



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

**CARACTERÍSTICAS ESCLEROCRONOLÓGICAS DEL CORAL  
HERMATÍPICO *Orbicella faveolata* EN UN GRADIENTE  
LATITUDINAL EN EL CARIBE MEXICANO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS**  
(BIOLOGÍA MARINA)

**PRESENTA:**  
**DULCE WENDOLINE SÁNCHEZ PELCASTRE**

**TUTOR PRINCIPAL:**  
**DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET**  
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMYL

**MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:**  
**DR. JOSÉ DE JESÚS ADOLFO TORTOLERO LANGARICA**  
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMYL  
TECNOLÓGICO NACIONAL DE MÉXICO, CAMPUS BAHÍA DE BANDERAS

**DR. LORENZO ALVAREZ FILIP**  
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMYL

**DR. RAFAEL ANDRÉS CABRAL TENA**  
CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE ENSENADA  
**DRA. ALMA PAOLA RODRÍGUEZ TRONCOSO**  
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA, CAMPUS PUERTO VALLARTA

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CIUDAD DE MÉXICO, MARZO, 2023**



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.



# **CARACTERÍSTICAS ESCLEROCRONOLÓGICAS DEL CORAL HERMATÍPICO *Orbicella faveolata* EN UN GRADIENTE LATITUDINAL EN EL CARIBE MEXICANO**

## **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS**  
(BIOLOGÍA MARINA)

**PRESENTA:**  
**DULCE WENDOLINE SÁNCHEZ PELCASTRE**

**TUTOR PRINCIPAL:**  
**DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET**  
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMYL

**MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:**  
**DR. JOSÉ DE JESÚS ADOLFO TORTOLERO LANGARICA**  
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMYL  
TECNOLÓGICO NACIONAL DE MÉXICO, CAMPUS BAHÍA DE BANDERAS  
**DR. LORENZO ALVAREZ FILIP**  
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMYL  
**DR. RAFAEL ANDRÉS CABRAL TENA**  
CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE ENSENADA  
**DRA. ALMA PAOLA RODRÍGUEZ TRONCOSO**  
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA, CAMPUS PUERTO VALLARTA

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CIUDAD DE MÉXICO, MARZO, 2023**

## AGRADECIMIENTOS

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología y a la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, UNAM.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca otorgada (1104249) durante 2021-2023.

Esta investigación fue financiada por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) con el proyecto “Características esclerocronológicas del coral hermatípico *Orbicella faveolata* a lo largo de gradientes latitudinal y lumínico en el Caribe mexicano” (IN200420).

Al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP) por el apoyo de la estancia de investigación en el CICESE (CGEP/PCML- 00731/22).

Al International Coral Reef Symposium (ICRS), la International Sclerochronology Conference (ISC) y la Sociedad Mexicana de Arrecifes Coralinos (SOMAC) por los apoyos donde esta investigación fue presentada.

Al Dr. J.P. Carricart Ganivet, por la dirección de esta tesis, por el espacio brindado en el EscleroLab. También por su orientación, consejos y motivación dentro y fuera de la academia.

Al Dr. J.J.A. Tortolero Langarica, porque con sus directrices, experiencia, paciencia y explicaciones pude desarrollar mi investigación. Gracias por orientarme, motivarme y guiarme personal y profesionalmente.

Al Dr. L. Alvarez Filip, por la confianza y constante apoyo para el desarrollo de esta investigación y por las fotografías brindadas.

Al Dr. R.A. Cabral Tena, por sus sugerencias en este proyecto y por brindarme el espacio para llevar a cabo la estancia de investigación en el CICESE.

A la Dra. A.P. Rodríguez Troncoso, por sus comentarios y sugerencias de esta investigación.

A todos los integrantes de EscleroLab, quienes hicieron mi estancia en PM más chévere. A Pecas por la ayuda con el muestreo de las colonias de OFAV. A Raúl Padilla Guzmán y Dulce Bonilla, por su explicación y ayuda en el conteo de disepimentos.

A los integrantes de BarcoLab por sus comentarios y observaciones que enriquecieron esta investigación. A Esmeralda Pérez por las fotografías brindadas. A Sara Melo por sus sugerencias en mi investigación. A Omar Guzmán y Manuel Olán por la ayuda con la estadística. A Néstor Villiers por su asistencia en mis proyectos de investigación y por su apoyo incondicional dentro y fuera de la academia.

A Gustavo Villarreal Brito, por su ayuda técnica cuando mi laptop ya no daba más y por las muchas veces que rescató mis bases de datos. A Fernando Negrete Soto, M. Ángel Gómez Realí y Edgar Escalante Mancera por la ayuda en las recolectas y salidas de campo.

A los investigadores que me orientaron y resolvieron dudas del mundo marino: Victoria Grosso, Anastazia Banaszak, Rosa Rodríguez, Vivianne Weiss, Alejandro Kurczyn.

A las amistades que ayudaron con sus sugerencias y acompañaron en este trayecto: Arge, Crista, Mimi, Ale, Raúl (el tío), Axel, Fer Pardo, Serguei.

*Al mar, porque es el lugar que me brinda dosis de serenidad y felicidad.  
A mi padre y hermanos por su fautoría absoluta.*

## Contenido

1.	INTRODUCCIÓN .....	11
2.	ANTECEDENTES .....	16
3.	JUSTIFICACIÓN.....	18
4.	PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN .....	19
5.	HIPÓTESIS.....	20
6.	OBJETIVOS.....	21
	General .....	21
	Específicos.....	21
7.	ÁREA DE ESTUDIO .....	22
7.1	Sitios de recolecta.....	23
8.	MATERIALES Y MÉTODOS .....	25
8.1	Muestreo .....	25
8.2	Densitometría óptica .....	25
8.3	Extensión por conteo de disepimentos .....	27
8.4	Temperatura del mar superficial (TMS).....	28
8.5	Análisis estadístico.....	29
9.	RESULTADOS.....	30
9.1	Características esclerocronológicas de <i>Orbicella faveolata</i> por sitio .....	30
9.2	Temperatura del Mar Superficial (TMS) y tasa de calcificación de <i>Orbicella faveolata</i> a nivel local.....	35
9.3	Temperatura del Mar Superficial (TMS) y tasa de calcificación de <i>Orbicella faveolata</i> en el Caribe mexicano.....	38
9.4	Tendencias de crecimiento de <i>Orbicella faveolata</i> .....	42
10.	DISCUSIÓN .....	45
10.1	Características esclerocronológicas de <i>Orbicella faveolata</i> .....	45
10.2	Efecto de la Temperatura del Mar Superficial (TMS) en la tasa de calcificación de <i>Orbicella faveolata</i> .....	46
10.3	Anomalías térmicas en el Caribe mexicano .....	48
10.4	Tendencia de crecimiento de <i>Orbicella faveolata</i> .....	50
11.	CONCLUSIÓN .....	52
12.	LITERATURA CITADA .....	54

## Índice de figuras

- Fig. 1.** Mapa de la distribución global de los arrecifes coralinos. Los arrecifes coralinos están marcados en rojo. Fuente: UNEP-WCMC (<http://datda.unep-wcmc.org>) .....12
- Fig. 2.** Área de estudio a lo largo del gradiente latitudinal en el Caribe mexicano. Círculos rojos representan los sitios de recolecta de muestras del coral *Orbicella faveolata*. .....24
- Fig. 3.** a) Lajas de *O. faveolata* y estándar de *T. maxima*. b) Imagen digitalizada de rayos-X sin corregir. c) Imagen digitalizada de rayos X corregida con la técnica de Duprey et al. (2012). d) Radiografías corregidas y en negativo de *O. faveolata*. BAD es banda de alta densidad y BBD es banda de baja densidad. ....26
- Fig. 4.** a) Laja escaneada de *Orbicella faveolata* con su imagen radiográfica correspondiente, los puntos rojos indican las bandas de alta densidad. b) Disepimientos exotecales de *O. faveolata*. c) Acercamiento de los disepimientos exotecales de *O. faveolata*, línea anaranjada indica la distancia entre un disepimientos, línea verde indica el grosor de un disepimiento.....28
- Fig. 5.** Cajas y bigotes de las características esclerocronológicas de *Orbicella faveolata* de los 4 sitios de estudio. (a) densidad esquelética ( $\text{g cm}^{-3}$ ), (b) tasa de extensión esquelética ( $\text{cm año}^{-1}$ ) y (c) tasa de calcificación ( $\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ). El asterisco muestra el sitio que tiene una diferencia significativa al resto de los sitios. Mahahual (MH), Punta Allen (PA), Puerto Morelos (PM) e Xcalak (XK).....32
- Fig. 6.** Correlación entre las tres características esclerocronológicas de cada sitio. Puerto Morelos (a-c), Punta Allen (d-f), Mahahual (g-i) e Xcalak (j-l).....35
- Fig. 7.** (a) Correlación entre el promedio anual de la TMS media en  $^{\circ}\text{C}$  y el tiempo estudiado (2004-2018) de cada sitio. (b) Correlación entre el promedio anual de la temperatura superficial del mar ( $^{\circ}\text{C}$ ) y la tasa de calcificación ( $\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) de *O. faveolata* de cada sitio. Se muestra línea de tendencia para cada correlación significativa.  $N= 56$ . ....36
- Fig. 8.** Correlación entre el promedio anual de (a) la TMS mínima y (c) TMS máxima en  $^{\circ}\text{C}$  y el tiempo de estudio (2004-2018) de cada sitio. Correlación del promedio anual de (c) la TMS mínima y (d) TMS máxima respecto a la tasa de calcificación de *O. faveolata* de cada sitio. Se muestra línea de tendencia para cada correlación significativa.  $N= 56$ .....37
- Fig. 9.** Tasa de calcificación (media  $\pm$  DE) de *O. faveolata* en relación con la TMS (media  $\pm$  DS) de los sitios de estudio. En azul Puerto Morelos (PM), verde Punta Allen (PA), naranja Mahahual (MH) y morado Xcalak (XK).....38
- Fig. 10.** Tendencia de la tasa de calcificación (línea gris, media  $\pm$  DE) de *O. faveolata* y TMS media anual regional (línea roja, media  $\pm$  DE) durante 2004 a 2021. Líneas discontinuas son las tendencias significativas usando modelos lineales.  $N= 17$ . ....40
- Fig. 11.** Anomalías de la tasa de calcificación anual de *O. faveolata* de cada sitio (líneas de colores) y anomalía TMS media anual regional (línea negra) durante 2004 a 2021. Se considera anomalía positiva cuando las líneas están por arriba del promedio total (línea roja) y anomalía negativa cuando las líneas están por debajo del promedio total (línea roja). ....41

**Fig. 12.** Índices maestros de las características esclerocronológicas de *O. faveolata* de cada sitio. Promedios corridos de tres años. Los números en negritas a lo largo del eje horizontal rojo indican el número de muestras utilizadas en la cronología del año especificado. El índice maestro de Puerto Morelos es de 2004-2018 (a-c), Punta Allen de 2004-2019 (d-f), Mahahual de 2004-2021 (g-i) y Xcalak de 2004-2019 (j-l).....44

**Fig. 13.** Registros de estrés térmico en núcleos/colonias de *O. faveolata* en diferentes sitios del Caribe mexicano. Las flechas amarillas indican las bandas- de- estrés por anómalas térmicas ...51

## Índice de tablas

<b>Tabla 1.</b> Coeficiente de atenuación vertical de la luz ( $K_d$ ) de cada sitio de muestreo .....	<b>25</b>
<b>Tabla 2.</b> Núcleos/colonias y bandas de distinta densidad de <i>O. faveolata</i> de cada sitio de recolecta. Entre paréntesis se indican los años que fueron analizados por cada muestra. ....	<b>27</b>
<b>Tabla 3.</b> Comparación de variables esclerocronológicas de <i>O. faveolata</i> sobre los sitios de estudio y el tiempo analizado (2004-2018).....	<b>30</b>
<b>Tabla 4.</b> Resultado de pruebas a post-hoc utilizando comparaciones pareadas de las características esclerocronológicas entre los sitios de estudio. Puerto Morelos (PM), Punta Allen (PA), Mahahual (MH), Xcalak (XK).....	<b>31</b>
<b>Tabla 5.</b> Densidad esquelética ( $\text{g cm}^{-3}$ ), tasa de extensión ( $\text{cm año}^{-1}$ ) y tasa de calcificación ( $\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) de 14 núcleos/colonias de <i>O. faveolata</i> de Puerto Morelos, Punta Allen, Mahahual y Xcalak con sus desviaciones estándar ( $\pm$ ) durante 2004-2018. Los valores más altos y bajos están marcados en negritas. ....	<b>33</b>
<b>Tabla 6.</b> Temperaturas (media, mínima y máxima) anuales en $^{\circ}\text{C}$ de Puerto Morelos, Punta Allen, Mahahual y Xcalak con sus desviaciones estándar ( $\pm$ ) durante 2004-2018. Los valores más altos y bajos están marcados en negritas. ....	<b>34</b>
<b>Tabla 7.</b> Temperatura del mar superficial (TMS) media y tasas de calcificación ( $\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) de <i>O. faveolata</i> de cada sitio durante 2004-2021.....	<b>39</b>
<b>Tabla 8.</b> Temperatura del mar superficial media regional con sus respectivas anomalías ( $^{\circ}\text{C}$ ) y tasas de calcificación ( $\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) de <i>O. faveolata</i> de cada sitio con sus respectivas anomalías durante 2004-2021. Se considera anomalía térmica las temperaturas $+0.5^{\circ}\text{C}$ por encima de la media. Los datos marcados en negritas son anomalías positivas.....	<b>42</b>

## RESUMEN

Los registros históricos de las características esclerocronológicas del coral hermatípico *Orbicella faveolata* en el Caribe mexicano son fundamentales para comprender cómo responden estos corales a los cambios ambientales, e inferir las respuestas futuras de los ecosistemas arrecifales en un ambiente con constantes cambios. Aquí proporcionamos un registro que abarca las últimas dos décadas (2004-2021) de las características esclerocronológicas de *O. faveolata* en un gradiente latitudinal en el Caribe mexicano (Puerto Morelos, Punta Allen, Mahahual y Xcalak) y su relación con la temperatura del mar. Las estimaciones de las características esclerocronológicas: densidad esquelética ( $\text{g cm}^{-3}$ ), tasa de extensión ( $\text{cm año}^{-1}$ ) y tasa de calcificación ( $\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) se obtuvieron a través de la técnica de densitometría óptica y del conteo de disepimentos exotecales, mientras que los registros de la temperatura del mar superficial (TMS) se obtuvieron del satélite AquaModis®. Las tasas de calcificación de *O. faveolata* se relacionaron con las TMS media, TMS mínima y TMS máxima de cada sitio. A nivel regional se obtuvieron las tasas de calcificación de *O. faveolata* y las TMS medias de todos los sitios durante el periodo 2004-2021. También se calcularon las anomalías térmicas regionales y de calcificación de *O. faveolata*. Los resultados en las características esclerocronológicas de *O. faveolata* en Puerto Morelos mostraron diferencias significativas al resto de los sitios en la densidad esquelética ( $P=0.0052$ ) y tasa de calcificación ( $P=0.0001$ ), mientras que Xcalak difirió al resto de los sitios en la tasa de extensión ( $P=0.0001$ ). En todos los sitios a excepción de Xcalak hubo un aumento significativo de la TMS media anual, pero solamente en Xcalak se correlacionó de forma positiva y significativa con la tasa de calcificación ( $P=0.028$ ). Dentro del gradiente latitudinal no se encontró un patrón entre la TMS media y la tasa de calcificación de *O. faveolata*. La tendencia de la tasa de calcificación y de la TMS media a nivel regional muestran un aumento significativo a través del tiempo ( $R^2=0.6174$ ,  $P<0.002$  y  $R^2=0.627$ ,  $P<0.002$ , respectivamente). Este trabajo proporciona evidencia que el cambio en el ambiente térmico de los arrecifes coralinos a nivel de sitio es actualmente el principal impulsor en el cambio de las tasas de calcificación de *O. faveolata*; siempre y cuando el organismo no llegue a su límite máximo de tolerancia térmica, lo que pudiera causar inestabilidad en su asociación simbiótica y disminuir el proceso de calcificación y crecimiento arrecifal.

## ABSTRACT

Historical records of the sclerochronological characteristics of the hermatypic coral *Orbicella faveolata* in the Mexican Caribbean are essential to understand how these corals respond to environmental changes and to infer future responses of reef ecosystems in an environment with constant changes. Here we provide a record spanning the last two decades (2004-2021) of the sclerochronological characteristics of *O. faveolata* in a latitudinal gradient in the Mexican Caribbean (Puerto Morelos, Punta Allen, Mahahual, and Xcalak) and its relationship with sea temperature. The estimates of the sclerochronological characteristics: skeletal density ( $\text{g cm}^{-3}$ ), extension rate ( $\text{cm year}^{-1}$ ) and calcification rate ( $\text{g cm}^{-2} \text{ year}^{-1}$ ) were obtained through the optical densitometry technique and the exothecal dissepiments counts, while the sea surface temperature (SST) records were acquired from the AquaModis® satellite. *O. faveolata* calcification rates were related to the mean SST, minimal SST, and maximal SST of each site. At the regional level, the calcification rate of *O. faveolata* and the mean SST from all the sites during 2004-2021 were obtained. Regional thermal and calcification anomalies for *O. faveolata* were calculated. The results in the sclerochronological characteristics of *O. faveolata* in Puerto Morelos showed significant differences to the rest of the sites in skeletal density ( $P=0.0052$ ) and calcification rate ( $P=0.0001$ ), while Xcalak differed from the rest of the sites in the skeletal extension rate ( $P=0.0001$ ). In all locations except Xcalak there was a significant increase in the mean annual SST, but only the mean SST at Xcalak was significantly positively correlated with the calcification rate ( $P=0.028$ ). Within the latitudinal gradient, no pattern was found between the mean SST and the *O. faveolata* calcification rate. The trend of the *O. faveolata* calcification rate and the mean SST at the regional level shows a significant increase over time ( $R^2=0.6174$ ,  $P<0.002$  and  $R^2=0.627$ ,  $P<0.002$ , respectively). This work provides evidence that the change in the thermal environment of coral reefs at the site level is currently the main driver in the shift in *O. faveolata* calcification rates; if the organism does not reach its maximal limit of thermal hold, which can cause instability in its symbiotic association and slow or stop the calcification process.

## 1. INTRODUCCIÓN

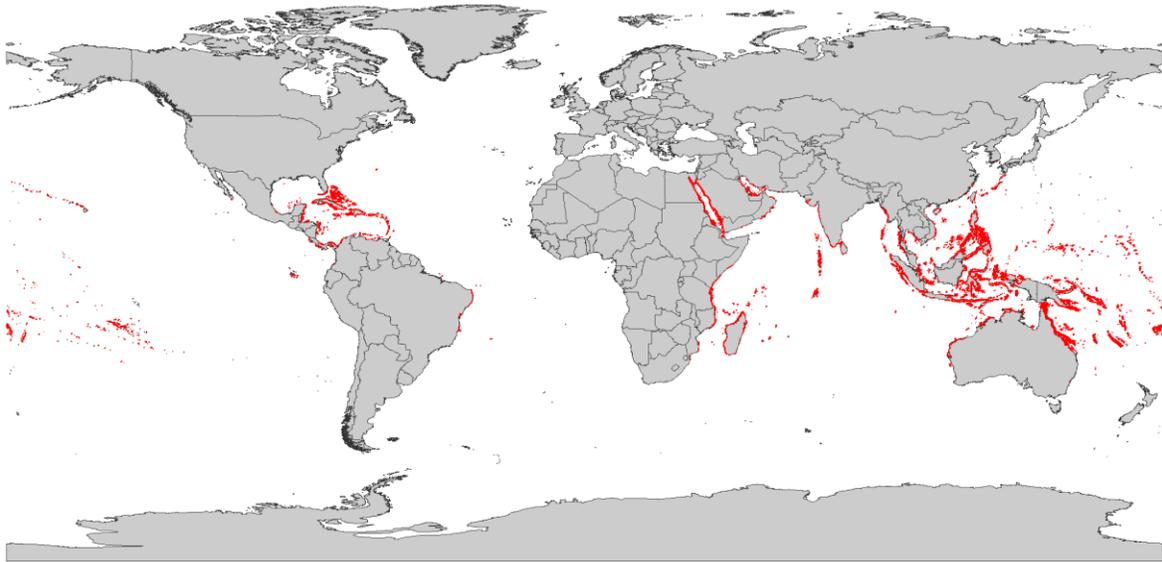
Los arrecifes de coral son estructuras marinas formadas por la acumulación de carbonato de calcio biogénico ( $\text{CaCO}_3$ ) secretado por organismos arrecifales como: corales, moluscos y algas coralinas. Los corales escleractínios son los productores primarios de las estructuras de arrecifes de coral, ya que producen hasta  $10 \text{ kg de } \text{CaCO}_3 \text{ m}^2 \text{ año}^{-1}$  (Chave et al., 1972; Kleypas et al., 1999a), incrementando la tridimensionalidad y complejidad del sitio, y controlando muchas de las funciones y servicios ecosistémicos (Perry y Alvarez-Filip, 2018). Por ejemplo, proporcionan refugio al 25% de todas las especies marinas (Mulhall, 2007), lo que representa puntos críticos de biodiversidad (DeVantier et al., 2006). Además, proveen hábitat para muchas especies de peces e invertebrados (Friedlander y Parrish, 1998; Graham y Nash, 2013), protección costera a través de la disipación de la energía del oleaje (Ferrario et al., 2014; Beetham et al., 2017) y generación de sedimentos para sustentar las playas y costas adyacentes (Perry et al., 2011; Kuffner y Toth, 2016). También juegan un papel importante en el ciclo de nutrientes y carbono, aumentando la productividad y regulando el pH de las aguas costeras (Woodhead et al., 2019). Sin embargo, a nivel mundial la abundancia de los corales escleractínios se ha reducido a la mitad en los últimos 40 años, debido a factores de estrés antropogénico y por el cambio climático, convirtiéndolos en uno de los ecosistemas más amenazados del mundo (Bruno y Selig, 2007; Jackson et al., 2014).

Las estimaciones actuales sugieren que hay aproximadamente 1,000 especies de corales hermatípicos (Veron et al., 2017; Muir y Pichon, 2019), los cuales cubren menos del 0.2% de la superficie oceánica del mundo (Knowlton et al., 2010). Los arrecifes de coral, se distribuyen principalmente en zonas tropicales y subtropicales ( $30^\circ\text{N}$  hasta los  $30^\circ\text{S}$ , Fig. 1) en un gradiente de profundidad de 0 a 30 m (Spalding et al., 2001; Al-Horani et al., 2003) (Veron, 1995; Cairns, 2007; Witt et al., 2012). De acuerdo con Blanchon et al. (2022) existen diferentes tipos y formas de arrecifes coralinos:

- Arrecifes intermareales
  - Arrecifes lineales
  - Arrecifes dispersos
- Arrecifes sumergidos

Los arrecifes lineales forman tramos estrechos y alargados con zonas bentónicas paralelas distintivas. Dentro de los arrecifes lineales hay cuatro tipos primarios de arrecifes: costero, barrera, faro y atolón. Los arrecifes costeros se definen como tramos lineales paralelos y cercanos a la costa de bajo relieve que se elevan  $<10 \text{ m}$  sobre el sustrato circundante, estos arrecifes son los más comunes (Kennedy y Woodroffe, 2002). Los arrecifes de barrera se encuentran en áreas poco profundas en las plataformas continentales y están ubicados paralelos a la línea costera, pero separados de la línea costera por una laguna que puede

tener áreas más profundas, estos arrecifes pueden alcanzar más de 1,000 km de longitud, como es el caso de la Gran Barrera de Coral que se encuentra a lo largo de la costa de Queensland, Australia y la Barrera Arrecifal Mesoamericana (Spalding et al., 2001; Blanchon et al., 2022). Los faros y atolones forman un sistema de arrecifes circulares (anulares) que rodea una laguna cerrada, este tipo de arrecife es típico en la región del Indo-Pacífico (por ejemplo, Maldivas, Polinesia Francesa) y se distinguen según el tamaño (no la profundidad), los faros tienen un diámetro de <5 km y los atolones de 5 km o más (Miththapala, 2008; Blanchon et al., 2022).



**Fig. 1.** Mapa de la distribución global de los arrecifes coralinos. Los arrecifes coralinos están marcados en rojo.  
Fuente: UNEP-WCMC (<http://datda.unep-wcmc.org>)

Los corales hermatípicos pertenecen a la clase Cnidaria del orden Scleractinia, son animales invertebrados, coloniales y modulares, conformados por subunidades conocidas como pólipos, que son sacos de forma tubular con un extremo abierto, donde se encuentra su boca rodeada de tentáculos (Spalding et al., 2001). Los pólipos tienen la capacidad de clonarse y construir sistemas coloniales constituidas de cientos o miles de pólipos interconectados (Spalding et al., 2001; Veron, 2017). Los corales pueden crecer en colonias con estructuras duras de diferentes formas y tamaños, dependiendo de la especie y el ambiente donde se encuentren determinan el sustrato bentónico y el ecosistema arrecifal (Wild et al., 2011; Pratchett et al., 2015). Los tipos de crecimiento coralino se clasifica principalmente en (1) ramificado o arborecente en donde al crecer se proyectan varias ramificaciones tanto verticales como laterales y (2) masivo en donde el coral crece radialmente o en todas sus direcciones tomando la forma del sustrato donde se asienta (Rodríguez-Troncoso y Tortolero-Langarica 2014). El éxito de su crecimiento, supervivencia y otros procesos fisiológicos se basa principalmente en la simbiosis mutualista que tiene con dinoflagelados

endosimbiontes fotosintéticos de la familia Symbiodiniaceae y con agregaciones microbianas (Lajeunesse et al., 2018; Van Oppen y Blackall, 2019). Esta relación simbiótica tiene un papel fundamental en la producción de  $\text{CaCO}_3$ , y en la capacidad de ambos grupos de fijar carbono inorgánico, el cual es traslocado como producto energético al animal y utilizado para procesos de alto costo energético como el crecimiento y la reproducción (Stanley, 2003; Marshall y Clode, 2004; Colombo-Pallotta et al., 2010; Dubinsky, 2011).

La calcificación es un proceso biológico en el que se deposita carbonato de calcio en forma de cristales de aragonita en los esqueletos coralinos (Barnes y Lough, 1993). Este proceso se produce en el líquido calcificante entre el calicodermis y el esqueleto, donde el proceso de transferencia de protones aumenta el pH y el estado de saturación del fluido, hasta que el  $\text{CaCO}_3$  se cristaliza en el esqueleto como aragonita (Furla et al. 2000; Allemand et al. 2004; Cohen y Holcomb 2009; Venn et al. 2011). Se considera que la calcificación coralina está controlada por dos diferentes vías, 1) a través de una matriz orgánica, donde los iones de carbonato se forman a partir de iones de bicarbonato de  $\text{CO}_2$  de la fotosíntesis del simbiote y 2) por el transporte de iones de carbonato a través de las capas del pólipo y su liberación directamente en el sitio de la calcificación (Allemand et al. 2011).

Resultado del proceso de crecimiento y la calcificación en corales, se forma un par de bandas de distinta densidad (alta y baja) en sus esqueletos, las cuales representan un año teórico de crecimiento y se revelan al ser expuestas a rayos-X (Knutson et al., 1972; Helmle et al. 2000), mediante radiografías tomadas a lajas del esqueleto coralino, (Knutson et al., 1972; Buddemeier, 1974; Chalker et al., 1985). Las bandas de distinta densidad permiten determinar la edad, así como los procesos biológicos y ambientales, llamando a este estudio “esclerocronología” y es homólogo a la “dendrología” que estudia los anillos de crecimiento en los árboles (Barnes y Lough, 1996; Lough, 2010; Helmle y Dodge, 2011). A partir del análisis esclerocronológico en corales arrecifales se pueden realizar reconstrucciones ambientales en donde los corales vivieron (Lough y Cooper, 2011), y con ello modelar su potencial respuesta ante diferentes escenarios climáticos futuros (Buddemeier et al., 2004; Hoeke et al., 2011). Con la reconstrucción y análisis de historia de vida de las especies coralinas se pueden obtener diversas características esclerocronológicas (Dodge y Brass, 1984; Dávalos-Dehullu et al., 2008; Lough y Cooper, 2011):

- **Densidad anual** ( $\text{g cm}^{-3}$ ), definido como la cantidad de carbonato de calcio en unidad de volumen.
- **Tasa de extensión anual** ( $\text{cm año}^{-1}$ ), resultado de la distancia longitudinal del crecimiento esquelético en determinada escala temporal (anual).
- **Tasa de calcificación anual** ( $\text{g cm}^2 \text{ año}^{-1}$ ), es la cantidad de carbonato de calcio depositada en unidad de área dentro un periodo anual.

- **Disepimentos**, número de estructuras calcáreas laminares de soporte esquelético formadas durante un periodo determinado.

La tasa de calcificación y la formación de bandas de distinta densidad están asociadas a las condiciones ambientales donde se desarrolla el coral, como: la disponibilidad de nutrientes (Carricart-Ganivet, 2007), turbidez del agua (Carricart-Ganivet y Merino, 2001; Enzor et al., 2018), profundidad (Enríquez et al., 2017), exposición al oleaje (Cruz-Piñón et al., 2003), ciclos lunares (Dávalos-Dehullu et al., 2008; Winter y Sammarco, 2010, DeCarlo y Cohen, 2017) y la temperatura del mar superficial (TMS) (Dodge y Thomson, 1974; Lough y Barnes, 2000; Carricart-Ganivet, 2004; Carilli et al., 2010; Carricart-Ganivet et al., 2012; Cabral-Tena et al., 2013), uno de los controles más importantes (Lough y Barnes, 2000; Carricart-Ganivet, 2004). Sin embargo, la exposición prolongada a +1 °C por encima de la temperatura promedio máxima del sitio donde se desarrolla el coral, puede rebasar la resistencia intrínseca al estrés que tienen los corales y sus simbiontes a patrones locales de variabilidad y tendencias de calentamiento inducido por factores climáticos y oceanográficos (Baker et al., 2008; Liu et al., 2014). Si los corales están bajo un estrés térmico prolongado, pueden experimentar blanqueamiento coralino (ruptura de la simbiosis entre el coral huésped y sus simbiontes) (Weis, 2008; Carilli et al., 2010; Pernice et al., 2011; Scheufen et al., 2017). No obstante, la susceptibilidad al blanqueamiento varía entre especies y ubicaciones geográficas, además de atribuirse a las diferencias en la tolerancia térmica entre clados y subclados de simbiontes y corales, y su capacidad para tolerar el estrés (McNail et al., 2004; Richier et al., 2006; Sampayo et al., 2008).

A medida que la TMS de verano aumenta y oscila alrededor de la temperatura óptima de calcificación, se produce un doble bandeo anual en las bandas de alta densidad, la presencia de este tipo de bandeo en los esqueletos coralinos es un claro indicio de estrés térmico (Worum et al., 2007). Por otra parte, la exposición a temperaturas por encima de la tolerancia térmica (entre los 29.5 y 31°C) (Howells et al., 2016; Goulet et al., 2017) puede causar efectos negativos en los procesos fisiológicos del coral como: la reproducción, calcificación y reparación (Marshall y Clode, 2004; Lough y Cooper, 2011; Carricart-Ganivet et al., 2012), así como ser más susceptibles a otros factores como enfermedades, depredación y competencia por espacio (Mydlarz et al., 2009; Estrada-Saldivar et al., 2021).

En la actualidad, la abundancia de las comunidades coralinas en el Atlántico occidental ha disminuido en aproximadamente un 80% durante los últimos 40 años debido a los efectos del cambio climático (Jackson et al. 2014; Contreras-Silva et al. 2020), brotes de enfermedades (Estrada-Saldivar et al., 2021), contaminación y sobrepesca (Zaneveld et al., 2016), turismo y urbanización (Sánchez-Quinto et al., 2020), así como la acidificación de los

océanos (Hoegh-Guldberg et al., 2007). Esto ha afectado a la mayoría de las especies importantes para el mantenimiento de los arrecifes coralinos, incluyendo a corales del género *Orbicella* que son las especies constructoras arrecifales más importantes del Atlántico tropical (Weil y Knowlton, 1994; Alvarez-Filip et al., 2013; Lange et al., 2020). A medida que se pierden especies claves como *O. faveolata* en el Atlántico tropical, ya sea a causa de presiones ambientales (globales), antropogénicas (locales) (p. ej. expansión de fronteras urbanas, agrícolas e industriales, desarrollo no planificado de las zonas costeras, actividades turísticas y de navegación, así como variaciones en el clima local) o una combinación de ambas (Zakai y Chadwick-Furman, 2002; Lipp et al., 2002; Sánchez-Quinto et al., 2020; Estrada-Saldivar et al., 2021), los arrecifes de coral pueden presentar cambios de fase a estados alternativos, de estar dominado por corales constructores de arrecife pasa al estado dominado por macroalgas u otros grupos bentónicos (Norström et al. 2009; Álvarez-Filip et al., 2013; Perry et al., 2013). Por lo que, con el estudio de las características de crecimiento de *Orbicella* se pueden estudiar los cambios en las condiciones ambientales a nivel local en diferentes escalas espaciales y temporales (Carricart-Ganivet, 2011; Manzello et al., 2015; Porto-Hannes et al., 2015; Barkley et al., 2016; Manzello et al., 2021).

Carricart-Ganivet y colaboradores (2012) evaluaron la tasa de calcificación de *O. faveolata* en el sur del Caribe mexicano, donde encontraron que la calcificación disminuye  $0.12 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  por cada aumento de  $1^\circ\text{C}$ , proyectando que para el 2100 la reducción en la tasa de calcificación será de -40%. No obstante, esta disminución en la tasa de calcificación puede variar en diferentes localidades, lo que compromete la persistencia de los arrecifes de coral y afectar los servicios ecosistémicos esenciales a nivel local y regional (Hughes et al., 2017; Woodhead et al., 2019). Por otro lado, una serie de estudios reportó que hay un efecto de la temperatura en la tasa de calcificación de *O. faveolata* que responde a gradientes latitudinales, donde la tasa de calcificación va disminuyendo al incrementar la latitud (Carricart-Ganivet, 2004; Carricart-Ganivet et al., 2012; Manzello et al., 2021). Sin embargo, actualmente existe muy poca información de la variabilidad y patrones en la tasa de calcificación de *Orbicella* en distintos gradientes espaciales incluyendo el gradiente latitudinal. Esta investigación pretende determinar los patrones de las características esclerocronológicas de *O. faveolata* con el fin de proporcionar más información de la especie y su respuesta ante cambios en la temperatura en un gradiente latitudinal a lo largo del Caribe mexicano, incluyendo el efecto de eventos de anomalías térmicas que pudieran afectar el crecimiento de esta especie a nivel local y regional.

## 2. ANTECEDENTES

Los corales han desarrollado diferentes mecanismos de aclimatización para hacer frente a los cambios de temperatura, respondiendo diferente a nivel espacial y temporal. A nivel espacial, la distribución geográfica de los corales les permite vivir en un amplio régimen de temperaturas, donde también pueden contener subpoblaciones aclimatadas localmente (Sunday et al., 2012; Jurriaans y Hoogenboom, 2019). Las temperaturas óptimas para la calcificación de los corales están restringidas dentro de sus límites térmicos, dependiendo del sitio donde se desarrollen (Hoegh-Guldberg, 1999; Kleypas et al., 1999b). No obstante, el crecimiento y la supervivencia suelen reducirse o suprimirse cuando las temperaturas máximas de verano superan los promedios mensuales durante varias semanas (Marshall y Clode, 2004). Por ejemplo, hay estudios en el Mar Rojo y en la Gran Barrera Arrecifal, donde analizan la relación de los registros históricos de temperatura con las bandas de crecimiento de los corales escleractínios, evidenciando una reducción de ~20% en las tasas de calcificación de diversas especies de coral, debido al aumento de la temperatura del agua (Cooper et al., 2008; Cantin et al., 2010).

La tasa de crecimiento de los corales escleractínios varía con la estacionalidad, latitud, taxones, morfología y el sexo (Lough y Barnes, 2000; Lough, 2008; Tortolero-Langarica et al., 2016). La mayor tasa de crecimiento y calcificación se han registrado en los meses de verano, particularmente en lugares de baja latitud (Foster et al., 2014), debido a que están directamente relacionadas con la temperatura del mar (Courtney et al., 2017). Cooper et al. (2012) sugieren que el cambio del ambiente térmico de los arrecifes de coral es el principal impulsor en las tasas de calcificación de los corales, ya que el aumento de la TMS y de las anomalías térmicas se asoció con aumentos significativos en la calcificación de algunas especies de *Porites* ubicados en las aguas frías al sur de Australia occidental. Sin embargo, también se ha reportado que las tasas de extensión y calcificación disminuyen con el aumento de la latitud en diferentes especies de corales masivos del género *Porites* (Lough y Barnes, 2000).

En la región del Caribe, Carricart-Ganivet (2004) registró que, con el aumento de la latitud, la tasa de calcificación de *Orbicella annularis* disminuye, además, registró que la tasa de calcificación y la densidad de *O. annularis* aumentaron significativamente con el aumento de la TMS en el Golfo de México y el Caribe mexicano, mientras que la tasa de extensión disminuyó. Así mismo, la tasa de calcificación en el Golfo de México y el Caribe mexicano aumentó  $0.55 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  y  $0.58 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  respectivamente por cada aumento de  $1^\circ\text{C}$ . Otro estudio realizado por Helmlé et al. (2011) en los Cayos de Florida, reportaron las características esclerocronológicas de *O. faveolata* y su relación con la TMS en un período de 60 años, muestran que la tasa de extensión aumentó, la densidad esquelética disminuyó y la

tasa de calcificación permaneció estable, sugiriendo que las tasas de crecimiento de *O. faveolata* han sido tolerantes a los cambios térmicos locales recientes.

### 3. JUSTIFICACIÓN

Los ecosistemas arrecifales tropicales del mundo cada vez se ven más afectados por el cambio climático y otros factores derivados de actividades antrópicas (contaminación de aguas poco profundas cercanas a la costa por el desarrollo industrial, urbano y turístico) (Hughes et al., 2010; Pandolfi et al., 2011; Heron et al., 2016; Hughes et al., 2018; Baumann et al., 2019), originando un efecto negativo no solo a especies asociadas a los arrecifes coralinos, sino también a numerosos servicios ecológicos y geomorfológicos esenciales para el bienestar humano (Newman et al., 2015; Quataert et al., 2015; Richardson et al., 2017). Por lo tanto, es importante comprender cómo la tasa de calcificación de algunas especies de corales escleractínios están respondiendo en diferentes regiones al cambio climático (Mace et al., 2014), y con ello poder realizar predicciones del estado de los arrecifes coralinos ante escenarios futuros (Guinotte et al., 2003). La presente investigación pretende analizar la variabilidad de las características esclerocronológicas de *O. faveolata* en un gradiente latitudinal en el Caribe mexicano y su relación con registros ambientales como la temperatura del mar.

#### 4. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

- ¿Hay cambios en las características esclerocronológicas de *O. faveolata* en un gradiente geográfico en el Caribe mexicano?
- ¿La tasa de calcificación de *O. faveolata* aumenta en los sitios con la disminución latitudinal?
- ¿La tasa de calcificación de *O. faveolata* aumenta con el aumento temporal de la temperatura?

## 5. HIPÓTESIS

En el Caribe y en otras áreas tropicales se sabe que, en algunas especies de corales constructoras de arrecifes coralinos, la tasa de calcificación tiende a disminuir conforme se alejan del ecuador, además se ha registrado que el aumento de la temperatura y el incremento de las anomalías térmicas también están relacionadas con el aumento en su tasa de calcificación. Basado en este contexto, se espera que este patrón sea similar para *O. faveolata*, de modo que tanto la temperatura como la tasa de calcificación aumenten de norte a sur. Sin embargo, dependiendo del sitio, la temperatura y la tasa de calcificación de *O. faveolata* puede variar debido a factores ambientales locales.

## 6. OBJETIVOS

### General

Determinar las variaciones en las características esclerocronológicas del coral hermatípico *Orbicella faveolata* en un gradiente latitudinal (~350 km) del Caribe mexicano, y su relación con la temperatura del mar superficial.

### Específicos

- Estimar y comparar las características esclerocronológicas de *O. faveolata* en cuatro sitios distribuidos en diferente latitud en el Caribe mexicano.
- Determinar si existen cambios de las características esclerocronológicas de *O. faveolata* de cada sitio durante 2004-2018.
- Relacionar la temperatura del mar superficial (TMS) con la tasa anual de calcificación de *O. faveolata* a nivel local y regional.
- Describir las tendencias históricas de crecimiento de *O. faveolata* de cada sitio de estudio.

## 7. ÁREA DE ESTUDIO

El clima regional del Caribe mexicano tiene dos estaciones: un período relativamente seco que se extiende de noviembre a mayo y un período húmedo de junio a octubre, caracterizado por el paso de ciclones tropicales (Parra et al., 2016). Entre noviembre y febrero se presenta un breve frente frío caracterizado por fuertes vientos del norte con lluvias ligeras (nortes), mientras que el resto del año, los vientos son predominantemente alisios del este ( $4\text{--}10\text{ ms}^{-1}$ ) (Parra et al., 2016). El acuífero de agua dulce en el Caribe mexicano se encuentra entre 5 y 20 metros de profundidad desde la superficie (Beddows et al., 2007). El agua fluye a través de la red masiva de cuevas y túneles que eventualmente conducen al mar y son impulsadas por un gradiente hidráulico entre el acuífero y el mar que varía de 5 a 100 mm por km (Beddows et al., 2007). Las descargas submarinas de agua subterránea (SGD) son comunes a lo largo de la costa, la mayoría del agua que se libera en el océano costero (>77%) es a través de filtraciones o manantiales (Null et al., 2014).

En el Caribe mexicano, los patrones de circulación de las masas de agua se mueven hacia el norte, con pequeños movimientos locales hacia el sur (Carrillo et al., 2015). Este patrón de circulación está determinado principalmente por la Corriente del Caribe, que proviene de la sección occidental del giro subtropical del Océano Atlántico Central e ingresa al Mar Caribe por las Antillas Menores, y en dirección oeste tiene un recorrido en función a la batimetría y variación climática, pero con una tendencia hacia el noroeste (Jury, 2011; Carrillo et al., 2017). Esta corriente se caracteriza por su alta salinidad (34.5 a 36.6 ups) y su temperatura cálida durante verano ( $28^{\circ}\text{C}$ ), mientras que la temperatura media en invierno es de  $25.5^{\circ}\text{C}$  (Wilkinson et al. 2009). Por encima del arrecife, sus aguas determinan las condiciones físicas medias del mismo, ya que son transportadas al arrecife a través de corrientes de marea, efectos del viento, oleaje, o por meandros y remolinos que logran penetrar a la zona costera sobre la plataforma (Candela et al., 2002; Carrillo et al., 2015).

El sistema de arrecifes coralinos del Caribe mexicano es parte de la sección norte del Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM), el cual abarca aproximadamente 1,000 km desde México hasta Honduras (Muhling et al., 2013). El desarrollo de arrecifes de origen coralino implica que los sedimentos marinos de esta región sean de tipo calcáreo (Blanchon et al., 2022). En México, el SAM se extiende a lo largo de 400 km en el Estado de Quintana Roo, desde Isla Contoy hasta Xcalak (Vallarta-Zárate, 2018). Se compone de una mezcla de arrecifes de coral, praderas de pastos marinos, lechos de algas y áreas de sustrato blando, interconectados en términos de movimiento de especies y flujos de energía (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, 2003). Los arrecifes del Caribe mexicano se caracterizan por ser de barrera, presentando una zonación definida (laguna arrecifal, cresta arrecifal, arrecife frontal), siendo los arrecifes del sur los que están mejor desarrollados, ya que poseen macizos y canales bien

formados (CONANP, 2016; Blanchon et al., 2022). Estos componentes biológicos, dependen de procesos oceanográficos a diferentes escalas espaciales y temporales (Carrillo et al., 2017).

En las costas de Quintana Roo, se estima que el SAM alberga cerca de 3,331 especies marinas, entre las cuales se encuentran varias especies de importancia económica (Ardisson et al. 2011). Desde el 2016 se decretó como área natural protegida (ANP) a la Reserva de la Biosfera del Caribe Mexicano (RBCM), la cual constituye la ANP más grande de México, ya que cuenta con un área de más de 5 millones de hectáreas (DOF, 2016). Sin embargo, durante las últimas cuatro décadas, el Caribe mexicano ha tenido un desarrollo costero rápido, con más de 10 millones de turistas por año, y una tasa de crecimiento de la población local muy alta, trayendo como consecuencia un aumento en la degradación de dicho ecosistema (Banaszak, 2021). Otro factor que ha provocado un cambio dramático en la composición y funcionamiento de los arrecifes de coral en el Caribe, es el aumento en la temperatura del mar (Muñiz-Castillo et al., 2019). La temperatura de la superficie del mar ha aumentado en toda la cuenca del Caribe  $0.04^{\circ}\text{C}$  por década desde 1871, mientras que desde 1981 la temperatura ha aumentado  $0.17^{\circ}\text{C}$  por década (Bove et al., 2022). Estos aumentos en la temperatura del mar en la cuenca del Caribe han traído como consecuencias eventos de anomalías térmicas (perturbaciones térmicas agudas durante semanas), las cuales han ocurrido con mayor intensidad en los últimos 30 años, siendo 1998, 2005, 2010-2011 y 2015-2017 los años con más estrés térmico (Muñiz-Castillo et al., 2019). Aunado a esto, la llegada atípica de los arribazones masivos de *Sargassum spp.* en los últimos años, aumenta la presión sobre el sistema arrecifal (Van Tussenbroek et al., 2017; Rodríguez-Martínez et al., 2020; Chávez et al., 2020).

## 7.1 Sitios de recolecta

Para el presente proyecto, se tomaron muestras en cuatro sitios del Caribe mexicano: Puerto Morelos ( $20^{\circ}54'25''\text{N}$ ), Punta Allen ( $19^{\circ}46'48''\text{N}$ ), Mahahual ( $18^{\circ}40'50''\text{N}$ ) e Xcalak ( $18^{\circ}16'37''\text{N}$ ) (Fig. 2).

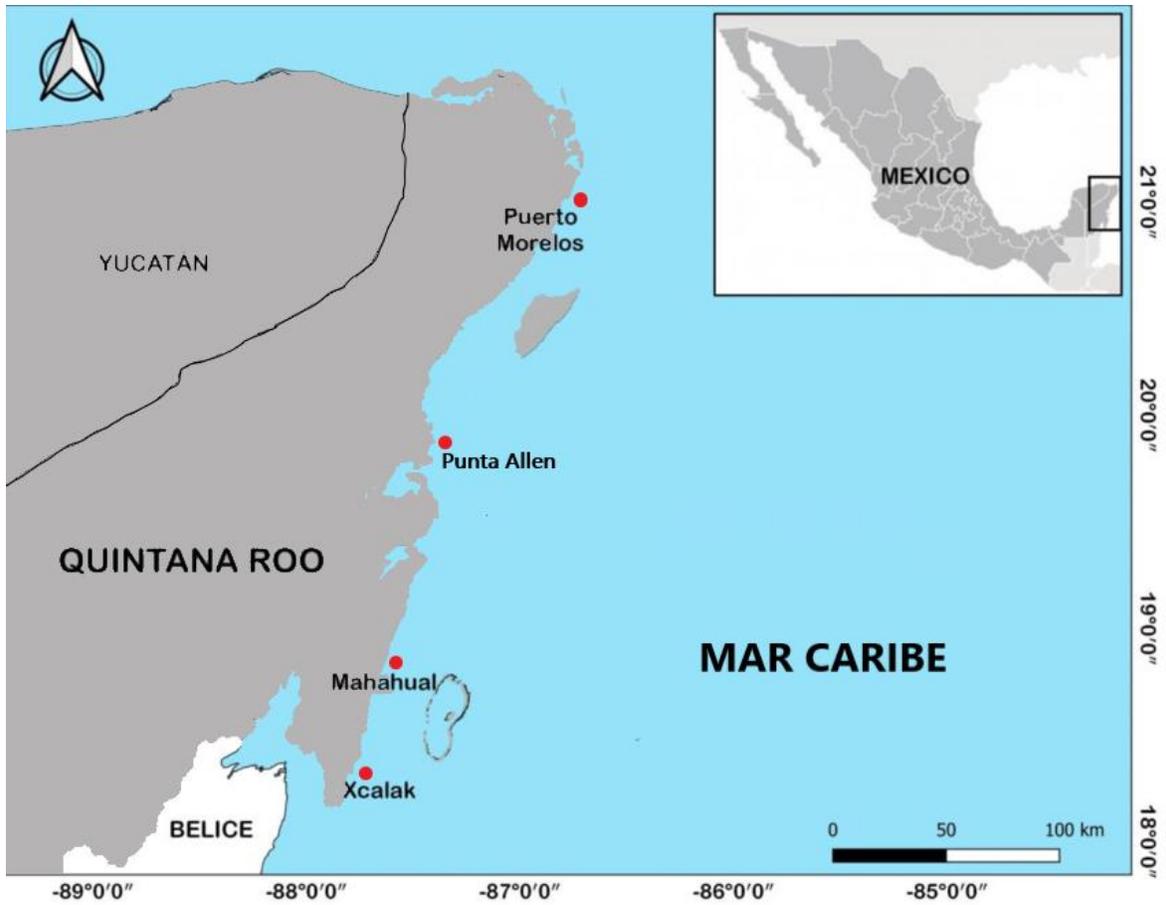


Fig. 2. Área de estudio a lo largo del gradiente latitudinal en el Caribe mexicano. Círculos rojos representan los sitios de recolección de muestras del coral *Orbicella faveolata*.

## 8. MATERIALES Y MÉTODOS

### 8.1 Muestreo

Durante 2018 a 2022 se recolectaron 14 núcleos y colonias del coral hermatípico *O. faveolata* en cuatro sitios del Caribe mexicano (Puerto Morelos: 4 núcleos, Punta Allen: 3 núcleos, Mahahual: 4 colonias y Xcalak: 3 colonias). A las colonias grandes (>30 cm de alto) se les extrajo un núcleo del eje máximo de crecimiento, mientras que las colonias pequeñas (<20 cm de largo) se recolectaron por completo. Para la recolecta de las muestras se tomandó en cuenta condiciones lumínicas similares entre 9-13 metros de profundidad (Gutiérrez-Estrada, 2017).

Con un taladro submarino y un barril con filo diamantado de 4.5 cm de diámetro y 20 cm de largo, se obtuvieron núcleos a partir del eje máximo de crecimiento de diferentes colonias en Puerto Morelos y Punta Allen, mientras que en Mahahual e Xcalak las colonias encontradas fueron más pequeñas y se recolectaron en su totalidad mediante cincel y martillo. Posterior a la extracción de los núcleos en cada colonia se colocó una bola de unicel para evitar la invasión de organismos perforadores y ayudar a la recuperación del tejido coralino (Wórum et al., 2007). Todas las muestras se trasladaron al Laboratorio de Esclerocronología de Corales Arrecifales en la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales (UASA) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL) de la UNAM, donde se cortaron en lascas de ~7 mm de grosor con una sierra de filo diamantado para cortar roca usando agua como lubricante.

Durante el muestreo se registraron datos del coeficiente de atenuación vertical de la luz ( $K_d$ ) con un espectrorradiómetro para caracterizar el ambiente lumínico de cada sitio (Tabla 1).

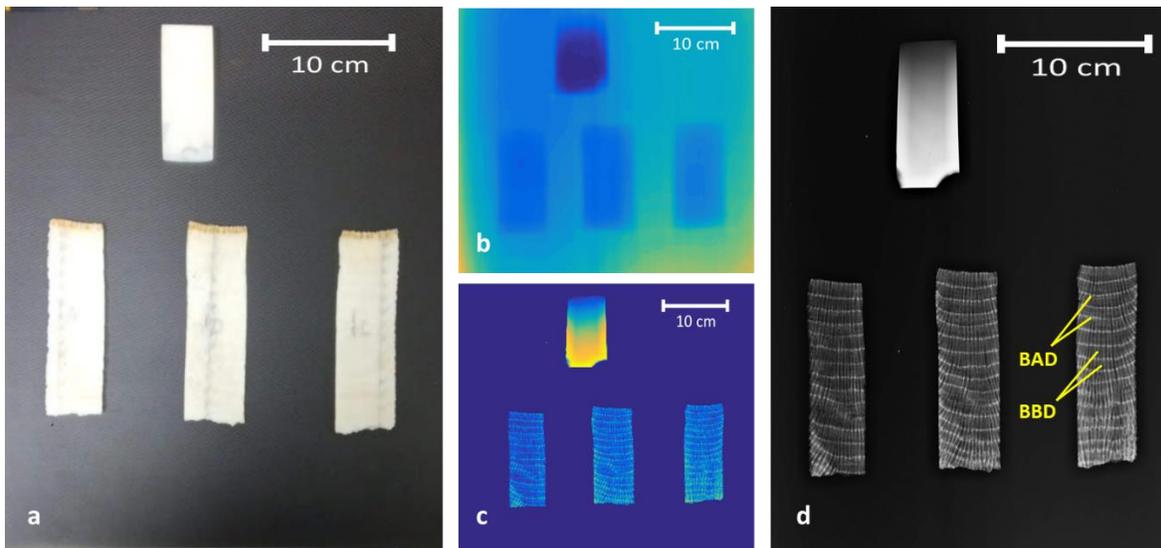
**Tabla 1.** Coeficiente de atenuación vertical de la luz ( $K_d$ ) de cada sitio de muestreo

Sitio	$K_d$
<i>Puerto Morelos (PM)</i>	0.1
<i>Punta Allen (PA)</i>	0.05
<i>Mahahual (MH)</i>	0.05
<i>Xcalak (XK)</i>	0.09

### 8.2 Densitometría óptica

A las lascas obtenidas, junto con una cuña de concha de almeja gigante *Tridacna máxima* de 10.75 cm de largo y de densidad conocida (2.82 g cm<sup>-3</sup>) usada como estándar, se radiografiaron con un equipo de rayos-X (GE Hungary Rt Medical Systems) a una distancia focal

de 1.80 metros (Carricart-Ganivet y Barnes, 2007). Las radiografías se digitalizaron a 75 dpi (Kodak Direct View Classic Cr System) y usando la técnica propuesta por Duprey et al. (2012), a las imágenes se les realizó la corrección de dos errores asociados a la heterogeneidad en la irradiancia recibida por los rayos-X. Corrigiendo el efecto tacón, que es cuando en el gradiente de atenuación, la irradiancia es mayor del ánodo y va disminuyendo conforme se acerca al cátodo, y el efecto de atenuación causado por la ley del inverso cuadrado de la distancia, donde hay mayor irradiación en el centro de la placa de rayos-X que va disminuyendo al acercarse a las periferias (Fig. 3).



**Fig. 3.** a) Lajas de *O. faveolata* y estándar de *T. maxima*. b) Imagen digitalizada de rayos-X sin corregir. c) Imagen digitalizada de rayos X corregida con la técnica de Duprey et al. (2012). d) Radiografías corregidas y en negativo de *O. faveolata*. BAD es banda de alta densidad y BBD es banda de baja densidad.

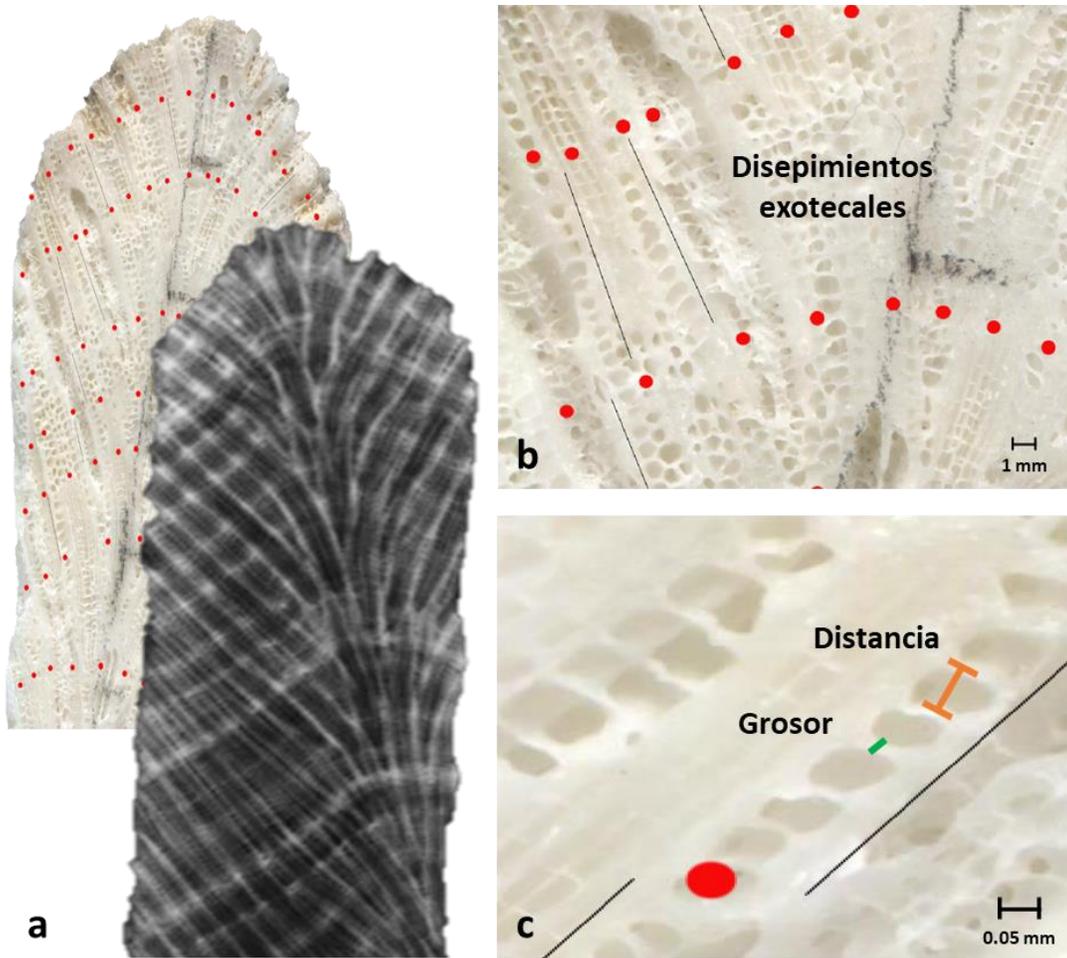
Las imágenes digitalizadas se procesaron con el software libre *ImageJ* versión 1.45 para convertirlas en escala de grises sin modificar la resolución de la imagen. Con la técnica de densitometría óptica propuesta por Carricart-Ganivet y Barnes (2007) se determinaron las características esclerocronológicas de cada núcleo/colonia de *O. faveolata*, donde se analizaron las series de bandas de distinta densidad (alta y baja) que teóricamente representan un año de crecimiento (Tabla 2). A partir de este patrón de bandeo y utilizando los picos de alta densidad se estimaron los valores de densidad esquelética ( $\text{g cm}^{-3}$ ), la tasa de extensión esquelética ( $\text{cm año}^{-1}$ ) se obtuvo midiendo la distancia entre bandas contiguas de alta densidad, la tasa de calcificación anual se calculó multiplicando la densidad esquelética por la tasa de extensión del año correspondiente (Dodge y Brass, 1984). Los valores de las tres variables esclerocronológicas fueron representadas como el promedio anual de todas las muestras obtenidas para cada sitio.

**Tabla 2.** Núcleos/colonias y bandas de distinta densidad de *O. faveolata* de cada sitio de recolecta. Entre paréntesis se indican los años que fueron analizados por cada muestra.

	<b>Núcleos/Colonias</b>	<b>Par de bandas de distinta densidad</b>	<b>Años analizados</b>
<b>Puerto Morelos</b>	4	56	14 (2004-2018)
<b>Punta Allen</b>	3	41	14 (2004-2018)
<b>Mahahual</b>	4	47	14 (2004-2018)
<b>Xcalak</b>	3	34	14 (2004-2018)
<b>Total</b>	14	178	14

### 8.3 Extensión por conteo de diseppimentos

Con el fin de corroborar la tasa de extensión esquelética ( $\text{cm año}^{-1}$ ), las lajas se escanearon y en el programa Photoshop versión 22.5.1 a las imágenes resultantes se sobrepusieron con su imagen radiográfica correspondiente para identificar el inicio y final de las bandas de distinta densidad (Fig. 4a). Una vez ubicadas las bandas de alta y baja densidad en las imágenes escaneadas, se hicieron transectos y se contó el número de diseppimentos exotecales entre cada banda de alta densidad (Fig. 4b) (Dávalos-Dehullu et al., 2008). También con el programa *ImageJ* se midió la distancia de la mitad de un diseppimento a la mitad del diseppimento adyacente, así como el grosor de cada diseppimento (Fig. 4c).



**Fig. 4.** a) Laja escaneada de *Orbicella faveolata* con su imagen radiográfica correspondiente, los puntos rojos indican las bandas de alta densidad. b) Disepimientos exotecales de *O. faveolata*. c) Acercamiento de los disepimientos exotecales de *O. faveolata*, línea anaranjada indica la distancia entre un disepimientos, línea verde indica el grosor de un disepimiento.

#### 8.4 Temperatura del mar superficial (TMS)

Los registros de la TMS promedio anuales para cada sitio se obtuvieron a partir de datos mensuales de imágenes satelitales en gradillas de 4 km<sup>2</sup> de resolución del satélite AquaModis®, procesadas a nivel 3 (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov>), y analizadas en el programa Wam\_Statitist® version 6.33 ([www. Wimsoft.com](http://www.Wimsoft.com)). A partir del set de datos obtenidos de la TMS, se consideraron las TMS medias, TMS mínimas y TMS máximas de 2004-2021 y se correlacionaron con los promedios anuales de la tasa de calcificación de *O. faveolata*.

## 8.5 Análisis estadístico

Se obtuvieron las tres características esclerocronológicas del coral *O. faveolata*, considerando la densidad esquelética de la densitometría óptica, la tasa de extensión anual del conteo de los diseppimentos exotecales, y la tasa de calcificación anual como el producto de la densidad y la extensión. Se homogenizaron todos los datos (años) de las muestras obtenidas de los cuatro sitios de 2004 a 2018 y se calcularon los promedios anuales de las características esclerocronológicas. Para evaluar la relación de las tres características esclerocronológicas, se hicieron pruebas de normalidad (Shapiro Wilks) y homocedasticidad (prueba de Bartlett), posteriormente se hicieron pruebas de correlaciones por rangos de Spearman entre las tres características esclerocronológicas por cada sitio. Las diferencias significativas de cada variable esclerocronológica entre los sitios y el tiempo estudiado, fue evaluado utilizando un Análisis Multivariado de Varianzas basado en permutaciones (PERMANOVA) con factores fijos y su respectiva interacción. Para analizar las tendencias temporales en la temperatura, se hicieron pruebas de normalidad (Shapiro Wilks) y homocedasticidad (prueba de Bartlett), posterior a esto se hicieron pruebas de correlaciones por rangos de Spearman entre las TMS (media, mínima máxima) y el periodo de estudio, así como correlaciones por rangos de Spearman entre las TMS (media, mínima y máxima) y la tasa de calcificación anual de *O. faveolata* de cada sitio. Adicionalmente, para determinar la tendencia histórica (2004-2021) de la tasa de calcificación y de la TMS media a nivel regional, se promediaron los valores de la tasa de calcificación y de la TMS media por año agrupando todos los sitios y se hizo una regresión lineal simple de ambas variables respecto al tiempo. Además, para saber cómo es la respuesta de las tasas de calcificación de cada sitio con respecto a las anomalías de la TMS media regional, se integraron los valores de toda la serie durante 2004-2021 y para obtener la anomalía térmica, a la TMS media de cada año se le restó el promedio total de todos los años, lo mismo se hizo para obtener las anomalías de las tasas de calcificación de *O. faveolata* de cada sitio. De forma complementaria se construyó un índice maestro (máster índice) de las tres características esclerocronológicas por sitio durante 2004-2021 para identificar los patrones temporales de las características esclerocronológicas de *O. faveolata* por sitio. Todos los análisis estadísticos se hicieron con el programa Rstudio (<http://www.rstudio.com/>) y se consideró un intervalo de confianza del 95% ( $\alpha=0.05$ ).

## 9. RESULTADOS

### 9.1 Características esclerocronológicas de *Orbicella faveolata* por sitio

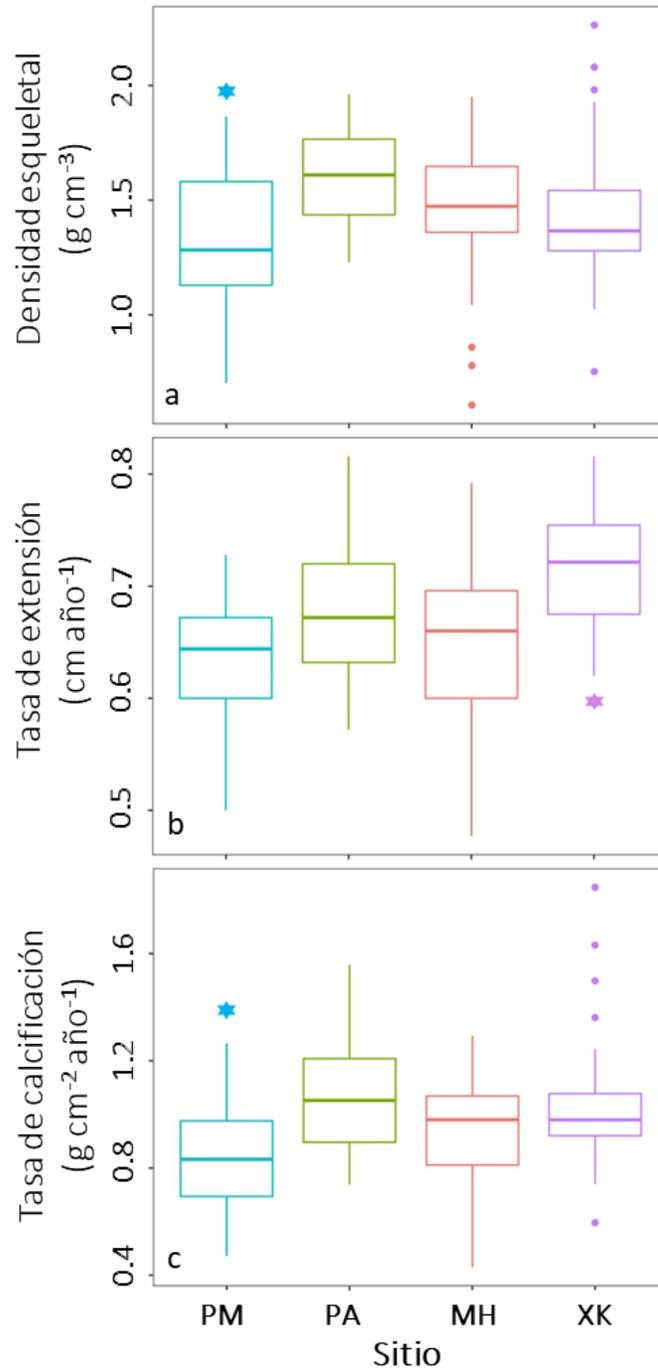
El Análisis de Varianza Multivariante de Permutación (PERMANOVA) muestra diferencias significativas entre sitios en las tres variables esclerocronológicas, pero no muestra diferencias significativas entre el tiempo de estudio (Tablas 3 y 4). La densidad esquelética ( $\text{g cm}^{-3}$ ) mostró una diferencia significativa entre los sitios ( $F=4.4754$ ,  $P=0.0052$ ) (Tabla 3), donde Puerto Morelos es diferente con Punta Allen ( $P=0.0002$ ) y Punta Allen es diferente respecto con Mahahual y Xcalak ( $P=0.0312$  y  $P=0.0267$  respectivamente) (Tabla 4; Fig. 5a). La densidad esquelética fue mayor en Punta Allen ( $1.58 \pm 0.09 \text{ g cm}^{-3}$ ), seguido de Mahahual ( $1.45 \pm 0.14 \text{ g cm}^{-3}$ ), Xcalak ( $1.43 \pm 0.20 \text{ g cm}^{-3}$ ) y Puerto Morelos ( $1.35 \pm 0.05 \text{ g cm}^{-3}$ ) (Tabla 5). La tasa de extensión esquelética ( $\text{cm año}^{-1}$ ) mostró una diferencia significativa entre los sitios ( $F=14.113$ ,  $P=0.0001$ ) (Tabla 3), donde Xcalak es diferente con el resto de los sitios (Puerto Morelos:  $P=0.0001$ , Punta Allen:  $P=0.0211$  y Mahahual:  $P=0.0001$ ) y Punta Allen también es diferente con el resto de los sitios (Puerto Morelos:  $P=0.0005$ , Mahahual:  $P=0.024$ ) (Tabla 4; Fig. 5b). La tasa de extensión fue mayor en Xcalak ( $0.72 \pm 0.03 \text{ cm año}^{-1}$ ), después Punta Allen ( $0.68 \pm 0.03 \text{ cm año}^{-1}$ ), Mahahual ( $0.64 \pm 0.04 \text{ cm año}^{-1}$ ) y Puerto Morelos ( $0.63 \pm 0.02 \text{ cm año}^{-1}$ ) (Tabla 5). La tasa de calcificación ( $\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) mostró una diferencia significativa entre los sitios ( $F=8.7135$ ,  $P=0.0001$ ) (Tabla 3), donde Puerto Morelos es diferente con Punta Allen e Xcalak ( $P=0.0001$  y  $P=0.0021$ , respectivamente) y Punta Allen es diferente con Mahahual ( $P=0.0022$ ) (Tabla 4; Fig. 5c). La tasa de calcificación fue mayor en Punta Allen ( $1.06 \pm 0.09 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), seguido de Xcalak ( $1.02 \pm 0.13 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), Mahahual ( $0.93 \pm 0.08 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y Puerto Morelos ( $0.85 \pm 0.05 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) (Tabla 5).

**Tabla 3.** Comparación de variables esclerocronológicas de *O. faveolata* sobre los sitios de estudio y el tiempo analizado (2004-2018).

Características esclerocronológicas		df	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)	Permutaciones únicas
Densidad esquelética ( $\text{g cm}^{-3}$ )	Año	14	1.3513	9.65E-02	1.0593	0.3905	9921
	Sitio	3	1.2234	0.40779	4.4754	<b>0.0052</b>	9978
	Año X Sitio	42	1.7798	4.24E-02	0.46506	0.998	9906
	Residuales	118	10.752	9.11E-02			
	Total	177	15.221				
Tasa de extensión ( $\text{cm año}^{-1}$ )	Año	14	6.79E-02	4.85E-03	1.2116	0.2738	9924
	Sitio	3	0.16941	5.65E-02	14.113	<b>0.0001</b>	9948
	Año X Sitio	42	0.10679	2.54E-03	0.6354	0.9512	9897
	Residuales	118	0.47216	4.00E-03			
	Total	177	0.83022				
Tasa de calcificación ( $\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ )	Año	14	0.8989	6.42E-02	1.4308	0.1545	9939
	Sitio	3	1.173	0.3910	8.7135	<b>0.0001</b>	9949
	Año X Sitio	42	1.1658	2.78E-02	0.6185	0.9578	9890
	Residuales	118	5.2952	4.49E-02			
	Total	177	8.6717				

**Tabla 4.** Resultado de pruebas a post-hoc utilizando comparaciones pareadas de las características esclerocronológicas entre los sitios de estudio. Puerto Morelos (PM), Punta Allen (PA), Mahahual (MH), Xcalak (XK).

<b>Características esclerocronológicas</b>	<b>Comparación</b>	<b>t</b>	<b>P-perm</b>
Densidad esquelética (g cm <sup>-3</sup> )	<b>PM-PA</b>	<b>3.9078</b>	<b>0.0002</b>
	PM-MH	1.6061	0.1112
	PM-XK	1.0225	0.3077
	<b>PA-MH</b>	<b>2.2126</b>	<b>0.0312</b>
	<b>PA-XK</b>	<b>2.3123</b>	<b>0.0267</b>
	MH-XK	0.3502	0.7302
Tasa de extensión (cm año <sup>-1</sup> )	<b>PM-PA</b>	<b>3.9416</b>	<b>0.0005</b>
	PM-MH	0.8159	0.4123
	<b>PM-XK</b>	<b>7.5011</b>	<b>0.0001</b>
	<b>PA-MH</b>	<b>2.1813</b>	<b>0.024</b>
	<b>PA-XK</b>	<b>2.3837</b>	<b>0.0211</b>
	<b>MH-XK</b>	<b>4.3903</b>	<b>0.0001</b>
Tasa de calcificación (g cm <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )	<b>PM-PA</b>	<b>4.9299</b>	<b>0.0001</b>
	PM-MH	1.9262	0.0641
	<b>PM-XK</b>	<b>3.2771</b>	<b>0.0021</b>
	<b>PA-MH</b>	<b>3.1134</b>	<b>0.0022</b>
	PA-XK	0.7205	0.4723
	MH-XK	1.7303	0.0893



**Fig. 5.** Cajas y bigotes de las características esclero cronológicas de *Orbicella faveolata* de los 4 sitios de estudio. (a) densidad esquelética ( $\text{g cm}^{-3}$ ), (b) tasa de extensión esquelética ( $\text{cm año}^{-1}$ ) y (c) tasa de calcificación ( $\text{g cm}^{-2} \text{año}^{-1}$ ). El asterisco muestra el sitio que tiene una diferencia significativa al resto de los sitios. Mahahual (MH), Punta Allen (PA), Puerto Morelos (PM) e Xcalak (XK).

**Tabla 5.** Densidad esquelética ( $\text{g cm}^{-3}$ ), tasa de extensión ( $\text{cm año}^{-1}$ ) y tasa de calcificación ( $\text{g cm}^{-2} \text{año}^{-1}$ ) de 14 núcleos/colonias de *O. faveolata* de Puerto Morelos, Punta Allen, Mahahual y Xcalak con sus desviaciones estándar ( $\pm$ ) durante 2004-2018. Los valores más altos y bajos están marcados en negritas.

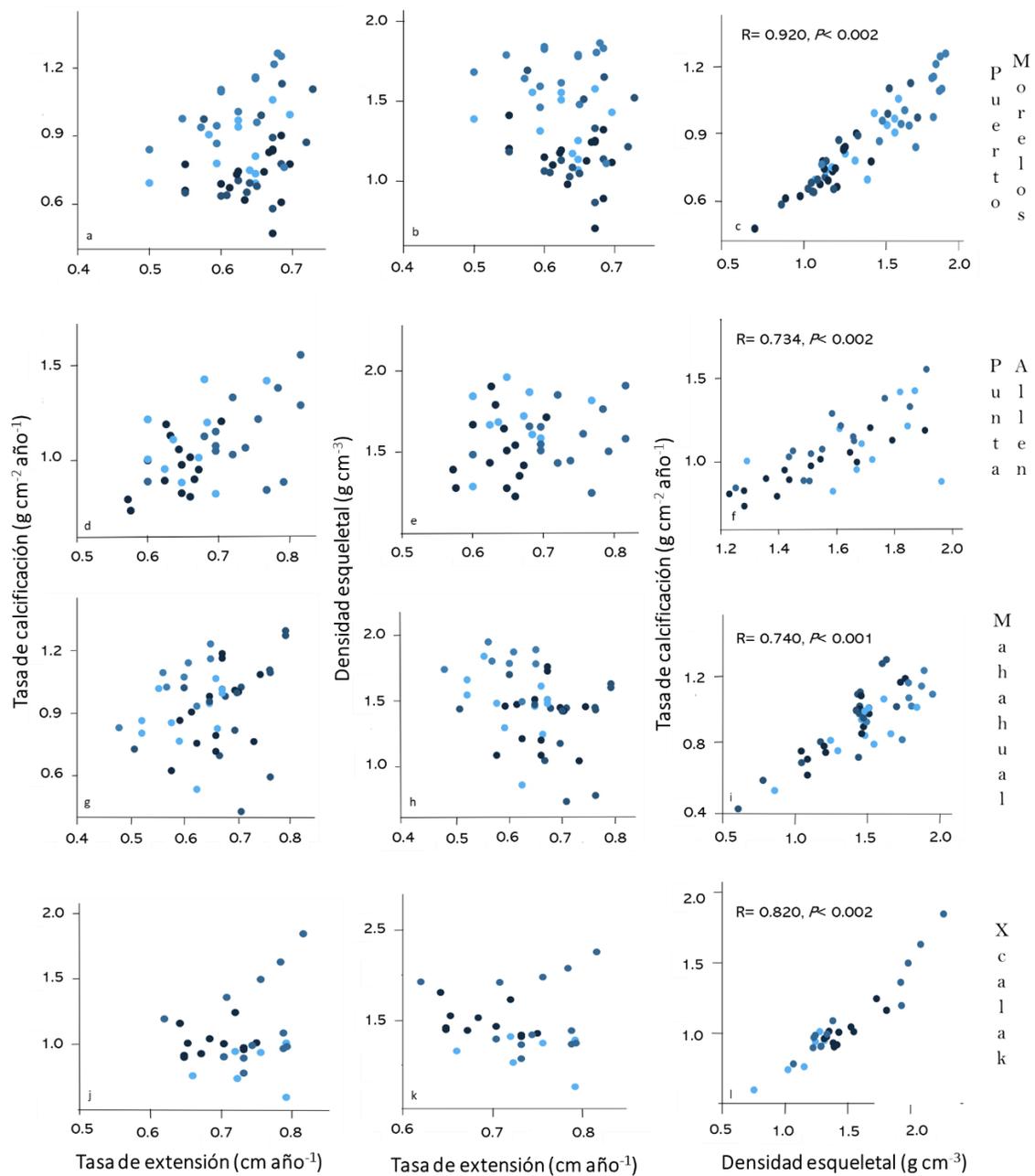
	Puerto Morelos			Punta Allen			Mahahual			Xcalak		
	Densidad Esquelética	Tasa de Extensión	Tasa de Calcificación	Densidad Esquelética	Tasa de Extensión	Tasa de Calcificación	Densidad Esquelética	Tasa de Extensión	Tasa de Calcificación	Densidad Esquelética	Tasa de Extensión	Tasa de Calcificación
<b>2004</b>	<b>1.15 ± 0.48</b>	<b>0.68 ± 0.01</b>	0.79 ± 0.33	1.37 ± 0.20	0.73 ± 0.09	<b>0.85 ± 0.05</b>	1.39 ± 0.44	0.59 ± 0.02	0.82 ± 0.28	1.33 ± 0.14	0.72 ± 0.02	0.95 ± 0.08
<b>2005</b>	1.23 ± 0.30	0.65 ± 0.05	0.79 ± 0.16	<b>1.27 ± 0.02</b>	0.67 ± 0.14	0.79 ± 0.08	1.28 ± 0.27	0.65 ± 0.01	0.84 ± 0.28	1.25 ± 0.26	0.72 ± 0.02	0.83 ± 0.16
<b>2006</b>	1.44 ± 0.43	0.68 ± 0.05	<b>0.99 ± 0.33</b>	1.38 ± 0.18	<b>0.73 ± 0.05</b>	0.95 ± 0.14	1.31 ± 0.16	0.68 ± 0.03	0.89 ± 0.14	1.33 ± 0.01	0.74 ± 0.01	0.98 ± 0.01
<b>2007</b>	<b>1.49 ± 0.30</b>	0.58 ± 0.02	0.87 ± 0.16	1.60 ± 0.43	<b>0.61 ± 0.02</b>	1.10 ± 0.13	1.45 ± 0.02	<b>0.55 ± 0.06</b>	0.80 ± 0.10	1.31 ± 0.03	0.72 ± 0.02	0.94 ± 0.06
<b>2008</b>	1.37 ± 0.22	0.62 ± 0.02	0.85 ± 0.14	1.77 ± 0.13	0.71 ± 0.10	1.24 ± 0.30	1.48 ± 0.27	0.64 ± 0.07	0.94 ± 0.09	1.34 ± 0.07	<b>0.68 ± 0.04</b>	0.90 ± 0.01
<b>2009</b>	1.33 ± 0.23	0.64 ± 0.05	0.85 ± 0.15	1.53 ± 0.14	0.68 ± 0.04	0.99 ± 0.11	1.47 ± 0.35	0.68 ± 0.04	1.00 ± 0.22	1.48 ± 0.35	0.76 ± 0.05	1.11 ± 0.18
<b>2010</b>	1.39 ± 0.27	<b>0.57 ± 0.07</b>	<b>0.79 ± 0.11</b>	1.59 ± 0.22	0.68 ± 0.10	1.10 ± 0.31	<b>1.12 ± 0.51</b>	0.65 ± 0.04	<b>0.72 ± 0.32</b>	1.38 ± 0.01	0.73 ± 0.08	1.01 ± 0.11
<b>2011</b>	1.46 ± 0.28	0.68 ± 0.07	0.98 ± 0.16	1.67 ± 0.27	0.69 ± 0.07	1.00 ± 0.19	1.28 ± 0.46	0.66 ± 0.10	0.81 ± 0.18	1.31 ± 0.11	0.73 ± 0.08	0.95 ± 0.03
<b>2012</b>	1.35 ± 0.26	0.64 ± 0.03	0.86 ± 0.15	1.53 ± 0.16	0.71 ± 0.02	0.96 ± 0.17	1.52 ± 0.15	0.65 ± 0.12	0.97 ± 0.11	<b>1.22 ± 0.28</b>	0.69 ± 0.05	<b>0.83 ± 0.12</b>
<b>2013</b>	1.30 ± 0.39	0.62 ± 0.02	0.81 ± 0.28	1.55 ± 0.25	0.71 ± 0.07	1.14 ± 0.28	1.54 ± 0.26	<b>0.71 ± 0.07</b>	<b>1.09 ± 0.24</b>	1.62 ± 0.44	0.68 ± 0.08	1.08 ± 0.17
<b>2014</b>	1.35 ± 0.35	0.65 ± 0.03	0.89 ± 0.27	1.66 ± 0.19	0.68 ± 0.09	1.23 ± 0.23	1.60 ± 0.14	0.67 ± 0.01	1.07 ± 0.09	1.52 ± 0.35	<b>0.75 ± 0.04</b>	1.13 ± 0.20
<b>2015</b>	1.30 ± 0.33	0.63 ± 0.02	0.82 ± 0.23	<b>1.79 ± 0.12</b>	0.63 ± 0.04	<b>1.27 ± 0.19</b>	1.61 ± 0.23	0.66 ± 0.08	1.05 ± 0.06	1.43 ± 0.62	0.73 ± 0.07	1.03 ± 0.45
<b>2016</b>	1.34 ± 0.34	0.65 ± 0.04	0.84 ± 0.18	1.73 ± 0.10	0.63 ± 0.05	1.12 ± 0.11	1.57 ± 0.25	0.66 ± 0.11	1.04 ± 0.26	1.71 ± 0.43	0.73 ± 0.08	1.24 ± 0.35
<b>2017</b>	1.31 ± 0.36	0.64 ± 0.04	0.83 ± 0.19	1.61 ± 0.21	0.67 ± 0.07	1.10 ± 0.10	<b>1.64 ± 0.20</b>	0.60 ± 0.08	0.99 ± 0.17	<b>1.74 ± 0.56</b>	0.71 ± 0.10	<b>1.26 ± 0.55</b>
<b>2018</b>	1.45 ± 0.29	0.58 ± 0.07	0.83 ± 0.17	1.65 ± 0.19	0.67 ± 0.04	1.06 ± 0.06	1.53 ± 0.12	0.61 ± 0.09	0.93 ± 0.08	1.42 ± 0.15	0.70 ± 0.03	1.00 ± 0.07
<b>Promedio</b>	1.35 ± 0.05	0.63 ± 0.02	0.85 ± 0.05	1.58 ± 0.09	0.68 ± 0.03	1.06 ± 0.09	1.45 ± 0.14	0.64 ± 0.04	0.93 ± 0.08	1.43 ± 0.20	0.72 ± 0.03	1.02 ± 0.16

Por otro lado, se consideraron las TMS medias, mínimas y máximas de cada sitio durante 2004-2018. En la TMS media, Xcalak tuvo el valor más alto ( $28.44 \pm 0.06$  °C), seguido de Punta Allen ( $28.33 \pm 0.04$ °C), Mahahual ( $28.26 \pm 0.02$ °C) y Puerto Morelos ( $28.14 \pm 0.14$ °C). En la TMS mínima, Mahahual tuvo el valor más alto ( $28.13 \pm 0.02$ °C), seguido de Puerto Morelos ( $27.97 \pm 0.14$ °C), Punta Allen ( $27.96 \pm 0.04$ °C) y Xcalak ( $27.84 \pm 0.06$ °C). En la TMS máxima, Xcalak tuvo el valor más alto ( $28.99 \pm 0.06$ °C), seguido de Punta Allen ( $28.77 \pm 0.04$ °C), Mahahual ( $28.42 \pm 0.02$ °C) y Puerto Morelos ( $28.34 \pm 0.14$ °C) (Tabla 6). Estadísticamente no hubo diferencias significativas entre las TMS medias, mínimas y máximas con los sitios de estudio.

**Tabla 6.** Temperaturas (media, mínima y máxima) anuales en °C de Puerto Morelos, Punta Allen, Mahahual y Xcalak con sus desviaciones estándar ( $\pm$ ) durante 2004-2018. Los valores más altos y bajos están marcados en negritas.

	Puerto Morelos			Punta Allen			Mahahual			Xcalak		
	Media	Mínima	Máxima									
<b>2004</b>	28.10 $\pm$ 0.21	27.95 $\pm$ 0.21	28.26 $\pm$ 0.21	28.36 $\pm$ 0.33	27.96 $\pm$ 0.33	28.77 $\pm$ 0.33	28.09 $\pm$ 0.13	28.00 $\pm$ 0.13	28.22 $\pm$ 0.13	28.32 $\pm$ 0.53	27.70 $\pm$ 0.53	28.99 $\pm$ 0.53
<b>2005</b>	28.01 $\pm$ 0.16	28.14 $\pm$ 0.16	28.14 $\pm$ 0.16	28.15 $\pm$ 0.33	27.78 $\pm$ 0.33	28.51 $\pm$ 0.33	28.31 $\pm$ 0.12	28.14 $\pm$ 0.12	28.49 $\pm$ 0.12	28.43 $\pm$ 0.46	27.69 $\pm$ 0.46	29.20 $\pm$ 0.46
<b>2006</b>	28.07 $\pm$ 0.14	27.88 $\pm$ 0.14	28.27 $\pm$ 0.14	28.38 $\pm$ 0.28	27.87 $\pm$ 0.28	28.68 $\pm$ 0.28	28.22 $\pm$ 0.09	28.08 $\pm$ 0.09	28.37 $\pm$ 0.09	28.44 $\pm$ 0.62	27.85 $\pm$ 0.62	29.13 $\pm$ 0.62
<b>2007</b>	28.12 $\pm$ 0.18	27.89 $\pm$ 0.18	28.30 $\pm$ 0.18	28.38 $\pm$ 0.30	<b>28.07 <math>\pm</math> 0.30</b>	28.72 $\pm$ 0.30	28.23 $\pm$ 0.11	28.07 $\pm$ 0.11	28.40 $\pm$ 0.11	28.59 $\pm$ 0.53	28.06 $\pm$ 0.53	29.25 $\pm$ 0.53
<b>2008</b>	27.94 $\pm$ 0.22	27.77 $\pm$ 0.22	28.17 $\pm$ 0.22	28.17 $\pm$ 0.27	27.84 $\pm$ 0.27	28.54 $\pm$ 0.27	28.27 $\pm$ 0.11	28.13 $\pm$ 0.11	28.38 $\pm$ 0.11	28.35 $\pm$ 0.52	27.83 $\pm$ 0.52	<b>28.94 <math>\pm</math> 0.52</b>
<b>2009</b>	27.94 $\pm$ 0.15	<b>27.74 <math>\pm</math> 0.15</b>	28.19 $\pm$ 0.15	28.08 $\pm$ 0.33	27.76 $\pm$ 0.33	<b>28.45 <math>\pm</math> 0.33</b>	28.13 $\pm$ 0.10	<b>27.93 <math>\pm</math> 0.10</b>	28.30 $\pm$ 0.10	28.22 $\pm$ 0.44	<b>27.54 <math>\pm</math> 0.44</b>	29.05 $\pm$ 0.44
<b>2010</b>	28.03 $\pm$ 0.17	27.78 $\pm$ 0.17	28.30 $\pm$ 0.17	28.32 $\pm$ 0.28	27.86 $\pm$ 0.28	28.74 $\pm$ 0.28	<b>28.06 <math>\pm</math> 0.11</b>	27.99 $\pm$ 0.11	<b>28.14 <math>\pm</math> 0.11</b>	28.43 $\pm$ 0.49	27.93 $\pm$ 0.49	28.98 $\pm$ 0.49
<b>2011</b>	<b>27.93 <math>\pm</math> 0.15</b>	27.75 $\pm$ 0.15	<b>28.12 <math>\pm</math> 0.15</b>	28.26 $\pm$ 0.27	27.91 $\pm$ 0.27	28.69 $\pm$ 0.27	28.39 $\pm$ 0.09	28.22 $\pm$ 0.09	28.67 $\pm$ 0.09	<b>28.25 <math>\pm</math> 0.47</b>	27.61 $\pm$ 0.47	29.00 $\pm$ 0.47
<b>2012</b>	27.95 $\pm$ 0.20	27.75 $\pm$ 0.20	28.17 $\pm$ 0.20	<b>28.09 <math>\pm</math> 0.26</b>	27.68 $\pm$ 0.26	28.46 $\pm$ 0.26	28.17 $\pm$ 0.12	28.06 $\pm$ 0.12	28.30 $\pm$ 0.12	28.29 $\pm$ 0.53	27.76 $\pm$ 0.53	28.98 $\pm$ 0.53
<b>2013</b>	28.20 $\pm$ 0.20	28.05 $\pm$ 0.20	28.40 $\pm$ 0.20	28.26 $\pm$ 0.30	27.88 $\pm$ 0.30	28.72 $\pm$ 0.30	28.14 $\pm$ 0.09	28.00 $\pm$ 0.09	28.30 $\pm$ 0.09	28.36 $\pm$ 0.39	27.89 $\pm$ 0.39	29.24 $\pm$ 0.39
<b>2014</b>	28.22 $\pm$ 0.16	27.94 $\pm$ 0.16	28.48 $\pm$ 0.16	28.36 $\pm$ 0.23	27.99 $\pm$ 0.23	28.97 $\pm$ 0.23	28.18 $\pm$ 0.16	28.07 $\pm$ 0.16	28.30 $\pm$ 0.16	28.30 $\pm$ 0.56	27.71 $\pm$ 0.56	28.91 $\pm$ 0.56
<b>2015</b>	28.22 $\pm$ 0.16	27.95 $\pm$ 0.16	28.43 $\pm$ 0.16	28.50 $\pm$ 0.25	28.12 $\pm$ 0.25	28.96 $\pm$ 0.25	28.26 $\pm$ 0.06	28.13 $\pm$ 0.06	28.42 $\pm$ 0.06	28.57 $\pm$ 0.45	27.96 $\pm$ 0.45	29.26 $\pm$ 0.45
<b>2016</b>	<b>28.57 <math>\pm</math> 0.16</b>	28.38 $\pm$ 0.16	<b>28.73 <math>\pm</math> 0.16</b>	<b>28.81 <math>\pm</math> 0.22</b>	<b>28.39 <math>\pm</math> 0.22</b>	<b>29.22 <math>\pm</math> 0.22</b>	28.36 $\pm$ 0.14	28.24 $\pm$ 0.14	28.51 $\pm$ 0.14	<b>28.82 <math>\pm</math> 0.47</b>	<b>28.14 <math>\pm</math> 0.47</b>	<b>29.51 <math>\pm</math> 0.47</b>
<b>2017</b>	28.43 $\pm$ 0.15	<b>28.61 <math>\pm</math> 0.15</b>	28.61 $\pm$ 0.15	28.57 $\pm$ 0.27	28.19 $\pm$ 0.27	29.03 $\pm$ 0.27	28.64 $\pm$ 0.10	<b>28.53 <math>\pm</math> 0.10</b>	<b>28.81 <math>\pm</math> 0.10</b>	28.78 $\pm$ 0.48	28.10 $\pm$ 0.48	29.62 $\pm$ 0.48
<b>2018</b>	28.26 $\pm$ 0.13	28.03 $\pm$ 0.13	28.58 $\pm$ 0.13	28.44 $\pm$ 0.23	28.06 $\pm$ 0.23	29.02 $\pm$ 0.23	<b>28.51 <math>\pm</math> 0.13</b>	28.39 $\pm$ 0.13	28.68 $\pm$ 0.13	28.43 $\pm$ 0.60	27.87 $\pm$ 0.60	29.17 $\pm$ 0.60
<b>Promedio</b>	28.14 $\pm$ 0.14	27.97 $\pm$ 0.14	28.34 $\pm$ 0.14	28.33 $\pm$ 0.04	27.96 $\pm$ 0.04	28.77 $\pm$ 0.04	28.26 $\pm$ 0.02	28.13 $\pm$ 0.02	28.42 $\pm$ 0.02	28.44 $\pm$ 0.06	27.84 $\pm$ 0.06	28.99 $\pm$ 0.06

De las tres variables esclerocronológicas, en todos los sitios la tasa de calcificación se correlacionó de forma positiva con la densidad esquelética: PM ( $R=0.920$ ,  $P<0.002$ ); PA ( $R=0.734$ ,  $P<0.002$ ); MH ( $R=0.740$ ,  $P<0.001$ ) y XK ( $r^2=0.820$ ,  $P<0.002$ ) (Fig. 6). Mientras que la tasa de extensión esquelética no se correlacionó de forma significativa con la densidad esquelética ni con la tasa de calcificación en ningún sitio (Fig. 6).

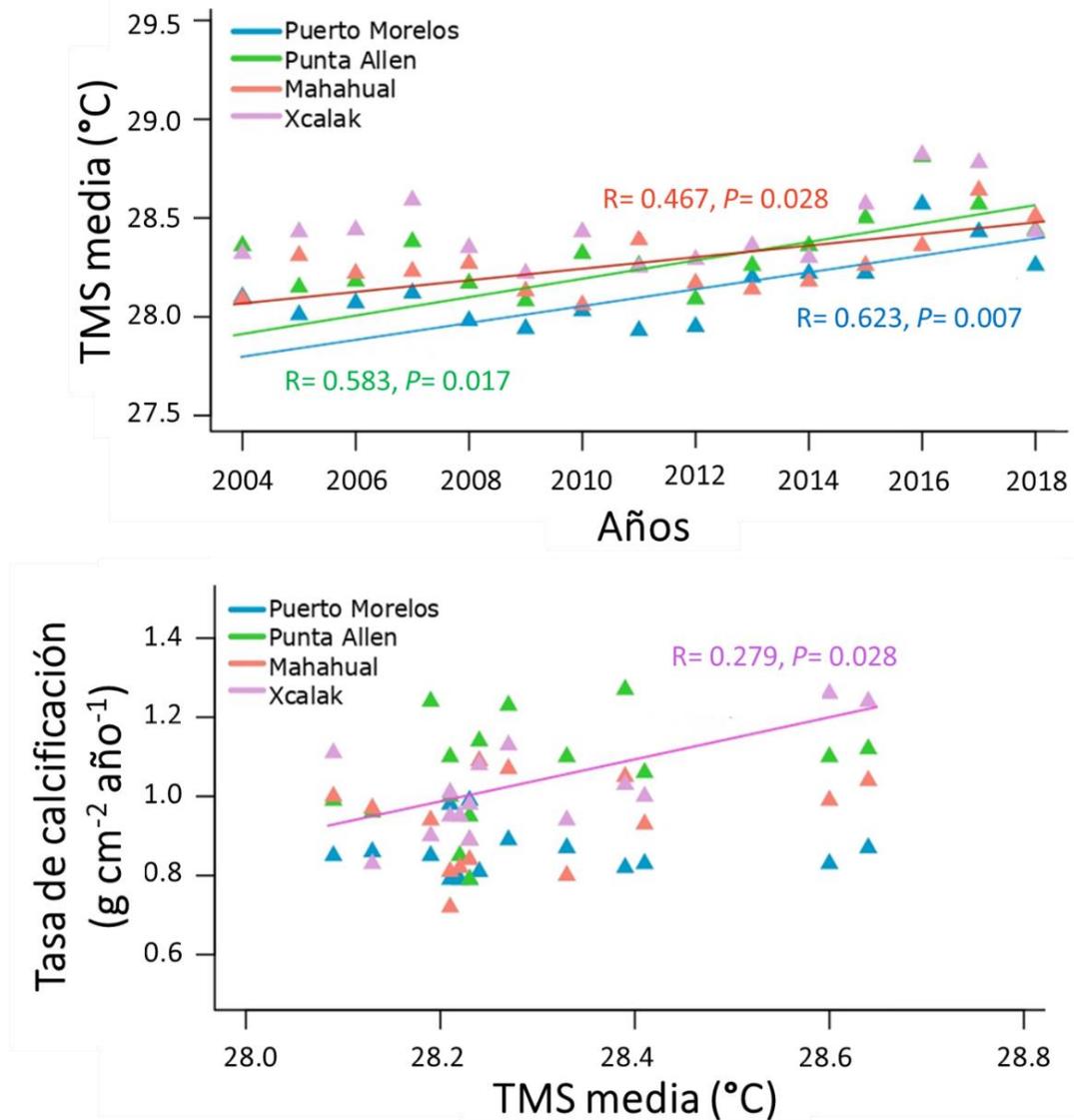


**Fig. 6.** Correlación entre las tres características esclero cronológicas de cada sitio. Puerto Morelos (a-c), Punta Allen (d-f), Mahahual (g-i) e Xcalak (j-l).

## 9.2 Temperatura del Mar Superficial (TMS) y tasa de calcificación de *Orbicella faveolata* a nivel local

La correlación por rangos entre la TMS media de cada sitio y el tiempo estudiado mostró una correlación significativa positiva en Puerto Morelos ( $R=0.623$ ,  $P=0.007$ ), Punta Allen ( $R=0.583$ ,  $P=0.017$ ) y Mahahual ( $R=0.467$ ,  $P=0.028$ ). Sin embargo, solo Xcalak mostró una

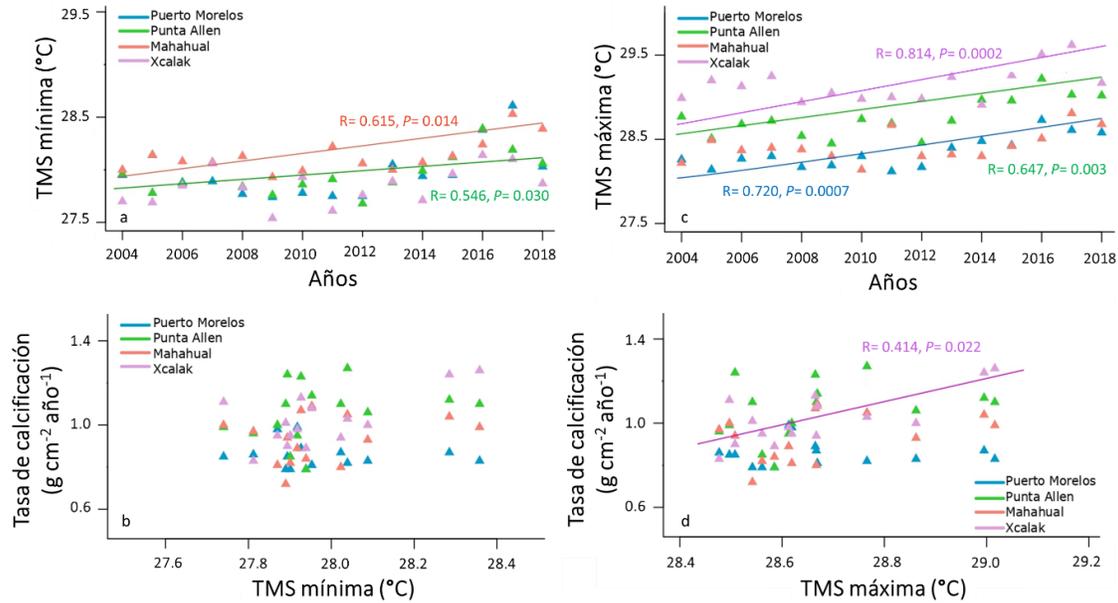
correlación positiva entre la TMS media y la tasa de calcificación de *O. faveolata* ( $R=0.279$ ,  $P=0.028$ ) (Fig. 7).



**Fig. 7.** (a) Correlación entre el promedio anual de la TMS media en °C y el tiempo estudiado (2004-2018) de cada sitio. (b) Correlación entre el promedio anual de la temperatura superficial del mar (°C) y la tasa de calcificación ( $\text{g cm}^{-2} \text{año}^{-1}$ ) de *O. faveolata* de cada sitio. Se muestra línea de tendencia para cada correlación significativa.  $N=56$ .

Por otro lado, la correlación entre la TMS mínima de cada sitio y el tiempo estudiado mostró una correlación positiva en Punta Allen ( $R=0.546$ ,  $P=0.030$ ) y Mahahual ( $R=0.615$ ,  $P=0.014$ ). Mientras que la correlación entre la TMS mínima y la tasa de calcificación de *O. faveolata* no mostró correlaciones significativas en ningún sitio (Fig. 8a y 8b). Por el contrario, la correlación entre la TMS máxima de cada sitio y el tiempo estudiado fue significativamente

positiva en Puerto Morelos ( $R=0.720$ ,  $P=0.0007$ ), Punta Allen ( $R=0.647$ ,  $P=0.003$ ) y Xcalak ( $R=0.814$ ,  $P=0.0002$ ). La correlación entre la TMS máxima y la tasa de calcificación de *O. faveolata* solo fue positiva en Xcalak ( $R=0.414$ ,  $P=0.022$ ) (Fig.8c y 8d).



**Fig. 8.** Correlación entre el promedio anual de (a) la TMS mínima y (c) TMS máxima en °C y el tiempo de estudio (2004-2018) de cada sitio. Correlación del promedio anual de (c) la TMS mínima y (d) TMS máxima respecto a la tasa de calcificación de *O. faveolata* de cada sitio. Se muestra línea de tendencia para cada correlación significativa.  $N=56$

Dentro del gradiente latitudinal, la tasa de calcificación de *O. faveolata* y la TMS media en los sitios aumentaron  $0.21 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  y  $0.32^\circ\text{C}$  durante el periodo estudiado. Sin embargo, la correlación entre el promedio de la tasa de calcificación de *O. faveolata* con la TSM media de cada sitio no mostró una correlación significativa ( $R=0.800$ ,  $P=0.144$ ) (Fig. 9).

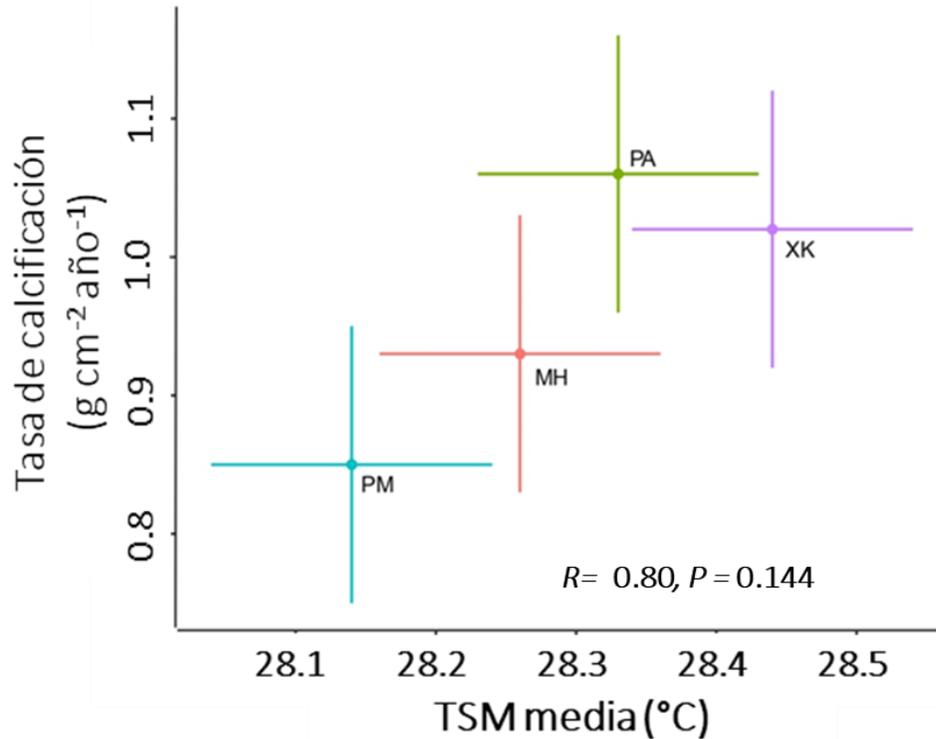


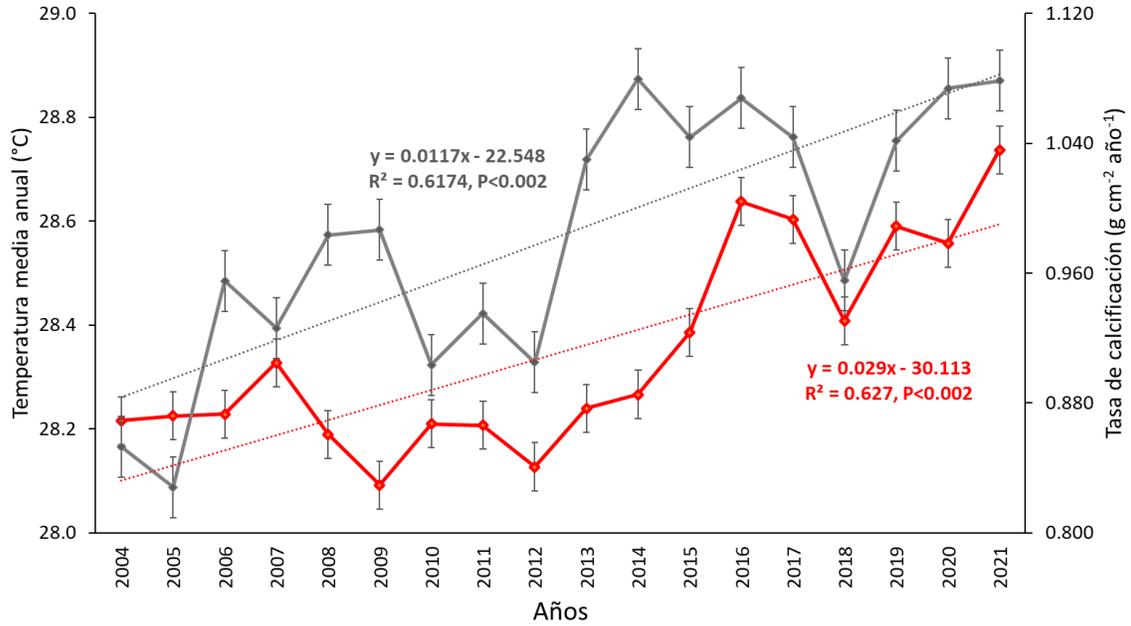
Fig. 9. Tasa de calcificación (media  $\pm$  DE) de *O. faveolata* en relación con la TSM (media  $\pm$  DS) de los sitios de estudio. En azul Puerto Morelos (PM), verde Punta Allen (PA), naranja Mahahual (MH) y morado Xcalak (XK).

### 9.3 Temperatura del Mar Superficial (TMS) y tasa de calcificación de *Orbicella faveolata* en el Caribe mexicano

En Punta Allen, Mahahual y Xcalak se obtuvieron datos de la TMS media y de la tasa de calcificación de *O. faveolata* hasta el 2019 y 2021 (Tabla 7). Por lo que, a nivel regional se consideraron todos los valores de la tasa de calcificación de *O. faveolata* y de la TMS media de los cuatro sitios durante 2004-2021. Las tendencias de la tasa de calcificación y de la TMS media en el Caribe mexicano muestran un aumento significativo a través del tiempo (2004-2021) ( $R^2=0.6174$ ,  $P<0.002$  y  $R^2=0.627$ ,  $P<0.002$ , respectivamente) (Fig. 10). Los aumentos y disminuciones de la tasa de calcificación de *O. faveolata* coinciden con la tendencia de la TMS media regional, por ejemplo, la disminución en la calcificación de *O. faveolata* durante 2016-2018 coincide con la disminución de la TMS media regional, así mismo, el aumento de la calcificación de *O. faveolata* durante 2012-2014 y 2018-2021 coincide con el aumento de la TMS media regional (Fig. 10).

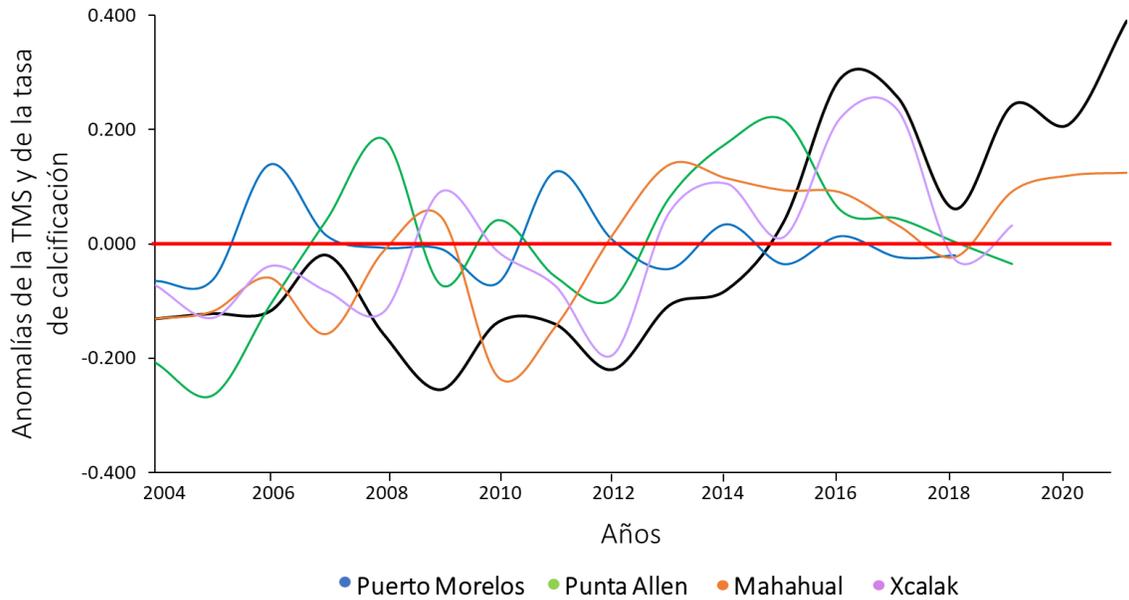
**Tabla 7.** Temperatura del mar superficial (TMS) media y tasas de calcificación ( $\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) de *O. faveolata* de cada sitio durante 2004-2021.

	Puerto Morelos		Punta Allen		Mahahual		Xcalak	
	TMS media (°C)	Tasa de calcificación						
<b>2004</b>	28.10 ± 0.21	0.79 ± 0.33	28.36 ± 0.33	0.85 ± 0.05	28.09 ± 0.13	0.82 ± 0.28	28.32 ± 0.53	0.95 ± 0.08
<b>2005</b>	28.01 ± 0.16	0.79 ± 0.16	28.15 ± 0.33	0.79 ± 0.08	28.31 ± 0.12	0.84 ± 0.28	28.43 ± 0.46	0.83 ± 0.16
<b>2006</b>	28.07 ± 0.14	0.99 ± 0.33	28.38 ± 0.28	0.95 ± 0.14	28.22 ± 0.09	0.89 ± 0.14	28.44 ± 0.62	0.98 ± 0.01
<b>2007</b>	28.12 ± 0.18	0.87 ± 0.16	28.38 ± 0.30	1.10 ± 0.13	28.23 ± 0.11	0.80 ± 0.10	28.59 ± 0.53	0.94 ± 0.06
<b>2008</b>	27.94 ± 0.22	0.85 ± 0.14	28.17 ± 0.27	1.24 ± 0.30	28.27 ± 0.11	0.94 ± 0.09	28.35 ± 0.52	0.90 ± 0.01
<b>2009</b>	27.94 ± 0.15	0.85 ± 0.15	28.08 ± 0.33	0.99 ± 0.11	28.13 ± 0.10	1.00 ± 0.22	28.22 ± 0.44	1.11 ± 0.18
<b>2010</b>	28.03 ± 0.17	0.79 ± 0.11	28.32 ± 0.28	1.10 ± 0.31	28.06 ± 0.11	0.72 ± 0.32	28.43 ± 0.49	1.01 ± 0.11
<b>2011</b>	27.93 ± 0.15	0.98 ± 0.16	28.26 ± 0.27	1.00 ± 0.19	28.39 ± 0.09	0.81 ± 0.18	28.25 ± 0.47	0.95 ± 0.03
<b>2012</b>	27.95 ± 0.20	0.86 ± 0.15	28.09 ± 0.26	0.96 ± 0.17	28.17 ± 0.12	0.97 ± 0.11	28.29 ± 0.53	0.83 ± 0.12
<b>2013</b>	28.20 ± 0.20	0.81 ± 0.28	28.26 ± 0.30	1.14 ± 0.28	28.14 ± 0.09	1.09 ± 0.24	28.36 ± 0.39	1.08 ± 0.17
<b>2014</b>	28.22 ± 0.16	0.89 ± 0.27	28.36 ± 0.23	1.23 ± 0.23	28.18 ± 0.16	1.07 ± 0.09	28.30 ± 0.56	1.13 ± 0.20
<b>2015</b>	28.22 ± 0.16	0.82 ± 0.23	28.50 ± 0.25	1.27 ± 0.19	28.26 ± 0.06	1.05 ± 0.06	28.57 ± 0.45	1.03 ± 0.45
<b>2016</b>	28.57 ± 0.16	0.84 ± 0.18	28.81 ± 0.22	1.12 ± 0.11	28.36 ± 0.14	1.04 ± 0.26	28.82 ± 0.47	1.24 ± 0.35
<b>2017</b>	28.43 ± 0.15	0.83 ± 0.19	28.57 ± 0.27	1.10 ± 0.10	28.64 ± 0.10	0.99 ± 0.17	28.78 ± 0.48	1.26 ± 0.55
<b>2018</b>	28.26 ± 0.13	0.83 ± 0.17	28.44 ± 0.23	1.06 ± 0.06	28.51 ± 0.13	0.93 ± 0.08	28.43 ± 0.60	1.00 ± 0.07
<b>2019</b>	-	-	28.81 ± 0.22	1.02 ± 0.04	28.24 ± 0.11	1.05 ± 0.06	28.72 ± 0.45	1.06 ± 0.17
<b>2020</b>	-	-	-	-	28.56 ± 0.13	1.07 ± 0.09	-	-
<b>2021</b>	-	-	-	-	28.74 ± 0.09	1.08 ± 0.24	-	-



**Fig. 10.** Tendencia de la tasa de calcificación (línea gris, media  $\pm$  DE) de *O. faveolata* y TMS media anual regional (línea roja, media  $\pm$  DE) durante 2004 a 2021. Líneas discontinuas son las tendencias significativas usando modelos lineales.  $N= 17$ .

A nivel regional, durante el tiempo analizado (2004-2021) hubo anomalías térmicas a partir del 2015 en adelante, en los diferentes sitios de estudio las colonias de *O. faveolata* estuvieron expuestas a diferentes rangos térmicos. Por ejemplo, considerando los años con anomalías térmicas, en Puerto Morelos la tasa de calcificación se mantiene con valores constantes. En Punta Allen y Mahahual la tasa de calcificación de *O. faveolata* tiende a disminuir con las anomalías térmicas, mientras que en Xcalak la tasa de calcificación de *O. faveolata* aumenta con las anomalías térmicas, pero después disminuye (Fig. 11; Tabla 8).



**Fig. 11.** Anomalías de la tasa de calcificación anual de *O. faveolata* de cada sitio (líneas de colores) y anomalía TMS media anual regional (línea negra) durante 2004 a 2021. Se considera anomalía positiva cuando las líneas están por arriba del promedio total (línea roja) y anomalía negativa cuando las líneas están por debajo del promedio total (línea roja).

**Tabla 8.** Temperatura del mar superficial media regional con sus respectivas anomalías (°C) y tasas de calcificación ( $\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) de *O. faveolata* de cada sitio con sus respectivas anomalías durante 2004-2021. Se considera anomalía térmica las temperaturas  $+0.5^\circ\text{C}$  por encima de la media. Los datos marcados en negritas son anomalías positivas.

Años	TMS media regional	Anomalías de la TMS media regional	Anomalías en la tasa de calcificación de <i>O. faveolata</i>			
			Puerto Morelos	Punta Allen	Mahahual	Xcalak
2004	28.21 ± 0.14	-0.13	-0.06	-0.20	-0.13	-0.07
2005	28.22 ± 0.18	-0.12	-0.06	-0.26	-0.11	-0.12
2006	28.22 ± 0.15	-0.11	<b>0.13</b>	-0.10	-0.05	-0.03
2007	28.32 ± 0.21	-0.02	0.01	0.04	-0.15	-0.08
2008	28.18 ± 0.16	-0.15	-0.00	<b>0.18</b>	-0.01	-0.11
2009	28.09 ± 0.11	-0.25	0.00	-0.07	0.04	<b>0.09</b>
2010	28.21 ± 0.20	-0.13	-0.06	0.04	-0.23	-0.01
2011	28.20 ± 0.20	-0.14	<b>0.12</b>	-0.05	-0.14	-0.07
2012	28.12 ± 0.14	-0.22	0.00	-0.09	0.01	-0.19
2013	28.24 ± 0.09	-0.10	-0.04	<b>0.08</b>	<b>0.14</b>	<b>0.05</b>
2014	28.26 ± 0.08	-0.08	0.03	<b>0.17</b>	<b>0.11</b>	<b>0.10</b>
2015	28.38 ± 0.18	0.03	-0.03	<b>0.21</b>	<b>0.09</b>	0.01
2016	28.63 ± 0.22	<b>0.29</b>	0.01	<b>0.05</b>	<b>0.09</b>	<b>0.22</b>
2017	28.60 ± 0.15	<b>0.25</b>	-0.02	0.04	0.03	<b>0.23</b>
2018	28.40 ± 0.11	<b>0.06</b>	-0.02	0.00	-0.02	-0.02
2019	28.59 ± 0.31	<b>0.24</b>	-	-0.03	<b>0.09</b>	0.03
2020	28.55	<b>0.21</b>	-	-	<b>0.12</b>	-
2021	28.73	<b>0.39</b>	-	-	<b>0.12</b>	-

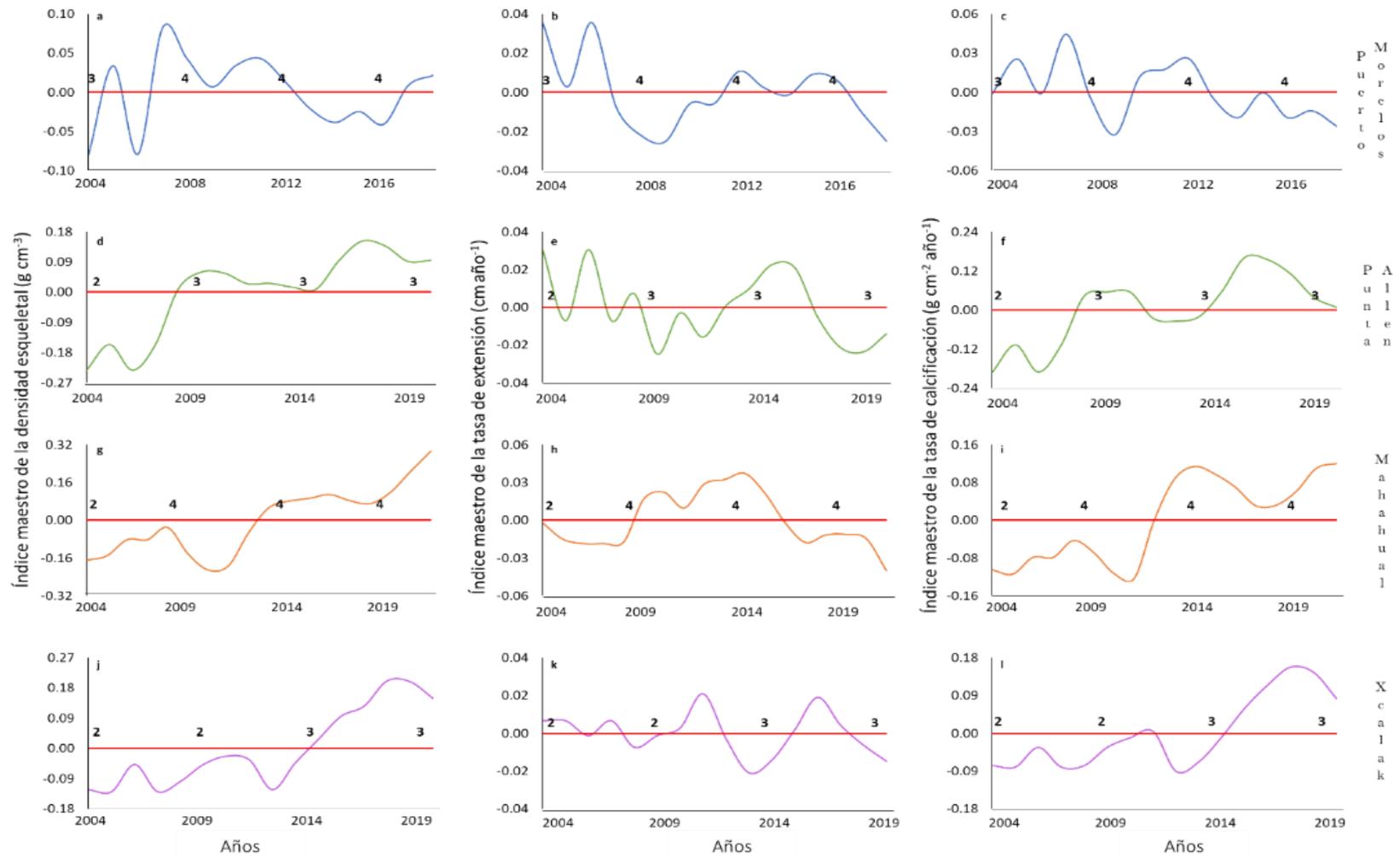
#### 9.4 Tendencias de crecimiento de *Orbicella faveolata*

El índice maestro muestra las tendencias de las tres características esclerocronológicas de cada sitio (Fig. 12). A nivel regional, la densidad esquelética tiene una tendencia de aumento manteniéndose por arriba del promedio a partir del 2008 en adelante, también la tasa de calcificación mostró una tendencia de aumento, manteniéndose por arriba del promedio a partir del 2010 en adelante, sin embargo, la tasa de extensión esquelética no muestra un patrón claro durante el tiempo de estudio.

La densidad esquelética ( $\text{g cm}^{-3}$ ) de *O. faveolata* en Puerto Morelos disminuye a partir del 2007 y se mantiene por debajo del promedio durante el 2012-2016 (Fig. 12a). En Punta Allen a partir de 2008 en adelante se mantiene por arriba del promedio (Fig. 12d). En Mahahual aumenta a partir del 2013 al 2021, manteniéndose por arriba del promedio (Fig. 12g). En Xcalak del 2014 en adelante tiene valores por arriba del promedio (Fig. 12j).

La tasa de extensión esquelética ( $\text{cm año}^{-1}$ ) de *O. faveolata* en Puerto Morelos disminuye en 2006 y empieza a aumentar en 2009, manteniéndose por arriba del promedio del 2011-2015 (Fig. 12b). En Punta Allen no hay un patrón definido, pero del 2012-2016 los valores se mantienen por arriba del promedio (Fig. 12e). En Mahahual durante 2009-2015 los valores se mantienen por arriba del promedio (Fig. 12h). En Xcalak no muestra un patrón claro, pero en el 2013 tiene el valor más bajo, mientras que en 2011 y 2016 tienen los valores más altos por arriba del promedio (Fig. 12k).

La tasa de calcificación ( $\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) de *O. faveolata* en Puerto Morelos tiene altas y bajas durante el tiempo estudiado, en el 2007 se presenta el valor más alto por arriba del promedio para después tener una caída drástica, pero del 2009-2012 incrementa sus valores inclusive, por arriba del promedio (Fig. 12c). En Punta Allen a partir del 2006 en adelante hay una tendencia de incremento, manteniéndose por arriba del promedio (Fig. 12f). En Mahahual a partir del 2013 en adelante la calcificación se mantiene por arriba del promedio (Fig. 12i). En Xcalak desde el 2014 en adelante hay un aumento por encima del promedio (Fig. 12l).



**Fig. 12.** Índices maestros de las características esclero cronológicas de *O. faveolata* de cada sitio. Promedios corridos de tres años. Los números en negritas a lo largo del eje horizontal rojo indican el número de muestras utilizadas en la cronología del año especificado. El índice maestro de Puerto Morelos es de 2004-2018 (a-c), Punta Allen de 2004-2019 (d-f), Mahahual de 2004-2021 (g-i) y Xcalak de 2004-2019 (j-l).

## 10. DISCUSIÓN

Este trabajo denota que la calcificación de los corales escleractínios del género *Orbicella* en la región de Caribe mexicano no depende totalmente de la temperatura local (Lough y Cooper, 2011), ya que hay otras variables ambientales locales, p.ej. luz, pH (que no fueron contempladas en este estudio) que están vinculadas directamente con la calcificación coralina. Actualmente, la tasa de calcificación de *O. faveolata* no responde a un gradiente latitudinal a lo largo del Caribe mexicano, y no se encontró un patrón de disminución de la TSM con el aumento de la latitud. Estos resultados son contrastantes a lo reportado por (Carricart-Ganivet, 2004), donde se esperaba que el sitio más cálido fuera Xcalak, después Mahahual, luego Punta Allen y finalmente Puerto Morelos. Sin embargo, los análisis de este trabajo indican que las TMS de Mahahual y Punta Allen se invierten. No obstante, los sitios con la mayor TMS también fueron los sitios con mayor transparencia en la columna de agua (bajo  $K_d$ ) donde *O. faveolata* presenta los valores más altos en la tasa de calcificación, lo que coincide con lo reportado por Carricart-Ganivet et al. (2012) donde encuentran que los sitios con mayor TMS favorece la calcificación de *O. faveolata*.

### 10.1 Características esclerocronológicas de *Orbicella faveolata*

Los corales muestran diferentes formas de crecimiento como respuesta adaptativa a las condiciones ambientales locales y globales (Tortolero-Langarica et al., 2016). El crecimiento de los corales escleractínios depende de las características intrínsecas de la especie y de los factores exógenos y endógenos que influyen en su crecimiento (Smith et al., 2007; Forsman et al., 2009). Los corales escleractínios pueden destinar su producción de carbonato de calcio para crecer más rápido o hacer esqueletos más densos (Carricart-Ganivet, 2007; Lough y Cooper, 2011). Por ejemplo, en la región del indo-pacífico, los corales masivos del género *Porites* invierten sus recursos de calcificación en generar esqueletos con mayor volumen para ocupar espacio lo más rápido posible (Lough y Barnes, 2000); mientras que en este estudio, *O. faveolata* utilizó sus recursos de calcificación en hacer esqueletos más densos, al igual que lo reportado en el Atlántico tropical como una estrategia para tener mayor resistencia contra factores ambientales (p. ej. oleaje, marea, corrientes, huracanes) (Carricart-Ganivet et al., 2004; Carricart-Ganivet, 2007, 2011). No obstante, las colonias pueden ser más susceptibles a bioerosión, ya que algunos organismos perforadores prefieren hábitats más resistentes que les permita protegerse contra sus depredadores (Carricar-Ganivet, 2007; Hernández-Ballesteros et al., 2013; Cosain-Díaz et al., 2021).

*Orbicella faveolata* en los arrecifes de Puerto Morelos tuvo los valores más bajos tanto en la densidad esquelética como en tasa de calcificación y coincide con los valores de la TMS media

más baja en los sitios estudiados. Por otro lado, se observó que la tasa de extensión de *O. faveolata* en Xcalak presentaron los valores más altos (0.72 cm año<sup>-1</sup>). Se ha reportado que las temperaturas de ~28-30 °C favorecen la tasa de calcificación de *O. faveolata* (Carricart-Ganivet, 2004; Manzello et al., 2021), pero también se deben de considerar las condiciones ambientales locales en las que se encuentran las colonias, por ejemplo, a medida que los corales experimentan un ambiente más hostil, como estar expuestos a temperaturas más cálidas y una menor disponibilidad de luz por aguas eutrofizadas o por arribazones masivos de sargazo, como es el caso de Xclak, los corales pueden responder extendiendo su esqueleto más rápido (Carricart-Ganivet y Merino, 2001), aunque esto puede deberse a factores intrínsecos, como variaciones genéticas (polimorfismo) (Todd, 2008).

## **10.2 Efecto de la Temperatura del Mar Superficial (TMS) en la tasa de calcificación de *Orbicella faveolata***

Se sabe que los corales están altamente relacionados a sus regímenes ambientales estacionales y locales (ej. temperatura y luz), lo que influye en su respuesta fisiológica y por ende en sus tasas de calcificación (Colombo-Pallotta et al., 2010; Helmle y Dodge 2011; Enríquez et al., 2017; Ross et al., 2022; Gravinese et al., 2022). La sensibilidad térmica del holobionte puede variar entre arrecifes, especies, fenotipos e incluso el tiempo, viéndose reflejada particularmente en los patrones de las bandas de distinta densidad de los esqueletos coralinos (DeCarlo y Cohen, 2017). Por ejemplo, en este estudio encontramos que algunas colonias de *O. faveolata* mostraron bandas anómalas de alta densidad, que coinciden con eventos de anomalías térmicas registradas en el Caribe durante 2005 y 2010. El aumento de la temperatura o los niveles de luz generalmente influyen en el metabolismo del coral pudiendo estimular o suprimir el proceso de calcificación y en ocasiones dejando señales de estrés (bandas de estrés) en el esqueleto coralino (DeCarlo et al 2019; Rodolfo-Metalpa et al., 2008; Tortolero-Langarica et al. 2022).

Los datos presentados en este estudio brindan evidencia que la temperatura es uno de los controles importantes en la calcificación coralina, ya que las colonias de *O. faveolata* en los sitios de estudio con mayor temperatura fueron los que presentaron la mayor tasa de calcificación. Estos resultados reafirman que el aumento en la temperatura del mar influye en la tasa de calcificación de los corales escleractínios (Carricart-Ganivet, 2004; Helme et al., 2011; Cooper et al., 2012; Carricart-Ganivet et al., 2012). El actual aumento en la tasa de calcificación por el calentamiento global parece ser evidente en los arrecifes de latitudes altas donde usualmente experimentan temperaturas más frías, como lo sugieren Tanzil et al. (2013) y Cooper et al. (2012). Pero también el aumento de la TMS puede conducir a una disminución en las tasas de calcificación, debido al umbral estenotérmico de poblaciones

coralinas locales (Helmle et al. 2011). En este trabajo no encontramos evidencias de un efecto negativo de la TMS sobre la calcificación de *O. faveolata*, ya que en los sitios más cálidos *O. faveolata* tiene una mayor tasa de calcificación, sin embargo, se debe considerar que las condiciones ambientales locales entre sitios de una misma región también determinan la variabilidad que hay en la tasa de calcificación coralina. Por ejemplo, en Punta Allen la luz ( $k_d$ ) fue una de las más bajas (mayor claridad en la columna de agua), influyendo en la calcificación coralina principalmente por la fotosíntesis de las zooxantelas (Gatusso et al., 1999; Cohen et al., 2016). En contraste con Puerto Morelos, que presentó un  $K_d$  más alto (aguas más turbias), que principalmente se debe al incremento de la población residente y turística, aumentando la disponibilidad de nutrientes inorgánicos disueltos en aguas costeras a través de descargas de aguas subterráneas (Null et al., 2014; Camacho-Cruz et al., 2022), lo que afecta directamente la penetración de la luz, limitando la fotosíntesis de las zooxantelas, donde la tasa de calcificación se ve afectada (Cohen et al., 2016; Enzor et al., 2018).

Comparando la TMS media, mínima y máxima entre las localidades de estudio, solo la TMS media mostró un aumento significativo entre 2004-2018 en Puerto Morelos, Punta Allen y Mahahual, sin embargo, con este aumento *O. faveolata* en los mismos sitios durante el mismo tiempo no mostró cambios significativos en las tasas de calcificación. Mientras que con la TMS mínima, no hubo una correlación con las tasas de calcificación de *O. faveolata* en ningún sitio. Esto es consistente con Helmle et al. (2011), quienes no encontraron una correlación para la TMS mínima y la calcificación de *O. faveolata* en los Cayos de Florida entre 1937 y 1996, ya que no hubo un calentamiento significativo. Por otro lado, con la TMS máxima la tasa de calcificación de *O. faveolata* solo aumentó en Xcalak (sitio ubicado más hacia el sur), lo que sugiere que el aumento de las tasas de calcificación en arrecifes de latitudes cercanas al ecuador, va de la mano con la trayectoria del aumento de la temperatura en el mar, brindando evidencia que los cambios recientes en la calcificación de los corales son respuestas al gradual cambio de la temperatura por efecto del cambio climático (Carricart-Ganivet, 2004; Cooper et al., 2012; Carricart-Ganivet et al., 2012).

En un gradiente latitudinal, la temperatura tiende a aumentar hacia la línea ecuatorial y, considerando que la temperatura es un factor clave durante el proceso de la calcificación coralina, Carricart-Ganivet (2004) muestra que la tasa de calcificación de *O. annularis* es mayor en sitios que se encuentran a bajas latitudes del Caribe mexicano. En contraste, Cooper et al. (2012) demuestran que no ha habido una disminución a gran escala en las tasas de calcificación de *Porites* a lo largo de un gradiente latitudinal ( $11^\circ$ ) en la costa del Océano Índico en Australia, pero encontraron que los lugares ubicados más al sur, donde la TSM fue mayor, *Porites* muestra un aumento significativo en las tasas de calcificación. En la hipótesis

del presente estudio se esperaba que la temperatura y la tasa de calcificación aumentaran de norte a sur. Sin embargo, el sitio con la mayor TMS media fue Xcalak, seguido de Punta Allen, Mahahual y el sitio con la menor TMS media fue Puerto Morelos. Esta variabilidad en la TMS a escala local se debe a las condiciones oceanográficas, las corrientes y circulación del agua, anomalías térmicas, la Oscilación del Atlántico Norte (NAO), así como patrones de estrés a escala local como la concentración de nutrientes (turbidez) y contaminación (Alvera-Azcárate et al., 2009; Courtney et al., 2020; Camacho-Cruz et al., 2022). Aunque la TMS media de los sitios no muestra una diferencia estadísticamente significativa, el sitio donde *O. faveolata* tuvo la mayor tasa de calcificación fue en Punta Allen, por lo que la calcificación coralina parece ser mayor en sitios más cálidos con una mayor transparencia del agua (Lough y Barnes, 2000; Cohen et al., 2016).

A pesar de que hay evidencias que indican que la calcificación coralina aumenta en sitios con mayor TMS (este trabajo, Lough y Barnes, 2000; Carricart-Ganivet, 2004; Cooper et al., 2012; Carricart-Ganivet et al., 2012), lo cierto es que también el calentamiento de los mares tropicales aumentará y la gravedad de los eventos masivos de blanqueamiento de corales serán más frecuentes, pudiendo comprometer la calcificación de los corales escleractínios por la inestabilidad en su asociación simbiótica (Hoegh-Guldberg et al., 2007; Carilli et al., 2010; Scheufen et al., 2017; Mollica et al., 2018; Jurriaans y Hoogenboom, 2019). De hecho, la evidencia emergente de las disminuciones en las tasas de calcificación coralina en esta época de rápido cambio ambiental es motivo de gran preocupación. Por ejemplo, en la Gran Barrera Arrecifal, las tasas de calcificación de *Porites* han disminuido entre 14 y 21% desde 1990 (Cooper et al., 2008). Mientras que en la Barrera de Coral Mesoamericana la tasa de calcificación de *Orbicella* ha disminuido un 20% en un lapso de 24 años (Carricart-Ganivet et al., 2012). Estas disminuciones en las tasas de crecimiento de los corales se han atribuido al aumento del estrés térmico, ya sea por eventos masivos de blanqueamiento en los corales (Carilli et al., 2010; Courtney et al., 2020) o por la superación del umbral térmico de cada especie, ocasionando supresión en el proceso de crecimiento y calcificación (Tanzil et al., 2009; Cantin et al., 2010).

### 10.3 Anomalías térmicas en el Caribe mexicano

Las temperaturas de la superficie del mar han aumentado 0.7 °C durante las últimas décadas, afectando a los arrecifes de coral de todo el mundo (Fitt et al., 2001; Hughes et al. 2018). Históricamente el Caribe ha sido una de las áreas más expuestas al estrés térmico, caracterizándose por una alta variación en sus patrones térmicos (Muñiz-Castillo et al., 2019). Durante los últimos 30 años, en la cuenca del Caribe las temperaturas han aumentado entre 0.10 y 0.35°C, haciendo a los arrecifes coralinos más vulnerables al estrés térmico (Bahr

et al., 2015; Muñiz-Castillo et al., 2019; Skirving et al., 2019; Bove et al., 2022). En este trabajo, corroboramos que el aumento de la TMS media ha sido significativa durante los últimos 17 años, coincidiendo con lo registrado en el Caribe (Eakin et al., 2010; Van Hooijdonk et al., 2015; Muñiz-Castillo et al. 2019). En el Caribe y en otras áreas marinas tropicales se ha documentado que el aumento de la temperatura y el incremento de las anomalías térmicas se relacionan con el aumento en la tasa de calcificación de los corales escleractínios (Manzello et al., 2021). En nuestros resultados a nivel regional, se presentó un aumento en la tasa de calcificación de *O. faveolata* en los últimos 17 años, este aumento en la tasa de calcificación de *O. faveolata* se puede atribuir a la tendencia de calentamiento documentada en el Caribe (Muñiz-Castillo et al. 2019; Skirving et al., 2019). Similar al trabajo de Manzello et al. (2021), quienes reportan que las tasas de extensión y calcificación de *O. faveolata* en Flower Garden Banks aumentaron significativamente entre 1970 y 2014 por el incremento de la temperatura en el océano.

Además, en las últimas décadas, las anomalías positivas de la TSM se han convertido en una característica en la cuenca del Caribe (Eakin et al., 2010; Muñiz-Castillo et al. 2019). En nuestros análisis de series temporales, la TMS media regional mostró eventos de anomalías térmicas de 2016-2021 (Tabla 6). Este cambio en el régimen de anomalías térmicas desde el 2016, podrían estar relacionados con otros patrones de baja frecuencia como la Oscilación Multidecadal del Atlántico (AMO) y el cambio climático (Hetzinger et al., 2008; Hughes et al., 2017). Tanto la AMO y el cambio climático han sido reconocidos como impulsores importantes en las recientes anomalías térmicas del Caribe, influyendo en el crecimiento de los corales (Lizcano-Sandoval et al., 2019; Courtney et al., 2020). En este trabajo también se encontraron anomalías positivas en la tasa de calcificación de *O. faveolata* en los últimos 17 años en el Caribe mexicano (Fig. 11; Tabla 8), respaldando que los cambios térmicos son el principal factor de la calcificación en *O. faveolata*.

Dentro del tiempo estudiado (2004-2021), se documentaron eventos de blanqueamiento masivo en el Caribe en 2005, 2010 y 2015-2017 (Eakin et al., 2010; Muñiz-Castillo et al. 2019). El evento más cálido y de larga duración para toda la cuenca del Caribe fue el de 2015-2017, en el que el 25% de la cobertura coralina del área experimentó su máximo estrés térmico y más del 20% estuvo expuesto a blanqueamiento (Muñiz-Castillo et al., 2019). Sin embargo, en nuestros hallazgos no hubo disminuciones significativas en la calcificación de *O. faveolata* asociadas a esos eventos, al contrario, se observó una correlación significativa positiva entre la TMS media y el tiempo, esto también puede deberse a eventos térmicos atípicos de larga duración como el de 2015-2017, el cual coincide con el ENSO de 2014-2015 (Donner et al., 2017; Skirving et al., 2019). Las anomalías positivas térmicas pueden reducir la funcionalidad de los servicios ecosistémicos de los arrecifes coralinos del Caribe (Hughes et al., 2017; Carilli

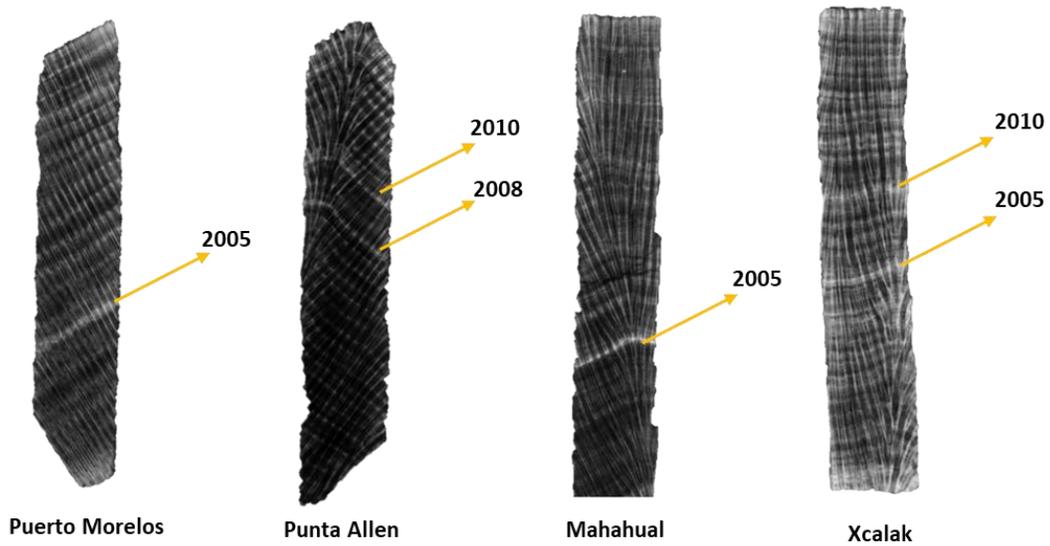
et al., 2010). De hecho, en el Antropoceno los corales han experimentado uno de los mayores desafíos para su supervivencia (Hughes et al., 2017; Mcleod et al., 2019). Dado que muchos corales ya viven cerca de sus límites térmicos (termotolerancia para *O. faveolata* es de 29.5-30.5°C) (Manzello et al., 2007; Grottoli et al., 2014; Fisch et al., 2019), se espera que estos cambios en los regímenes térmicos estacionales afecten aún más la salud de los corales, la resiliencia de los arrecifes y las tasas de calcificación de muchos arrecifes de coral en todo el mundo (Heron et al., 2016; Romero-Torres et al., 2020).

#### 10.4 Tendencia de crecimiento de *Orbicella faveolata*

Con respecto a las características esclerocronológicas, en Puerto Morelos todas las variables han estado inestables, lo que coincide con lo reportado Manzello et al. (2015), en los Cayos de Florida, donde las tendencias de crecimiento de *O. faveolata* no muestran una tendencia clara durante 2004-2013. En el resto de los sitios (Punta Allen, Mahahual e Xcalak) la densidad esquelética y la tasa de calcificación de *O. faveolata* tienden a aumentar, mientras que la tasa de extensión no tiene un patrón claro. Estos datos contrastan con lo reportado por Lizcano-Sandoval et al. (2019) para *O. faveolata* en el atolón Serrana (Caribe colombiano), donde reporta que la densidad esquelética y tasa de calcificación tienden a disminuir en relación con la AMO. Por otro lado, Helme et al. (2011) también relacionan las características esclerocronológicas de *O. faveolata* con la AMO, donde en los cayos de Florida *O. faveolata* tiene un aumento significativo en la tasa de extensión, una disminución en la densidad esquelética y ningún cambio en la tasa de calcificación durante un período de 60 años (1937-1996). Sin embargo, Manzello et al. (2021) encuentran que en los cayos de Florida *O. faveolata*, las tasas de calcificación tienden a aumentar, mientras que la densidad se mantiene constante en un periodo de 57 años. En nuestros datos de tres sitios (Punta Allen, Mahahual y Xcalak) *O. faveolata* parece estar aclimatándose al aumento térmico, ya que la densidad esquelética y la tasa de calcificación tiende a aumentar a través del tiempo. Existe evidencia que indica que los corales pueden ser capaces de responder al estrés térmico a través de procesos de aclimatación a nivel poblacional (p. ej., modificación en niveles de expresión génica y cambio tanto de densidad como de identidad de simbiosis) (Logan et al., 2014).

Por otra parte, en algunas colonias de *O. faveolata* de los sitios de estudio, se detectaron bandas anómalas de alta densidad, estas bandas anómalas coinciden con eventos de anomalías térmicas registradas en el Caribe durante 2005 y 2010 (Fig. 13) (Eakin et al., 2010; Muñoz-Castillo et al., 2019), donde además la tasa de calcificación de *O. faveolata* disminuyó en esos años. Este tipo de bandeo se distingue al resto, porque cuando los corales se blanquean o se perturban fisiológicamente por temperaturas anómalas, registran su

reacción dentro de sus esqueletos como "bandas de estrés" de alta densidad (DeCarlo y Cohen, 2017; Fouke et al., 2021). A través de estas bandas se pueden detectar eventos estresantes, como episodios de blanqueamiento masivo que no se observaron directamente, y evaluar la sensibilidad de los corales a las olas de calor observadas en las últimas décadas (DeCarlo et al., 2019).



**Fig. 13.** Registros de estrés térmico en núcleos/colonias de *O. faveolata* en diferentes sitios del Caribe mexicano. Las flechas amarillas indican las bandas- de- estrés por anomalías térmicas

## 11. CONCLUSIÓN

En esta investigación mostramos que, en sitios más cálidos hay una mayor tasa de calcificación en *O. faveolata*, además el aumento de la TMS y las anomalías térmicas juegan un papel muy importante en la tasa de calcificación de *O. faveolata* en el Caribe mexicano. Sin embargo, el aumento de la TMS no necesariamente implica un aumento en la tasa de calcificación coralina, ya que sí las temperaturas del océano continúan aumentando, probablemente los corales superen su umbral térmico, trayendo como consecuencia inestabilidad en su asociación simbiótica, donde pueden disminuir o detener el proceso de calcificación (Jurriaans y Hoogenboom, 2019; Gravinese et al., 2022). Por otra parte, debemos de considerar que el aumento de la temperatura y el cambio climático está causando cambios en la distribución de varias especies de corales (Hoegh-Guldberg, 2011; Jurriaans y Hoogenboom, 2019), donde se ha visto un patrón en la distribución de los arrecifes de coral hacia los polos (Hoegh-Guldberg, 2011; Beher et al., 2014; Takao et al., 2015), lo que puede conducir a la tropicalización de los arrecifes templados con impactos en las comunidades de los arrecifes coralinos (Vergés et al., 2019). También, se ha visto que algunas especies de corales también pueden expandir sus rangos dentro de los trópicos, lo que implica cambios en la composición y riqueza de especies locales de los arrecifes coralinos (Rodríguez et al., 2019).

Aunque varias especies contribuyen a la complejidad estructural de un arrecife, existen especies que juegan un papel clave, ya sea por su alta abundancia o por sus características morfológicas que benefician al hábitat (Alvarez-Filip et al., 2011). La reducción de algunas especies morfofuncionales es crítica para la persistencia de los arrecifes coralinos del Atlántico, afectando no solo la resiliencia de los arrecifes (Richardson et al., 2020), sino también los servicios ecosistémicos (p. ej. protección costera, pesca y provisionamiento de hábitats) (Woodhead et al., 2019; Rivera et al., 2020). Por ello, es importante identificar como la calcificación de algunas especies de corales escleractínios cambia diferencialmente dentro de una misma región. Esta investigación revela información actualizada de la respuesta de las características esclerocronológicas en condiciones térmicas en diferentes sitios del Caribe. Los resultados de este estudio proponen considerar más parámetros ambientales (ej. luz, nutrientes) los cuales también influyen en las tasas de calcificación, así como considerar las interacciones entre factores estresantes del cambio climático y factores abióticos (p. ej., oxígeno disuelto, radiación ultravioleta, flujo de agua) y bióticos (p. ej., competencia y bioerosión), al igual que las influencias antropogénicas (p. ej., sedimentación, descargas de aguas residuales, etc.) (Fabricius, 2005; Castillo et al., 2012; Rioja-Nieto, et al., 2019). Lo anterior con el objetivo de brindar información más realista sobre la respuesta de los corales ante el cambio climático, y otros factores locales que exacerbaban el estado de los arrecifes del Caribe y del mundo. Finalmente, los resultados de este estudio revelan la

siguiente información respecto a la condición actual de las tasas de calcificación de *Orbicella faveolata* para el Caribe mexicano.

- El cambio del ambiente térmico en los arrecifes coralinos por sí solo no es un factor que determina el cambio de las tasas de calcificación de *O. faveolata*.
- No hay un patrón definido en la tasa de calcificación con respecto a un gradiente latitudinal en el Caribe mexicano, ya que las colonias de *O. faveolata* en Punta Allen tuvieron la mayor tasa de calcificación, mientras que las colonias en Puerto Morelos tuvieron la menor tasa de calcificación.
- *Orbicella faveolata* revela una posible variabilidad en sus rangos de tolerancia térmica debida a diferencias en las características específicas de cada sitio de estudio.
- A nivel regional *O. faveolata* se ha beneficiado a las condiciones más cálidas, ya que el aumento en la TMS está dando como resultado mayores tasas de calcificación en dicha especie en el Caribe mexicano.
- Para estudios posteriores, se sugiere agregar más variables (luz, nutrientes), así como más sitios de recolecta y más muestras para consolidar los resultados.

## 12. LITERATURA CITADA

- Al-Horani, F.A., Al-Moghrabi, S.M. y De Beer, D. 2003. The mechanism of calcification and its relation to photosynthesis and respiration in the scleractinian coral *Galaxea fascicularis*. *Marine Biology*, 142: 419- 426.
- Allemand, D., Ferrier-Pages, C., Furla, P., Houlbre`que, F., Puverel, S., Reynaud, S., Tambutté, E., Tambutté, S. y Zaccola, D. 2004. Biomineralization in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. *Comptes Rendus Palevol*, 3: 453–467.
- Allemand, D., Tambutté, E., Zoccola, D. y Tambutté S. 2011. Coral calcification, cells to reefs in Dubinsky, Z y Stambler, N (Eds). *Coral Reefs: An ecosystem in transition*. Springer.
- Alvarez-Filip, L., Gill, J. A., Dulvy, N. K., Perry, A. L., Watkinson, A. R., y Côté, I. M. 2011. Drivers of region-wide declines in architectural complexity on Caribbean reefs. *Coral reefs*, 30 (4): 1051-1060.
- Alvarez-Filip, L., Carricart-Ganivet, J. P., Horta-Puga, G. y Iglesias-Prieto, R. 2013. Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific reports*, 3, 3486.
- Alvera-Azcárate, A., Barth A. y Weisberg, R.H. 2009. The Surface Circulation of the Caribbean Sea and the Gulf of Mexico as Inferred from Satellite Altimetry. *Journal of Physical Oceanography*, 39: 640–657.
- Ardisson, P.L., May-Kú, M. A., Herrera- Dorantes, M. T. y Arellano-Guillermo, A. 2011. El Sistema Arrecifal Mesoamericano-México: consideraciones para su designación como Zona Marítima Especialmente Sensible. *Hidrobiológica*, 21 (3): 261- 280.
- Bahr, K. D., Jokiel, P. L., y Rodgers, K. S. 2015. The 2014 coral bleaching and freshwater flood events in Kāneʻohe Bay, Hawaiʻi. *PeerJ*, 3: e1136.
- Baker, A. C., Glynn, P. W. y Riegl, B. 2008. Climate change and coral reef bleaching: an ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future outlook. *Estuar. Coast. Shelf Sci*, 80: 435–471.
- Banaszak, A. T. 2021. Contamination of coral reefs in the Mexican Caribbean. In *Anthropogenic Pollution of Aquatic Ecosystems* (pp. 113-129). Springer, Cham.
- Barkley, H. C y Cohen, A. L. 2016. Skeletal records of community-level bleaching in *Porites* corals from Palau. *Coral Reefs*, 35:1407–1417.
- 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.
- Barnes, D. J. y Lough, J. M. 1996. Coral skeletons: storage and recovery of environmental information. *Global Change Biology*, 2: 569- 582.
- Baumann, J. H., Ries, J. B., Rippe, J. P., Courtney, T. A., Aichelman, H. E., Westfield, I. y Castillo, K. D. 2019. Nearshore coral growth declining on the Mesoamerican Barrier Reef System. *Global Change Biology*. 25:3932-3945.
- Beetham, E., Kench, P. S. y Popinet, S. 2017. Future reef growth can mitigate physical impacts of sea-level rise on atoll islands. *Earth's Future* 5:1002- 1014.

- Beddows, P. A., Smart, P. L., Whitaker, F. F. y Smith, S. L. 2007. Decoupled fresh-saline groundwater circulation of a coastal carbonate aquifer: spatial patterns of temperature and specific electrical conductivity. *Journal of Hydrology*, 346: 18-32.
- Beger, M., Sommer, B., Harrison, P. L., Smith, S. D. A. y Pandolfi, J. M. 2014. Conserving potential coral reef refuges at high latitudes. *Diversity Distrib*, 20: 245–257.
- Blanchon, P., Medina-Valmaseda, A. E., Islas-Domínguez, E., Guerra-Castro, E., Blakeway, D., Garza-Pérez, J. R., et al. 2022. Linear breakwater reefs of the greater Caribbean: Classification, distribution & morphology. *PLoS ONE*, 17 (11): e0270053.
- Bove, C.B., Mudge, L. y Bruno, J.F. 2022. A century of warming on Caribbean reefs. *PLOS Clim*, 1 (3): e0000002.
- Bruno, J. F y Selig, E. R. 2007. Regional Decline of Coral Cover in the Indo-Pacific: Timing, Extent, and Subregional Comparisons. *PLoS ONE*, 2 (8): e711.
- Buddemeier, R. W., Kleypas, J. A. y Aronson, R. B. 2004. Coral reefs and global climate change: Potential contributions of climate change to stresses on coral reef ecosystems. *Pew Center on Global Climate Change*, Arlington, 44 pp.
- Buddemeier, R. W., Maragos, J. E. y Knutson, D. W. 1974. Radiographic studies of reef coral exoskeletons: rates and patterns of coral growth. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol*, 14: 179-199.
- Cabral-Tena, R., Reyes-Bonilla, H., Lluch-Cota, S., Paz-García, D., Calderón-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, O. y Balart, E. 2013. Different calcification rates in males and females of the coral *Porites panamensis* in the Gulf of California. *Mar. Ecol. Prog. Ser*, 476: 1- 8.
- Cairns, S. D. 2007. Deep-water corals: an overview with special reference to diversity and distribution of deep-water scleractinian corals. *Bulletin of Marine Science*, 81 (3): 311- 322(12).
- Camacho-Cruz, K., Rey-Villiers, N., Ortiz-Hernández, M. C., González-Jones, P., Galán-Caamal, R. G., Matus-Hernández, M. y Sánchez, A. 2022. Changes in the enrichment of dissolved inorganic nutrients in the coastal waters of the Mexican Caribbean, influenced by submarine groundwater discharges 2016–2019. *Marine Pollution Bulletin*, 185: 114308.
- Candela, J., Tanahara, S., Crepon, M., Barnier, B. y Sheinbaum, J. 2002. Yucatan Channel flow: observations versus CLIPPER ATL6 and MERCATOR PAM models. *Journal of Geophysical Research*, 108 (C12): 1–24.
- Cantin, N. E., Cohen, A., L., Karnauskas, K. B., Tarrant, A. M y McCorkle, D. C. 2010. Ocean Warming Slows Coral Growth in the Central Red Sea. *Science*, 329: 322- 325.
- Carilli, J. E., Norris, R. D., Black, B., Walsh, S. M. y Mcfield, M. 2010. Centuryscale records of coral growth rates indicate that local stressors reduce coral thermal tolerance threshold. *Glob. Chang. Biol.*, 16: 1247- 1257.
- Carricart-Ganivet, J. P. 2004. Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol*, 302: 249- 260.
- 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- 5.
- Carricart-Ganivet, J. P. 2011. Coral skeletal extension rate: An environmental signal or a subject to inaccuracies? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol*, 405: 73- 79.

- Carricart-Ganivet J. P. y Barnes, D. J. 2007. Densitometry from digitized images of X-radiographs: Methodology for measurement of coral skeletal density. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 344: 67- 72.
- Carricart-Ganivet J. P., Cabanillas-Terán, N., Cruz-Ortega, I. y Blanchon, P. 2012. Sensitivity of calcification to thermal stress varies among genera of massive reef-building corals. *PLoS ONE* 7 (3): e32859.
- Carricart-Ganivet, J. P. y Merino, M. 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: 133- 146.
- Carrillo, L., Johns, E. M., Smith, R. H., Lamkin, J. T. y Largier, J. L. 2015. Pathways and hydrography in the Mesoamerican Barrier Reef System Part 2: Water masses and thermohaline structure. *Continental Shelf Research*, 120: 41–58.
- Carrillo, L., Lamkin, J. T., Johns, E. M., Vásquez-Yeomans, L., Sosa-Cordero, F., Malca, E., Smith, R. H. y Gerard, T. 2017. Linking oceanographic processes and marine resources in the western Caribbean Sea Large Marine Ecosystem Subarea. *Environmental Development*, 22: 84–96.
- Castillo, K. D., Ries, J. B., Weiss, J. M y Lima, F. P. 2012. Decline of forereef corals in response to recent warming linked to history of thermal exposure. *Nat Clim Chang*, 2:756–760.
- Chalker, B., Barnes, D. y Isdale, P. 1985. Calibration of X-ray densitometry for the measurement of coral skeletal density. *Coral Reefs*, 4: 95- 100.
- Chave, K. E., Smith, S. V. y Roy, K. J. 1972. Carbonate production by coral reefs. *Mar. Geol.* 12: 123-140.
- Chávez, V., Uribe-Martínez, A., Cuevas, E. et al. 2020. Massive Influx of Pelagic *Sargassum* spp. on the Coasts of the Mexican Caribbean 2014–2020: Challenges and Opportunities. *Water*. 12: 2908.
- Cohen, A. L. y Holcomb, M. 2009. Why corals care about ocean acidification. *Oceanography*, 22: 118–127.
- Cohen, I., Dubinsky, Z. y Erez, J. 2016. Light Enhanced Calcification in Hermatypic Corals: New Insights from Light Spectral Responses. *Front. Mar. Sci.*, 2: 122.
- Colombo-Pallotta, M. F., Rodríguez-Román, A. y Iglesias-Prieto, R., 2010. Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: Evaluating the role of oxygen and glycerol. *Coral Reefs*, 29: 899-907.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Pro-tegidas. 2016. Estudio Previo Justificativo para la declaratoria de la Reserva de la Bios-fera Caribe Mexicano, Quintana Roo. 305 páginas. Incluyendo tres anexos.
- Contreras-Silva, A. I., Tilstra, A., Migani, V., Thiel, A., Pérez-Cervantes, E., Estrada-Saldívar, N., Elias-Ilosvay, X., Mott, C., Alvarez-Filip, L. y Wild, C. 2020. A meta-analysis to assess long-term spatiotemporal changes of benthic coral and macroalgae cover in the Mexican Caribbean. *Sci Rep* 10:8897.
- Cooper, T. F., O’Leary, R. A. y Lough, J. M. 2012. Growth of Western Australian Corals in the Anthropocene. *Science*, 335: 593- 596.
- Cooper, T. F., Ridd, P. V., Ulstrup, K. E., Humprey, C., Slivkoff, M. y Fabricius, K. E. 2008. Temporal dynamics in coral bioindicators for water quality on coastal coral reefs of the Great Barrier Reef. *Marine and Freshwater Research*, 59(8): 703- 716.

- Cosain-Díaz, J. A., Tortolero-Langarica, J. de J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Bautista-Guerrero, E., Antuna-Roman, D. M., Salazar-Silva, P. y Cupul-Magaña, A. L. 2021. Internal bioerosion in massive corals associated with reef communities in the north-eastern tropical Pacific: The effect of intrinsic and extrinsic factors. *Ciencias Marinas*, 47(1), 33–47.
- Courtney, T. A., Kindeberg, T. y Andersson, A. J. 2020. Coral calcification responses to the North Atlantic Oscillation and coral bleaching in Bermuda. *PLoS ONE* 15 (11): e0241854.
- Courtney, T. A., Lebrato, M., Bates, N. R., Collins, A., De Putron, S. J., Garley, R., Johnson, R., Molinero, J. C., Noyes, T. J., Sabine, C. L. y Andersson, A. J. 2017. Environmental controls on modern Scleractinian coral and reef-scale calcification. *Sci Adv* 3 (11), e1701356.
- Cruz-Piñón, G., Carricart-Ganivet J. P. y Espinoza-Avalos. J. 2003. Monthly skeletal extension rates of the hermatypic corals *Montastraea annularis* and *Montastraea faveolata*: biological and environmental controls. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 143: 491- 500.
- Dávalos-Dehullu, E., Hernandez-Arana, H. y Carricart-Ganivet, J. P. 2008. On the causes of density banding in skeletons of corals of the genus *Montastraea*, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 365:142-147.
- DeCarlo, T. M. y Cohen, A. L. 2017. Dissepiments, density bands and signatures of thermal stress in *Porites* skeletons. *Coral Reefs*, 36: 749–761.
- DeCarlo, T. M., Harrison, H. B., Gajdzik, L., Alaguada, D., Rodolfo-Metalpa, R., D'Olivo, J., Liu, G., Patalwala, D. y McCulloch, M. T. 2019. Acclimatization of massive reef-building corals to consecutive heatwaves. *Proc Biol Sci. Mar* 13; 286 (1898): 20190235.
- DeVantier, L. M., De'ath, G., Turak, E., Done, T. J. y Fabricius, K. E. 2006. Species richness and community structure of reef-building corals on the nearshore Great Barrier Reef. *Coral Reefs*. 25: 329-340.
- Dodge, R. E. y Brass, G. W. 1984. Skeletal extension, density, and calcification of the reef coral, *Montastraea annularis*: St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Bull. Mar. Sci*, 34: 288- 307.
- Dodge, R. E. y Thomson, J. 1974. The natural radiochemical and growth records in contemporary hermatypic corals from the Atlantic and Caribbean. *Earth and Planetary Science Letters*, 23: 313-322.
- DOF: 07/12/2016. DECRETO por el que se declara Área Natural Protegida, con el carácter de reserva de la biosfera, la región conocida como Caribe Mexicano. [http://www.dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codi-go=5464450&fecha=07/12/2016](http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codi-go=5464450&fecha=07/12/2016).
- Donner, S. D., Rickbeil, G. J. M. y Heron, S. F. 2017. A new, high-resolution global mass coral bleaching database. *PLoS One*, 12: 1–17.
- Dubinsky, Z. y Stambler, N. 2011. *Coral reefs: an ecosystem in transition*. Berlin: Springer.
- Duprey, N., Boucher, H. y Jiménez, C. 2012. Digital correction of computed X-radiographs for coral densitometry. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.*, 438: 84- 92.
- Eakin, C. M. et al. 2010. Caribbean corals in crisis: Record thermal stress, bleaching, and mortality in 2005. *PLoS One* 5.
- Enríquez, S., Méndez, E. R., Hoegh-Guldberg, O. y Iglesias-Prieto, R. 2017. Key functional role of the optical properties of coral skeletons in coral ecology and evolution. *Proc. R. Soc. B* 284: 20161667.

- Enzor, L. A., Hankins, C., Vivian, D. N., Fisherm, W. S. y Barron, M. G. 2018. Calcification in Caribbean reef-building corals at high pCO<sub>2</sub> levels in a recirculating ocean acidification exposure system. *J Exp Mar Biol Ecol*, 499: 9–16.
- Estrada-Saldivar, N., Quiroga-García, B. A., Pérez-Cervantes, E., Rivera-Garibay, O. O. y Alvarez-Filip, L. 2021. Effects of the stony coral tissue loss disease outbreak on coral communities and the benthic composition of Cozumel reefs. *Front. Mar. Sci.* 8: 632777.
- Fabricius, K. E. 2005. Effects of terrestrial run off on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis. *Mar. Pollut. Bull*, 50: 125–146.
- Ferrario, F., Beck, M. W., Storlazzi, C. D., Micheli, F., Shepard, C. C. y Airoldi, L. 2014. The effectiveness of coral reefs for coastal hazard risk reduction and adaptation. *Nat. Commun.* 5: 3794.
- Fisch, J., Drury, C., Towle, E.K. et al. 2019. Physiological and reproductive repercussions of consecutive summer bleaching events of the threatened Caribbean coral *Orbicella faveolata*. *Coral Reefs*, 38: 863–876.
- Fitt, W. K., Brown, B. E., Warner, M. E., y Dunne, R. P. 2001. Coral bleaching: interpretation of thermal tolerance limits and thermal thresholds in tropical corals. *Coral reefs*, 20 (1): 51-65.
- Forsman, Z. H., Barshis, D. J., Hunter, C. L. y Toonen, R. J. 2009. Shape-shifting corals: molecular markers show morphology is evolutionarily plastic in *Porites*. *BMC Evol. Biol.*, 9:45.
- Foster, T., Short, J. A., Falter, J. L., Ross, C. y McCulloch, M. T. 2014. Reduced calcification in Western Australian corals during anomalously high summer water temperatures. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 461: 133- 143.
- Fouke, K. W., Trop, J. M. y Sivaguru, M. 2021. Changes in Coral Skeleton Growth Recorded by Density Band Stratigraphy, Crystalline Structure, and Hiatuses. *Front. Mar. Sci.*, 8: 725122.
- Friedlander, A. M. y Parrish, J. D. 1998. Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 224: 1- 30.
- Furla, P., Galgani, I., Durand, I. y Allemand, D. 2000. Sources and mechanisms of inorganic transport for coral calcification and pho-tosynthesis. *J Exp Mar Biol Ecol.* 203: 3445–3457.
- Gattuso, J. P., Allemand, D. y Frankignoulle, M. 1999. Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: a review on interactions and control by carbonate chemistry. *Am. Zool.*, 39: 160–183.
- Graham, N. A. J. y Nash, K. L. 2013. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 32: 315- 326.
- Gravinese, P. M., Douwes, A., Eaton, K.R. et al. 2022. Ephemeral hypoxia reduces oxygen consumption in the Caribbean coral *Orbicella faveolata*. *Coral Reefs*, 41: 13–18.
- Grottoli, A. G., Warner, M.E., Levas, S. J., Aschaffenburg, M., Schoepf, V., McGinley, M., Baumann, J. y Matsui, Y. 2014. The cumulative impact of annual coral bleaching can turn some coral species winners into losers. *Glob Chang Biol*, 20:3823–3833.
- Goulet, T. L., Shirur, K. P., Ramsby, B. D. y Iglesias-Prieto, R. 2017. The effects of elevated seawater temperatures on Caribbean gorgonian corals and their algal symbionts, *Symbiodinium* spp. *PLoS ONE*, 12 (2): e0171032.
- Guinotte, J. M., Buddemeier, R. W. y Kleypas, J. A. 2003. Future coral reef habitat marginality: temporal and spatial effects of climate change in the Pacific basin. *Coral Reefs*, 22: 551- 558.

- Gutiérrez- Estrada, G. 2017. Relación entre las características de crecimiento y los diseptos en *Orbicella faveolata* creciendo en un gradiente lumínico. (Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México) 39.
- Helmle, K. P y Dodge, R. E. 2011. Sclerochronology. *Encyclopedia of Earth Sciences Series*, 958- 966.
- Helmle, K. P., Dodge, R. E. y Ketcham, R. A. 2000. Skeletal architecture and density banding in *Diploria strigosa* by X-ray computed tomography. *Proc. 9th Int. Coral Reef Symp.* 1: 365-371.
- Helmle, K. P., Dodge, R. E., Swart, P. K., Gledhill, D. K y Eakin, C. M. 2011. Growth rates of Florida corals from 1937 to 1996 and their response to climate change. *Nature Communication.* 2: 215.
- Heron, S. F., Maynard, J. A., Van Hooidonk, R. y Eakin, C. M. 2016. Warming Trends and Bleaching Stress of the World's Coral Reefs 1985-2012. *Scientific Reports*, 6.
- Hernández-Ballesteros, L. M., Elizalde-Rendón, E. M., Carballo, J. L., y Carricart-Ganivet, J. P. 2013. Sponge bioerosion on reef-building corals: Dependent on the environment or on skeletal density? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 441: 23-27.
- Hetzinger, S., Pfeiffer, M., Dullo, W. C., Keenlyside, N., Latif, M., y Zinke, J. 2008. Caribbean coral tracks atlantic multidecadal oscillation and past hurricane activity. *Geology*, 36:11–14.
- Hoegh-Guldberg, O. 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine and freshwater research*, 50 (8): 839-866.
- Hoegh-Guldberg, O. et al. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318: 1737.
- Hoeke, R. K., Jokiel, P. L., Buddemeier, R. W. y Brainard, R. E. 2011. Projected changes to growth and mortality of Hawaiian corals over the next 100 years. *PLoS One* 6, e18038.
- Howells, E. J., Abrego, D., Meyer, E., Kirk, N. L. y Burt, J. A. 2016. Host adaptation and unexpected symbiont partners enable reef-building corals to tolerate extreme temperatures. *Glob Change Biol*, 22: 2702–2714.
- Hughes, T. P., Anderson, K. D., Connolly, S. R., Heron, S. F., Kerry, J. T., Lough, J. M. et al. 2018. Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene. *Science*, 359: 80- 83.
- Hughes, T., Barnes, M., Bellwood, D. et al. 2017. Coral reefs in the Anthropocene. *Nature*. 546: 82-90.
- Hughes, T. P., Graham, N. A. J., Jackson, J. B. C., Mumby, P. J. y Steneck, R. S. 2010. Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends Ecol. Evol.* 25: 633- 642.
- Hughes, T. P. et al. 2018. Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature*, 543: 373-377.
- Jackson, J., Donovan, M., Cramer, K. y Lam, V. 2014. Status and trends of Caribbean coral reefs. *Global Coral Reef Monitoring Network*. IUCN, Gland, Switzerland.
- Jordán- Dahlgren, E y Rodríguez Martínez, R. E. 2003. The Atlantic coral reefs of Mexico. En Cortés, J. *Latin American Coral Reefs*. ELSEVIER. Países Bajos. 131- 158.
- Jurriaans, S. y Hoogenboom, M. O. 2019 Thermal performance of Scleractinian corals along a latitudinal gradient on the Great Barrier Reef. *Phil. Trans. R. Soc. B* 374: 20180546.
- Jury, M. R. 2011. Long-Term variability and trends in the Caribbean Sea. *International Journal of Oceanography*, 465810: 9.

- Kennedy, D. M. y Woodroffe, C. D. 2002. Fringing reef growth and morphology: a review. *Earth-Science Reviews*, 57: 255- 277.
- Kleypas, J. A., Buddemeier, R. W., Archer, D., Gattuso, J. P., Langdon, C. y Opdyke, B. N. 1999a. Geochemical Consequences of Increased Atmospheric Carbon Dioxide on Coral Reefs. *Science*, 284: 118- 120.
- Kleypas, J. A., McManus, J. W. y Menez, L. A. B. 1999b. Environmental limits to reef development: ¿where do we draw the line? *American Zoologist*, 39: 146-59.
- Knowlton, N., Brainard, R. E., Fisher, R., Moews, M., Plaisance, L. y Caley, M. J. In *Life in the World's Oceans: Diversity, Distribution, and Abundance*, A. D. McIntyre, Ed. (Wiley-Blackwell, 2010), pp. 65–78.
- Knutson, D. W., Buddemeier, R. W. y Smith, S. V. 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science*, 177: 270- 272.
- Kuffner, I. B. y Toth, L. T. 2016. A geological perspective on the degradation and conservation of western Atlantic coral reefs. *Conserv. Biol.* 30: 706- 715.
- LaJeunesse, T. C., Parkinson, J. E., Gabrielson, P. W., Jeong, H. J., Reimer, J. D., Voolstra, C. R. y Santos, S. R. 2018. Systematic Revision of Symbiodiniaceae Highlights the Antiquity and Diversity of Coral Endosymbionts. *Current Biology*, 28: 2570-2580.
- Lange, I. D., Perry, C. T. y Alvarez-Filip, L. 2020. Carbonate budgets as indicators of functional reef “health”: A critical review of data underpinning census-based methods and current knowledge gaps. *Ecological Indicators*, 110: 105857.
- Lipp K. E., Jarrell, L. J., Griffin, D. W., Lukask, J. Jacukiewicz, J. y Joan, B. R. 2002. Preliminary evidence for human fecal contamination in corals of the Florida Keys, usa. *Marine Pollution Bulletin*, 7 (44): 666-670.
- Liu, G., Heron, S. F., Eakin, C. M., Muller-Karger, F. E., Vega-Rodriguez, M., Guild, L. S., De La Cour, J. L., Geiger, E. F., Skirving, W. J., Burgess, T. F. R., Strong, A. E., Harris, A., Maturi, E., Ignatov, A., Sapper, J., Li, J. y Lynds, S. 2014. Reef-scale thermal stress monitoring of coral ecosystems: new 5-km global products from NOAA Coral Reef Watch. *Remote Sens*, 6: 11579–11606.
- Lizcano-Sandoval, L. D., Marulanda-Gómez, Á., López-Victoria, M., Rodriguez-Ramirez, A. 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.
- Logan, C. A, Dunne, J. P., Eakin, C. M. y Donner, S. D. 2014. Incorporating adaptive responses into future projections of coral bleaching. *Glob Chang Biol*, 20(1): 125-39.
- Lough J. M. 2008. Coral calcification from skeletal records revisited. *Mar Ecol Prog Ser*, 373: 257- 264.
- Lough J. M. 2010. Climate records from corals. *WIREs Climate Change*, 3: 318- 331.
- Lough, J. M. y Barnes, D. J. 2000. Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol*, 245: 225- 243.
- Lough, J. M. y Cooper, T. F. 2011. New insights from coral growth band studies in an era of rapid environmental change. *Earth- Science Reviews*, 108: 170- 184.
- Mace, G. M., Reyers, B., Alkemade, R., Biggs, R., Chapin III, F. S., Cornell, S. E. y Purvis, A. 2014. Approaches to defining a planetary boundary for biodiversity. *Glob. Environ Change* 28: 289- 297.

- Manzello, D. P., Berkelmans, R. y Hendee, J. C. 2007. Coral bleaching indices and thresholds for the Florida Reef Tract, Bahamas, and St. Croix, US Virgin Islands. *Mar Pollut Bull.*, 54 (12):1923-31.
- Manzello, D. P., Enochs, I. C., Kolodziej, G. y Carlton, R. 2015. Recent decade of growth and calcification of *Orbicella faveolata* in the Florida Keys: An inshore-offshore comparison. *Marine Ecology Progress Series*, 521: 81-89.
- Manzello, D. P., Kolodziej, G., Kirkland, A., Besemer, N. y Enochs, I. C. 2021. Increasing coral calcification in *Orbicella faveolata* and *Pseudodiploria strigosa* at Flower Garden Banks, Gulf of Mexico. *Coral Reefs*. 8: 02108.
- Marshall, A. y Clode, P. 2004. Calcification rate and the effect of temperature in a zooxanthellate and an azooxanthellate scleractinian reef coral. *Coral Reefs*. 23: 218- 224.
- McLeod, E., Anthony, K. R., Mumby, P. J., Maynard, J., Beeden, R., Graham, N. A. y Tamelander, J. 2019. The future of resilience-based management in coral reef ecosystems. *Journal of environmental management*, 233: 291-301.
- McNail, B. I., Matear, R. J. y Barnes, D. J. 2004. Coral reef calcification and climate change: The effect of ocean warming. *Geophysical Research Letters*, 31: 1-4.
- Miththapala, S. 2008. *Coral Reefs. Coastal Ecosystems Series (Vol 1)* pp 1-36 + iii. Colombo, Sri Lanka: Ecosystems and Livelihoods Group Asia, IUCN.
- Mollica, N. R., Guo, W. F., Cohen, A. L., Huang, K. F., Foster, G. L., Donald, H. K., Solow, A. R. 2018. Ocean acidification affects coral growth by reducing skeletal density. *Proc Natl Acad Sci USA* 115: 1754–1759.
- Muhling, B. A., Smith, R. H., Vásquez-Yeomans, L., Lamkin, J. T., Johns, E. M., Carrillo, L., Sosa-Cordero, E., y Malca, E. 2013. Larval fish assemblages and mesoscale oceanographic structure along the Mesoamerican Barrier Reef System. *Fisheries Oceanography*, 22 (5): 409–428.
- Muir, P. R. y Pichon, M. 2019. Biodiversity of Reef-Building, Scleractinian Corals. In: Loya, Y., Puglise, K., Bridge, T. (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems. Coral Reefs of the World*, vol 12. Springer.
- Mulhall, M. 2007. Saving rainforests of the sea: An analysis of international efforts to conserve coral reefs. *Duke Environmental Law and Policy Forum*. 19: 321- 351.
- Muñiz-Castillo, A. I., Rivera-Sosa, A., Chollett., I. et al. 2019. Three decades of heat stress exposure in Caribbean coral reefs: a new regional delineation to enhance conservation. *Sci Rep*, 9: 11013.
- Mydlarz, L. D., Couch, C. S., Weil, E., Smith, G. y Harvell, C. D. 2009. Immune defenses of healthy, bleached and diseased *Montastrea faveolata* during a natural bleaching event. *Dis. Aquat. Org.* 87: 67-78.
- Newman, S. P., Meesters, E. H., Dryden, C. S., Williams, S. M., Sanchez, C., Mumby, P. J. y Polunin, N. V. 2015. Reef flattening effects on total richness and species responses in the Caribbean. *J. Anim. Ecol.* 84: 1678- 1689.
- Norström, A. V., Nyström, M., Lokrantz, J., y Folke, C. 2009. Alternative states on coral reefs: beyond coral–macroalgal phase shifts. *Marine ecology progress series*, 376: 295-306.
- Null, K. A., Knee, K. L., Crook, E. D., de Sieyes, N. R., Rebolledo-Vieyra, M., Hernández-Terrones, L. y Paytan, A. 2014. Composition, and fluxes of submarine groundwater along the Caribbean coast of the Yucatan peninsula. *Cont. Shelf Res.*, 77: 38.

- 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.
- Parra, S. M., Valle-Levinson, A., Mariño-Tapia, I., Enríquez, C., Candela, J. y Sheinbaum, J. 2016. Seasonal variability of saltwater intrusion at a point-source submarine groundwater discharge. *Limnology and Oceanography*, 61: 1245–1258.
- Pernice, M., Dunn, S. R., Miard, T., Dufour, S., Dove, S., Hoegh-Guldberg, O. 2011. Regulation of Apoptotic Mediators Reveals Dynamic Responses to Thermal Stress in the Reef Building Coral *Acropora millepora*. *PLoS ONE*, 6 (1): e16095.
- Perry, C. T., Kench, P. S., Smithers, S. G., Riegl, B., Yamano, H. y O'Leary, M. J. 2011. Implications of reef ecosystem change for the stability and maintenance of coral reef islands. *Glob. Change Biol.* 17: 3679- 3696.
- Perry, C. T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Smithers, S. G., Edinger, E. -n., Steneck, R. S. y Mumby, P. J. 2013. Caribbean-wide decline in carbonate production threatens coral reef growth. *Nature Communication*. 4: 1402.
- Perry, C. T. y Alvarez-Filip, L. 2018. Changing geo-ecological functions of coral reefs in the Anthropocene. *Funct. Ecol.*
- Porto-Hannes, I., Zubillaga, A. L., Shearer, T. L., Bastidas, C. Salazar, C., Coffroth, M. A. y Szmant, A. M. 2015. Population structure of the corals *Orbicella faveolata* and *Acropora palmata* in the Mesoamerican Barrier Reef System with comparisons over Caribbean basin-wide spatial scale. *Mar Biol.* 162: 81- 98.
- Pratchett, M. S., Anderson, K. D., Hoogenboom, M. O., Widman, E., Baird, A. H., Pandolfi, J. M., Edmunds, P. J. y Lough, J. M. 2015. Spatial, temporal, and taxonomic variation in coral growth— Implications for the structure and function of coral reef ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol.* 53: 215- 296.
- Quataert, E., Storlazzi, C., van Rooijen, A., Cheriton, O. y van Dongeren, A. 2015. The influence of coral reefs and climate change on wave-driven flooding of tropical coastlines. *Geophys. Res. Lett.* 42: 6407- 6415.
- Richardson, L. E., Graham, N. A. J., Pratchett, M. S. y Hoey, A. S. 2017. Structural complexity mediates functional structure of reef fish assemblages among coral habitats. *Environ. Biol. Fish.* 100: 193- 207.
- Richardson, L. E., Graham, N. A., y Hoey, A. S. 2020. Coral species composition drives key ecosystem function on coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B*, 287 (1921): 20192214.
- Richier, S., Sabourault, C., Courtiade, J., Zucchini, N., Allemand, D., et al. 2006. Oxidative stress and apoptotic events during thermal stress in the symbiotic sea anemone, *Anemonia viridis*. *Febs Journal*, 273: 4186–4198.
- Rioja-Nieto, R. y Alvarez-Filip, L. 2019. Coral reef systems of the Mexican Caribbean: Status, recent trends and conservation. *Marine Pollution Bulletin*. 140: 616- 625.
- Rivera, H., Chan, A., y Luu, V. 2020. Coral reefs are critical for our food supply, tourism, and ocean health. We can protect them from climate change. *MIT Sci. Policy Rev.*, 1: 18-33.
- Rodolfo-Metalpa, R., Peirano, A., Houlbrèque, F., Abbate, M., y Ferrier-Pagès, C. 2008. Effects of temperature, light and heterotrophy on the growth rate and budding of the temperate coral *Cladocora caespitosa*. *Coral Reefs*, 27 (1): 17-25.

- Rodríguez, L., García, J. J., Carreño, F., y Martínez, B. 2019. Integration of physiological knowledge into hybrid species distribution modelling to improve forecast of distributional shifts of tropical corals. *Diversity and Distributions*, 25 (5): 715-728.
- Rodríguez-Martínez, R. E., Roy, P. D., Torrescano-Valle, N., Cabanillas-Terán, N., Carrillo-Domínguez, S., Collado-Vides, L., García-Sánchez, M. y Van Tussenbroek, B. I. 2020. Element concentrations in pelagic Sargassum along the Mexican Caribbean coast in 2018-2019. *PeerJ* 8: e8667.
- Rodríguez-Troncoso, A. P. y Tortolero-Langarica, J. D. J. A. 2014. Corales: organismos base constructores de los ecosistemas arrecifales. *INVESTIGACIONES COSTERAS*, 33.
- Romero-Torres, M., Acosta, A., Palacio-Castro, A. M., Treml, E. A., Zapata, F. A., Paz-García, D. A. y Porter, J. W. 2020. Coral reef resilience to thermal stress in the Eastern Tropical Pacific. *Global Change Biology*, 26 (7): 3880-3890.
- Ross, C. L., Warnes, A., Comeau, S. et al. 2022. Coral calcification mechanisms in a warming ocean and the interactive effects of temperature and light. *Commun Earth Environ*, 3: 72.
- RStudio Team (2020). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Sampayo, E. M., Ridgway, T., Bongaerts, P., Hoegh-Guldberg, O. 2008. Bleaching susceptibility and mortality of corals are determined by fine-scale differences in symbiont type. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105: 10444–10449.
- Sánchez-Quinto, A., Costa, J. C., Zamboni, N. S., Sanches, F. H. C., Principe, S. C., Viotto, E. E., Casagrande, E., Veiga-Lima, F. A., Possamai, B. y Faroni-Perez, I. 2020. Development of a conceptual framework for the management of biodiversity and ecosystem services in the Mexican Caribbean. *Biota Neotropica*, 20190901.
- Scheufen, T., Krämer, W.E., Iglesias-Prieto, R. y Enríquez, S. 2017. Seasonal variation modulates coral sensibility to heat-stress and explains annual changes in coral productivity. *Scientific Reports*, 7: 4937.
- Skirving, W. J., Heron, S. F., Marsh, B. L., De La Cour, J. L., Geiger, E. F. y Eakin, C. M. 2019. The relentless march of mass coral bleaching: a global perspective of changing heat stress. *Coral Reefs*, 38: 547–557.
- Smith, L. W., Barshis, D. J. y Birkeland, C. 2007. Phenotypic plasticity for skeletal growth, density and calcification of *Porites lobata* in response to habitat type. *Coral Reefs*, 26: 559–567.
- Spalding, M. D., Ravilious, C. y Green, E. P. 2001. *World Atlas of Coral reefs*. Univ of California Press.
- Stanley, G. D. 2003. The evolution of modern corals and their early history. *Earth-Science Reviews*, 60: 195- 225. UNEP-WCMC's official website. Resources Data. URL: <https://www.unep-wcmc.org/resources-and-data>.
- Sunday, J. M., Bates, A. E. y Dulvy, N. K. 2012. Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nature Climate Change*, 2: NCLIMATE1539.
- Takao, S., Yamano, H., Sugihara, K., Kumagai, N. H., Fujii, M., y Yamanaka, Y. 2015. An improved estimation of the poleward expansion of coral habitats based on the inter-annual variation of sea surface temperatures. *Coral Reefs*, 34 (4): 1125-1137.
- Tanzil, J. T. I, Brown, B. E., Dunne, R. P., Lee, J. N., Kaandorp, J. A., Todd, P. A. 2013. Regional decline in growth rates of massive *Porites* corals in Southeast Asia. *Glob Change Biol*, 19: 3011–3023.

- Todd, P. 2008. Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biol. Rev.*, 83: 315–337.
- Tortolero-Langarica, J. D. J. A., Cupul-Magana, A. L., Carricart-Ganivet, J. P., Mayfield, A. B., y Rodríguez-Troncoso, A. P. 2016. Differences in growth and calcification rates in the reef-building coral *Porites lobata*: The implications of morphotype and gender on coral growth. *Frontiers in Marine Science*, 3: 179.
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L., Morales-de-Anda, D. E., Caselle, J. E y Carricart-Ganivet, J. P. 2022. Coral calcification and carbonate production in the eastern tropical Pacific: The role of branching and massive corals in the reef maintenance. *Geobiology*, 20(4): 533-545.
- Vallarta-Zárate, J.R.F., Martínez-Magaña, V.H., Huidobro-Campos, L., Altamirano-López, L., Pérez-Flores, E.V., Del Campo-Hernández, D., Hernández-Cruz, D., Romero-Fernández, O. E., López-López, L.E. y Izábal-Martínez, J.D. 2018. Informe Técnico: Región Mar Caribe Mexicano: Acústica, Pesquera, Oceanografía y Biología. Campaña Golfo de México y Mar Caribe. INAPESCA, 102 p.
- Van Hooijdonk, R., Maynard, J. A., Liu, Y. y Lee, S. K. 2015. Downscaled projections of Caribbean coral bleaching that can inform conservation planning. *Glob. Chang. Biol.*, 21: 3389–3401.
- Van Oppen, M. J. H. y Blackall, L. L. 2019. Coral microbiome dynamics, functions, and design in a changing world. *Nat Rev Microbiol*, 17: 557–567.
- Van Tussenbroek, B. I., Hernández-Arana, H. A., Rodríguez-Martínez, R. E., Espinoza-Avalos, J., Canizales-Flores, H. M., González-Godoy, C. A., Barbara-Santos, G. y Vega-Zepeda, A., Collado-Vides, L. 2017. Severe impacts of brown tides caused by *sargassum* spp. on near-shore Caribbean seagrass communities. *Mar. Pollut. Bull.*, 122: 272-281.
- Venn, A. A., Tambutté, E, Holcomb, M., Allemand, D. y Tambutté, S. 2011. Live tissue imaging shows reef corals elevate pH under their calcifying tissue relative to seawater. *PLoS ONE*, 6 (5): e20013.
- Vergés, A., McCosker, E., Mayer-Pinto, M., Coleman, M. A., Wernberg, T., Ainsworth, T., y Steinberg, P. D. 2019. Tropicalisation of temperate reefs: Implications for ecosystem functions and management actions. *Functional Ecology*, 33 (6): 1000-1013.
- Veron, J. E. N. 1995. Corals in space and time: the biogeography and evolution of the scleractinia, pp. 1- 321. Ithaca, NY: Cornell University Press.
- Veron, J. E. N., Stafford-Smith, M. G., Turak, E. y DeVantier, L. M. 2017. Corals of the world. [http://www.coralsoftheworld.org/coral\\_geographic/interactive\\_map/?version=0.01](http://www.coralsoftheworld.org/coral_geographic/interactive_map/?version=0.01)
- Weil, E. y Knowlton, N. 1994. A multi-character analysis of the Caribbean coral *Montastrea annularis* (Ellis and Solander, 1786) and its two sibling species, *M. faveolata* (Ellis and Solander, 1786) and *M. franksi* (Gregory, 1895). *Bull. Mar. Sci.*, 55: 151- 175.
- Weis, V. M. 2008. Cellular mechanisms of Cnidarian bleaching: stress causes the collapse of symbiosis. *J Exp Biol*, 211: 3059–3066.
- Wild, C., Hoegh-Guldberg, O., Naumann, M. S., Colombo-Pallota, M. F., Ateweberhan, M., Fitt, W. K., Iglesias-Prieto, R., Palmer, C., Bythell, J. C., Ortiz, J. C., Loya, R. y Woesik, R. V. 2011. Climate change impedes scleractinian corals as primary reef ecosystem engineers. *Mar. Fresh w. Res*, 62: Hel205-215.
- Wilkinson, T., Wiken, E., Bezaury, J., Creel, T., Hourigan, T., Agardy, H., Herrmann, L., Janishevski, C., Madden, L., y Padilla, M. 2009. Ecorregiones marinas de América del Norte, Comisión para la Cooperación Ambiental. Montreal. 200.

- Winter, A. y Sammarco, P. W. 2010. Lunar banding in the scleractinian coral *Montastraea faveolata*: Fine-scale structure and influence of temperature. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 115: Issue G4.
- Witt, V., Wild, C. y Uthicke, S. 2012. Interactive climate change and runoff effects alter O<sub>2</sub> fluxes and bacterial community composition of coastal biofilms from the Great Barrier Reef. *Aquatic Microbial Ecology*, 66: 117-131.
- Woodhead, A. J., Hicks, C. C., Norström, A. V., Williams, G. J., y Graham, N. A. J. 2019. Coral reef ecosystem services in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33: 1023– 1034.
- Wórum, F. P., Caricart-Ganivet, J. P., Benson, L. y Golicher, D. 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: 2317- 2323.
- Zakai, D., y Chadwick-Furman, N. E. 2002. Impacts of intensive recreational diving on reef corals at Eilat, northern Red Sea. *Biol Conserv.*, 105:179-187.
- Zaneveld, J., Burkepille, D., Shantz, A. et al. 2016. Overfishing and nutrient pollution interact with temperature to disrupt coral reefs down to microbial scales. *Nat Commun*, 7: 11833.