waters, A.P. Wolfe, A.D. Barnosky, A. Cearreta, M. Edgeworth, E.C. Ellis, I.J. Fairchild, F.M. Gradstein, J. Grinevald, P.K. Haff, J. Head, JA. Ivar do Sul, C. Jeandel, R. Leinfelder, J.R. McNeill, N. Oreskes, C. Poirier, A. Revkin, D.B. Richter, W. Steffen, C. Summerhayes, J.P.M. Syvitski, D. Vidas, M. Wagnreich, S. Wing y M. Williams (2017) Making the case for a formal Anthropocene epoch: an analysis of ongoing critiques *Newstetter on Stratigraphy* 50(2):205-226 p.
- ZOCCOLA D, E. Tambutté, F. Ségas-Balas, J.F. Michiels, J.P. Failla, J. Jaubert y D. Allemand (1999) Cloning of a calcium channel $\alpha 1$ subunit from the reef-building coral *Stylophora pistillata*. *Gene* 227:157–67 p.
- ZOCCOLA D., P. Ganot, A. Bertucci, N. Caminiti-Segonds, N. Techer, C.R. Voolstra, M. Aranda, E. Tambutté, D. Allemand, J.R. Casey y S. Tambutté (2015) Bicarbonate transporters in corals point towards a key step in the evolution of cnidarian calcification *Sci. Rep.* 5:9983 doi.org/10.1038/srep09983