



Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Estudios Superiores Zaragoza

Carrera de Biología

**Tasas de calcificación, erosión y balance de  
carbonatos en arrecifes del  
Sistema Arrecifal Veracruzano**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:  
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

PRESENTA:

**Elizabeth Cabrera Rivera**

JURADO DE TESIS:

Director: Dr. Lorenzo Álvarez Filip

Asesor: Dr. Arcadio Monroy Ata

Asesora: Dra. Patricia Rivera García

Sinodal: Mtro. Armando Cervantes Sandoval

Sinodal: Dr. Guillermo Artemio Blancas Arroyo



Ciudad de México, agosto del 2022



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.

*A mi madre y a mi padre por siempre tener su apoyo incondicional en todo lo que he querido hacer. Sin su ayuda no habría llegado hasta donde estoy y cumplir uno de mis sueños.*

*A mi hermano y mi hermana por escucharme y darme sus valiosos consejos. Gracias por ese empujón que me dan para seguir en este camino.*

*A Catita y a Celes por su cariño y apoyo en todos mis emprendimientos. Muchas gracias por su confianza, los quiero mucho.*

*A Ángeles y a mis compañeros y compañeras del grupo por su escucha, apoyo y sugerencias en todo este caminar. Gracias por compartirme sus experiencias, me dan fuerza para seguir adelante.*

*A mi Poder Superior porque siempre me acompaña, nunca me deja sola y es la fuerza interior que me ayuda a seguir adelante y a creer en mí. Gracias, porque siempre me ha puesto los medios y a las personas correctas en todos los ámbitos de mi vida.*

## Agradecimientos

*A Esmeralda Pérez-Cervantes*, por su ayuda para a adentrarme al método de *ReefBudget*. Asimismo, por su paciencia para enseñarme a utilizar nuevas herramientas, su supervisión, por contestar cada una de mis dudas y por todo su apoyo y correcciones en este proyecto ¡Mil gracias!

*Al Dr. Lorenzo Alvarez-Filip*, por abrirme las puertas del Laboratorio de Biodiversidad Arrecifal y Conservación (Barco Lab) y por todo el apoyo académico. Asimismo, por depositar su confianza en mí en momentos de tanta incertidumbre. Gracias a por ayudarme a concluir esta etapa académica y por sacar adelante este proyecto y tenerme paciencia para enseñarme y corregirme.

*A las y los demás integrantes del equipo de Barco Lab* por compartir su conocimiento conmigo, por sus valiosas observaciones e integrarme al laboratorio: *Ana, Sara, Rodrigo, Paco, Manuel, Andrea, Dulce y Nuria*.

*A Dr. Horacio Pérez-España y a Angélica Vázquez-Machorro* de la Universidad Veracruzana por compartir sus sitios de muestreo y por ayudar a tomar datos en campo. *Al M. en C. Manuel Victoria-Muguirra* de Dorado Buceo, por compartir su valioso conocimiento sobre los arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano y por llevar al equipo a los sitios de estudio. Asimismo, a los integrantes de *Barco Lab* que dirigieron y tomaron los datos de campo para este proyecto: *Esmeralda Pérez-Cervantes, Nuria Estrada-Saldívar, Ana Molina-Hernández, Sara Melo-Merino y Lorenzo Alvarez-Filip*. Sin la ayuda de todos y todas ustedes no se hubiera llevado a cabo este proyecto.

La tesis fue realizada con el financiamiento de la beca de titulación PAPIIT-DGAPA con la clave del proyecto IN205019 y título “Trayectorias de cambio en los presupuestos de carbonato en arrecifes del atlántico mexicano”.

## Índice

Resumen.....	1
Introducción .....	2
Marco teórico.....	5
Condiciones que favorecen el crecimiento de los arrecifes coralinos .....	5
Principales amenazas de los arrecifes coralinos .....	5
Balance de carbonato de calcio en los arrecifes de coral .....	7
Arrecifes de México y Veracruz.....	11
Justificación .....	14
Objetivo general.....	14
Objetivos particulares .....	14
Área de estudio .....	15
Método.....	20
Selección de sitios .....	21
Obtención de datos en campo .....	24
Caracterización biológica .....	25
Productores: corales y algas coralinas custrosas .....	25
Bioerosionadores: esponjas endolíticas, erizos y peces loro .....	26
Estimación del balance de carbonato de calcio .....	27
Tasas de producción bruta de carbonato de calcio .....	27
Tasas de bioerosión: microbioerosión, esponjas endolíticas, erizos de mar y peces loro.....	32
Análisis estadístico de los resultados .....	33
Resultados .....	34
Caracterización biológica .....	34
Cobertura coralina .....	34
Cobertura de algas coralinas custrosas.....	38
Área de sustrato arrecifal ocupado por esponjas endolíticas.....	41
Densidad poblacional de erizos.....	45
Densidad poblacional de peces loro .....	48
Producción bruta de carbonato de calcio: corales y algas coralinas custrosas .....	51
Bioerosión .....	56
Balance de carbonato de calcio .....	59
Discusión .....	63
Conclusiones .....	72
Referencias.....	73

## Índice de figuras

<i>Figura 1.</i> Esquema del balance de carbonato de calcio .....	8
<i>Figura 2.</i> Esquema de un arrecife de plataforma del Sistema Arrecifal Veracruzano .....	16
<i>Figura 3.</i> Sitios de muestreo en el Sistema Arrecifal Veracruzano.....	19
<i>Figura 4.</i> Cobertura coralina de las especies identificadas en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. 34	
<i>Figura 5.</i> Cobertura coralina en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.....	35
<i>Figura 6.</i> Cobertura coralina agrupada en los sitios norte y sur .....	37
<i>Figura 7.</i> Cobertura coralina agrupada en sitios profundos y someros .....	37
<i>Figura 8.</i> Cobertura de algas coralinas costrosas (CCA) en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.. ...	38
<i>Figura 9.</i> Cobertura de algas coralinas costrosas (CCA) agrupada en los sitios norte y sur. ....	40
<i>Figura 10.</i> Cobertura de algas coralinas costrosas (CCA) agrupada en sitios profundos y someros. ....	40
<i>Figura 11.</i> Área de las especies de esponjas epilípticas en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. ....	41
<i>Figura 12.</i> Área de esponjas endolíticas en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.....	42
<i>Figura 13.</i> Área cubierta por esponjas endolíticas en los sitios norte y sur .....	44
<i>Figura 14.</i> Área cubierta por esponjas endolíticas en dos estratos de profundidad.....	44
<i>Figura 15.</i> Densidad poblacional de cinco especies de erizos en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. ....	45
<i>Figura 16.</i> Densidad poblacional de erizos erosivos en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano .....	46
<i>Figura 17.</i> Densidad poblacional de erizos erosivos en los sitios norte y sur.....	47
<i>Figura 18.</i> Densidad poblacional de erizos erosivos en dos estratos de profundidad .....	47
<i>Figura 19.</i> Densidad poblacional de siete especies de peces loro en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. ....	48
<i>Figura 20.</i> Densidad poblacional de peces loro en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. Los sitios están divididos en dos grupos (norte y sur) .....	49
<i>Figura 21.</i> Densidad poblacional de peces loro en los sitios norte y sur.....	50
<i>Figura 22.</i> Densidad poblacional de peces loro en dos estratos de profundidad .....	50
<i>Figura 23.</i> Producción bruta de carbonato de calcio de especies registradas para el Sistema Arrecifal Veracruzano .....	51
<i>Figura 24.</i> Producción bruta de carbonato de calcio de los géneros registrados para el Sistema Arrecifal Veracruzano .....	52
<i>Figura 25.</i> Producción bruta de carbonato de calcio de corales (esclerectinos y millepóridos) y algas coralinas costrosas (CCA).....	53
<i>Figura 26.</i> Producción bruta de carbonato de calcio de corales (esclerectinos y millepóridos) y algas coralinas costrosas (CCA) en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.....	54
<i>Figura 27.</i> Producción bruta de carbonato de calcio de corales (esclerectinos y millepóridos) y algas coralinas costrosas (CCA) en los sitios norte y sur.....	55
<i>Figura 28.</i> Producción bruta de carbonato de calcio de corales (esclerectinos y millepóridos) y algas coralinas costrosas (CCA) en dos estratos de profundidad. ....	55
<i>Figura 29.</i> Bioerosión de cuatro grupos identificados en los doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano..	56
<i>Figura 30.</i> Bioerosión de cuatro grupos de organismos en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.....	56
<i>Figura 31.</i> Bioerosión de cuatro grupos de organismos (erizos, peces loro, microbioerosión y esponjas endolíticas) en los sitios norte y sur .....	58
<i>Figura 32.</i> Bioerosión de cuatro grupos de organismos (erizos, peces loro, microbioerosión y esponjas endolíticas) en dos estratos de profundidad.....	58

<i>Figura 33.</i> Balance de carbonato de calcio en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. Los sitios están divididos en dos grupos (norte y sur) .....	60
<i>Figura 34.</i> Balance de carbonato de calcio en los sitios norte y sur.....	61
<i>Figura 35.</i> Balance de carbonato de calcio en dos estratos de profundidad .....	61

## Índice de tablas

<i>Tabla 1.</i> Información de los sitios muestreados en el Sistema Arrecifal Veracruzano.....	21
<i>Tabla 2.</i> Tasas coralinas de crecimiento lineal y de densidad para las regiones del Sistema Arrecifal Veracruzano y del Golfo de México.....	29
<i>Tabla 3.</i> Comparación a posteriori sobre la cobertura coralina en los doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. ....	36
<i>Tabla 4.</i> Comparación a posteriori sobre la cobertura de algas coralinas costrosas en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.....	39
<i>Tabla 5.</i> Comparación a posteriori sobre el área cubierta por esponjas endolíticas en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.....	43
<i>Tabla 6.</i> Comparación a posteriori sobre la densidad poblacional de erizos erosivos en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.....	46
<i>Tabla 7.</i> Comparación a posteriori sobre la densidad poblacional de peces loro en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.....	49
<i>Tabla 8.</i> Comparación a posteriori sobre la producción bruta de carbonato de calcio (corales, esclerectinos y millepóridos, y algas coralinas costrosas) en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.....	54
<i>Tabla 9.</i> Comparación a posteriori sobre la bioerosión (esponjas endolíticas, microbioerosión, erizos y peces loro) en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.....	57
<i>Tabla 10.</i> Comparación a posteriori sobre el balance de carbonato de calcio en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.....	60
<i>Tabla 11.</i> Resumen de los parámetros estimados para los sitios muestreados del Sistema Arrecifal Veracruzano. ....	62

## Resumen

Los arrecifes de coral son ecosistemas conformados por una estructura calcárea de origen biogénico. El crecimiento y desarrollo de los arrecifes coralinos está sujeto a la formación y destrucción de estas estructuras carbonatada. Al equilibrio entre los procesos de calcificación, principalmente por corales escleractinios, y de bioerosión, por organismos que viven y se alimentan de la matriz calcárea determinan lo que se conoce como balance de carbonato. Este permite cuantificar el carbonato de calcio disponible a partir del que se produce y se erosiona biogénicamente. Los arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) son característicos porque se desarrollan en condiciones subóptimas (alta turbidez y sedimentación). Sin embargo, se desconoce si los arrecifes crecen, se degradan o mantienen un estado neutro, en términos de producción de carbonato de calcio. Por tal motivo, se tuvo como objetivo estimar y comparar el balance de carbonato de calcio y determinar los controladores biológicos de los procesos de producción de carbonato de calcio y bioerosión en 12 sitios arrecifales del SAV. Se ocupó el método de *ReefBudget* para estimar el balance de carbonato en cada sitio y a nivel del SAV. Asimismo, se realizó una caracterización biológica (cobertura y densidad poblacional) de los organismos productores (corales y algas coralinas costrosas) y bioerosionadores (esponjas endolíticas, erizos de mar y peces loro). Los sitios se clasificaron y compararon por grupo (norte y sur) y profundidad (someros, de 4 m a 5 m; y profundos, >5 m a 15 m).

De manera general, los corales fueron los principales productores de carbonato (97%), mientras que las algas coralinas costrosas contribuyeron de manera secundaria (3%). En el caso de los bioerosionadores, los erizos de mar fueron los principales erosionadores, seguidos de los peces loro, microbioerosion y esponjas. La presión erosiva en el SAV contrasta con lo reportado para otras regiones del Golfo de México y del Caribe donde es muy poca la contribución de erizos. El balance de carbonato entre los sitios someros y profundos fue similar, sin embargo, la producción bruta y la bioerosión sí fueron mayores en los someros. Esto se debió a que los sitios someros presentaron mayor cobertura coralina y producción de carbonato, aunque el efecto se contrarrestó por la bioerosión de erizos (*Diadema antillarum* y *Echinometra viridis*). En cambio, los arrecifes del sur mantienen un balance de carbonato más alto comparados con los del norte. Debido a que los arrecifes del norte presentan mayor desarrollo costero, ya que se encuentra la Ciudad y el Puerto de Veracruz. En promedio, el SAV muestra un balance de carbonato positivo ( $1.99 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES \pm 0.27$ ). Sin embargo, hubo dos sitios con balances de carbonato cercanos a cero (Galleguilla 9m y Sacrificios 7m) y uno negativo (Enmedio 9m); esto puede asociarse con impactos antropogénicos y biológicos (cobertura coralina de baja a media y bioerosión por erizos y peces loro). El promedio del balance de carbonato del SAV, es ligeramente menor al estimado para el Atlántico Tropical Occidental, sin embargo, es mayor si se compara con arrecifes del Caribe mexicano y de Florida. En este trabajo el balance de carbonato del SAV indicó que se encuentra en un estado de crecimiento gracias a las especies coralinas que lo conforman y que históricamente están adaptadas a las condiciones subóptimas. De esta forma se sugiere que se implementen planes de conservación estratégicos que tomen en cuenta la ecología y funcionalidad de las especies que conforman al arrecife.



## Introducción

Los arrecifes ocupan tan sólo el 0.1% de la superficie terrestre y son sitios de alta diversidad biológica; se estima que las especies conocidas y desconocidas que habitan en los arrecifes abarca entre 1 y 2 millones de especies (Reaka-Kudla, 2005; Spalding *et al.*, 2001). Proveen de servicios ambientales a la humanidad como son fuente de alimento, protección costera, atracción turística, sumideros de CO<sub>2</sub>, culturales y de educación, entre otros (Reyes-Bonilla *et al.*, 2014; Woodhead *et al.*, 2019). Por ejemplo, de acuerdo con Grafeld y colaboradores (2017), la pesca asociada a los arrecifes en Hawai genera una ganancia anual de USD 10.3 a 16.4 millones con un abastecimiento mayor a los 7 millones de comidas anuales donde la pesca dedicada al autoconsumo provee el mayor porcentaje, mientras que la comercial va a super mercados (66%), vendedores minoristas (19%), mayoristas (14%) y restaurantes (<1%). Mientras que el sector turístico genera contribuciones económicas anuales que van de USD 406 millones en arrecifes de las Bermudas (Sarkis *et al.*, 2013) hasta los USD 762 millones en Cozumel, México (Lara-Pulido *et al.*, 2021). La degradación de los arrecifes puede por lo tanto provocar pérdidas económicas e impactar de diferente manera a la población, por eso se sugiere mayor investigación en el tema y protección de estas zonas para su conservación (Woodhead *et al.*, 2019).

Los arrecifes de coral son ecosistemas marinos formados de roca caliza y sedimentos calcáreos biogénicos producidos principalmente por corales del orden Sclerectina, también conocidos como corales formadores de arrecife, duros o pétreos. Los arrecifes se distinguen por presentar una estructura biogénica calcárea establecida a partir de un basamento rocoso previo donde los corales pétreos contribuyen activamente por medio de la secreción de esqueletos carbonatados propiciando que dicha estructura carbonata se eleve desde el fondo hasta la superficie (Spalding *et al.*, 2001). Como agentes secundarios están otros taxones, las más importantes son las algas coralinas costrosas (Perry, 2011). Así mismo, otra fuente que contribuye a la acumulación de carbonatos es la sedimentación de los restos de estructuras calcáreas provenientes de otros organismos calcificantes como; algas coralinas, briozoos, organismos planctónicos como pterópodos, foraminíferos y cocolitóforos, por mencionar algunos (Mallela, 2013; Steiner *et al.*, 2014). Se requiere una serie de características ambientales óptimas para el desarrollo de los arrecifes, entre éstas se encuentran: aguas cristalinas, oligotróficas, poco profundas, con nulas descargas de fluviales cargadas de sedimentos, con una salinidad entre 34 a 36 ppt y con temperaturas cálidas de aproximadamente 27.6 °C (Sheppard *et al.*, 2018b).

El crecimiento y desarrollo de los arrecifes coralinos está sujeto a la formación y destrucción de la estructura carbonatada influenciados por perturbaciones que operan a pequeña (local) y gran escala. Spalding y Brown (2015) las clasifica a gran escala en impactos físicos (daños estructurales provocados por tsunamis, tormentas y fuertes oleajes); influencias oceanográficas (cambios de temperatura, pH, salinidad, nutrientes en la columna del agua, así como la descarga de sedimentos y agua dulce) y desequilibrios ecológicos (enfermedades y brotes de organismos depredadores). Mientras que las perturbaciones locales se encuentran la bioerosión y el oleaje (Spalding y Brown, 2015). Éstos pueden verse alterados debido a causas antropogénicas globales (calentamiento global, acidificación oceánica; AO, y aumento en el nivel de mar) y locales como, descargas de agua residuales, cambios de uso de suelo que aumentan la concentración de

sedimentos que llegan a los arrecifes, sobrepesca y pesca destructiva (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2011).

La bioerosión se considera como un tipo de perturbación local provocada por diferentes taxones, los cuales incluye peces loro (Scaridae); esponjas del género *Cliona*, *Antosigmella*, *Sheciaspongia* y *Siphonodictyon*; estrellas de mar *Acanthaster* y erizos de mar como *Diadema*; entre otros *phyla* (Glynn y Manzello, 2015). En este proceso existe una pérdida del sustrato calcáreo (producido principalmente por corales escleractinos y algas coralinas costrosas (CCA) a causa de los organismos ya mencionados, entre otros, que lo remueven química o mecánicamente (Hutchings, 2011). Los peces loro y los erizos contribuyen en promedio con una tasa de erosión de 1.74 kg CaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año a comparación con los micro y macrobioerosionadores que en promedio tienen un valor de 0.65 kg CaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año (Cornwall *et al.*, 2021). Por ejemplo, en el Caribe, *Sparisoma viride* y *Scarus vetula* son dos de los peces loro más abundantes y que aportan en gran medida a la bioerosión, llegan a tener tasas de erosión de 0.55 kg CaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año y 0.14 kg CaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año en zonas de mayor profundidad hasta 5.38 kg CaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año y 2.42 kg CaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año en zonas menos profundas, respectivamente (Bruggemann *et al.*, 1996). Mientras que, en los Cayos de Florida, *S. viride* fue la especie que tuvo las tasas más altas de bioerosión de hasta 0.6 kg CaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, aproximadamente, esto se relacionó en arrecifes de alto relieve y disminuyó en arrecifes costeros, asimismo siguió la tendencia del Caribe donde la erosión y la biomasa disminuyeron conforme aumentaba la profundidad (Ruttenberg *et al.*, 2019).

A pesar de que la bioerosión es un fenómeno natural en la actualidad, se ve favorecida por la interacción positiva con otros factores como la eutrofización, disponibilidad de sustrato y la AO (Schönberg *et al.*, 2017). También está sujeta a los cambios en la dinámica ecológica arrecifal. Por ejemplo, a finales de los 1970s, tras la muerte de corales *Acropora palmata* y *A. cervicornis* por la enfermedad de la banda blanca, el sustrato que quedó disponible fue colonizado por distintos erosionadores como las esponjas cliónidas (Gladfelter, 1982), lo cual puede incrementar las tasas de pérdida del esqueleto calcáreo de los corales muertos, y puede impedir el establecimiento de nuevos corales escleractinos (Hutchings, 2011). Otro ejemplo, es el de la isla Uva, Panamá, después de un blanqueamiento severo a causa de El Niño en 1982-1983, se estimó que la tasa neta de carbonato disminuyó de 0.34 kg CaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año a -0.19 kg CaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año (Eakin, 1996). Podemos decir que las enfermedades, como la mencionada anteriormente, y el blanqueamiento muestran predisposición para el incremento de la erosión y por lo tanto en la pérdida de la estructura tridimensional (Weinstein *et al.*, 2019).

Es necesario tener herramientas que permitan monitorear y analizar el estado de los arrecifes a partir de los elementos biológicos, geológicos y químicos que lo componen. Se ha propuesto la estimación del presupuesto de carbono como una medida para conocer la condición de los arrecifes (Perry *et al.*, 2018). Donde se calcula cuánto carbonato de calcio queda en el arrecife, a partir de la producción de carbonato por corales escleractinos y otros organismos calcificantes secundarios (*i.e.* algas coralinas costrosas) y su contraparte, los organismos bioerosionadores (Perry, 2011). Por lo cual, es una medida cuantitativa que puede ayudar a relacionar la pérdida o ganancia de carbonato con la dinámica ecológica del arrecife y los eventos climáticos y/o antropogénicos (Roik *et al.*, 2018).

En este proyecto se evaluó el presupuesto de carbonato de calcio en una de las zonas más importantes en el Golfo de México: el Sistema Arrecifal Veracruzano, SAV (Leonardo Ortiz-Lozano *et al.*, 2013). Para estimar el presupuesto de carbonato, se utilizó la metodología de *ReefBudget*, propuesta por Perry y Lange (2019), la cual consistió en realizar muestreos de campo en 12 sitios arrecifales del SAV y posteriormente, se estimó un promedio para todo el sistema. Para los organismos productores de carbonato se monitorearon corales duros y algas coralinas costrosas; también se registraron datos de cobertura (cm) e identificación de especies, así mismo se registró la cobertura de macroalgas, escombros, coral muerto, rocas y arena. En el caso de los organismos bioerosionadores, se monitorearon esponjas endolíticas, erizos de mar y peces loro; para los tres grupos se identificaron a nivel de especie, sin embargo, para las esponjas endolíticas, se registró la cobertura superficial (cm<sup>2</sup>), mientras que, para los erizos y peces loro, el número de individuos y la talla (cm). Estos datos se ingresaron en las hojas de cálculo disponibles en línea (<https://geography.exeter.ac.uk/reefbudget/caribbean/>) y se estimaron las tasas de producción de carbonato, bioerosión y balance de carbonato por cada sitio muestreado. Con el fin de obtener datos más específicos para la producción de carbonato coralino en el SAV, se realizó un filtro en las tasas de crecimiento lineal y densidad. Primero, se tomaron en cuenta los datos disponibles para el SAV; segundo, cuando no había para el SAV, se tomaron los del Golfo de México y tercero, cuando no había datos para los anteriores, se utilizaron los valores globales propuestos en las hojas de cálculo.

También se realizó una caracterización biológica de las especies registradas, así como por cada sitio y en todo el SAV. En el caso de los corales y algas coralinas costrosas se estimó la cobertura (%). Para los bioerosionadores; a las esponjas se estimó el área de sustrato ocupado (%); para los erizos y peces loro se estimó la densidad poblacional (ind/m<sup>2</sup>, ind/100 m<sup>2</sup>, respectivamente).

## Marco teórico

### Condiciones que favorecen el crecimiento de los arrecifes coralinos

El marco arrecifal en los arrecifes de coral se construye a partir del carbonato de calcio producido principalmente, por los pólipos coralinos del orden Sclerectina. Los corales escleractinos mantienen una relación simbiótica con dinoflagelados del género *Symbiodinium*, también llamadas zooxantelas donde le proporcionan al coral productos fotosintéticos que le aportan el 90% de energía, aproximadamente (Iluz y Dubinsky, 2015), mientras que el hospedador le suministra a las zooxantelas carbono para realizar la fotosíntesis (Gattuso *et al.*, 1999). Para mantener esta simbiosis y en general una condición favorable para el crecimiento coralino, se requieren de condiciones que favorezcan a los organismos hasta el arrecife (Allemand *et al.*, 2011). Hoegh-Guldberg y colaboradores (2011) mencionan que los principales factores son la luz, la temperatura y la concentración de iones carbonato; otros autores incluyen la nutrición, salinidad, turbidez (Allemand *et al.*, 2011), movimiento del agua y oxígeno disuelto (Osinga *et al.*, 2011).

La luz influye directamente en los procesos fisiológicos de las zooxantelas, pues son la principal fuente de energía para los corales, sin embargo, una alta radiación fotosintética activa y la luz UV también pueden inducir el blanqueamiento, generalmente se acompaña de altas temperaturas de la superficie del mar (Baird *et al.*, 2009; Hill *et al.*, 2012). Gracias a esta asociación simbiótica, los corales pueden alcanzar profundidades desde 30 m hasta 150 m, como en los arrecifes mesofóticos (Lesser *et al.*, 2009). El promedio global de la temperatura de los arrecifes es 27.6 °C (Sheppard *et al.*, 2018a) para que exista un óptimo crecimiento de los corales se considera una temperatura mínima de >18 a 21 °C (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2011; Kleypas *et al.*, 1999).

La concentración de iones carbonato, se relaciona a la saturación de minerales calcita y aragonita; este último es el principal que conforma a los esqueletos coralinos (Sheppard *et al.*, 2018a). Una saturación de aragonita de 3.3 (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2011) a 3.8, se considera óptima para los arrecifes porque mantiene propicia la precipitación del mineral (Sheppard *et al.*, 2018a). Los corales dependen del flujo de agua para dispersar alimento, nutrientes, sedimentos y mejora el intercambio de gases, favoreciendo la oxigenación (Osinga *et al.*, 2011) y en consecuencia la calcificación (Rinkevich y Loya, 1984). Hablar de la influencia de cada factor sobre el crecimiento y calcificación de los corales es complicado por la alta interacción que existe dentro del ecosistema y que depende tanto a nivel de organismo como del arrecife y la ubicación geográfica (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2011; Osinga *et al.*, 2011).

### Principales amenazas de los arrecifes coralinos

Debido a la influencia de las actividades antropogénicas como las emisiones de CO<sub>2</sub>, expansión de la mancha urbana, derrames de contaminantes, construcción de puertos, turismo y pesca, entre otras, han provocado que la conservación de los arrecifes de coral esté en peligro (Veron *et al.*, 2009). Podemos clasificar la gama de amenazas en: globales y locales. Las amenazas globales son el cambio climático y la alteración química y física del océano engloban al aumento de temperatura, AO, el aumento del nivel del mar y tormentas tropicales extremas (Burke *et al.*,

2011). Las amenazas locales son la sobrepesca y prácticas destructivas, la contaminación marina, el desarrollo costero y el cambio de uso de suelo; éstas presentan factores estresantes como descargas de agua fluviales con sedimentos y nutrientes y/o bajas poblaciones de herbívoros que favorecen el crecimiento de macroalgas (Bryant *et al.*, 1998; Burke *et al.*, 2011). De esta forma se puede mencionar que no actúan de manera aislada, sino que interactúan sinérgicamente (Burkepile y Hay, 2008) y que disminuyen la capacidad de construcción de arrecifes (Kleypas *et al.*, 2000) además vulneran cerca de 275 millones de personas que dependen directamente de los arrecifes (Spalding y Brown, 2015).

A partir de la Revolución Industrial, se emitieron hacia la atmosfera de 280 a 387 partes por millón de CO<sub>2</sub> (Feely *et al.*, 2010). Entre las consecuencias por el aumento de concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico están; el calentamiento global y la acidificación oceánica, esta última a causa del aumento de del CO<sub>2</sub> la disuelto en el océano, entre otras (Fabry *et al.*, 2008). Entre las causas que desencadenan el blanqueamiento es el estrés térmico por aumento de temperatura de la superficie del mar (Veron, 2009). Uno de los primeros blanqueamientos masivos fue en los arrecifes del Pacífico de Panamá y en las Islas Galápagos relacionado con el fenómeno de El Niño en 1982-1983, después siguieron el Pacífico oriental y central, así como regiones del Atlántico (Glynn, 1984). Después del blanqueamiento masivo de 1998, ocurrió la muerte de 90% de corales en arrecifes del Indo-Pacífico; el impacto de El Niño fue mayor debido al registro previo de altas temperaturas del mar (Hoegh-Guldberg, 2011).

Desde 1990, las enfermedades en corales han aumentado en diferentes niveles como; en número, especies afectadas y extensión geográfica, siendo el Caribe con más especies coralinas susceptibles a comparación del Indo-Pacífico (Sutherland *et al.*, 2004). En un arrecife de Saint Croix, Islas Vírgenes, la enfermedad de la banda blanca afectó al 99% de las colonias de especies constructoras de arrecifes, *A. palmata* y *A. cervicornis*, donde hubo una disminución del tejido vivo y el 11% de las colonias murieron (Gladfelter, 1982). En dos sitios de las Islas Vírgenes se reportó que la cobertura coralina pasó de 20.4% a 10.3% debido a un conjunto de perturbaciones, primero hubo un blanqueamiento por estrés térmico que dejó vulnerables a las colonias y posterior al suceso, surgió un brote de enfermedades que causó una mortalidad coralina (Caroline S. Rogers *et al.*, 2009). En 1983 se reportó una drástica disminución poblacional de *Diadema antillarum* en el área de distribución del Atlántico, lo cual cambió las interacciones ecológicas de la región, pues en ausencia de este erizo herbívoro, hubo un aumento drástico de macroalgas (Charles Birkeland, 2019; Burkepile y Hay, 2008). Entre 1998-2000 la densidad poblacional de *D. antillarum*, para el Atlántico Oriental Tropical fue baja (Kramer, 2003), aunque se ha visto un aumento de densidad en *Flower Garden Banks*, Golfo de México, sobre todo en *West Garden Flower* (~20 ind/100 m<sup>2</sup>), (Johnston *et al.*, 2017).

En 2014 se reportó el primer brote de la enfermedad de pérdida de tejido de coral pétreo en Florida y para el 2018, se reportó en un sitio del Caribe mexicano (Alvarez-Filip *et al.*, 2019). Esta enfermedad llega a ser altamente transmisible y mortal para los corales escleractinos, se considera que los primeros brotes aparecen en *Meandrina meandrites* y *Dichocoenia stokesii* y puede llegar a afectar a más de 20 de especies (FDE, 2021; NOAA, 2018). En el caso del Caribe mexicano las especies altamente susceptibles son, *Dendrogyra cylindrus*, *Pseudodiploria strigosa*, *M. meandrites*, *Eusmalia fastigiata*, *Siderastrea siderea* y *Diploria labyrinthiformis* (Alvarez-Filip *et al.*, 2019). Entre las consecuencias ecológicas por esta enfermedad están, cambios potenciales en

la calcificación y presupuestos de carbonatos, así como cambios en la comunidad bentónica porque causa una disminución en la cobertura coralina general e incrementa la colonización de macroalgas, cianobacterias y algas filamentosas sobre corales muertos (Estrada-Saldívar *et al.*, 2021). Uno de los primeros brotes en el Caribe mexicano fue en un sitio de Puerto Morelos, donde se reportaron nueve especies constructoras de arrecifes altamente susceptibles, éstas presentaron una mortalidad inicial del 1% en julio de 2018 y aumentó hasta 58% en marzo del 2019, lo que provocó que estas colonias pasaran de una tasa de calcificación de 1.38 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año a 0.22 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año para ese mismo periodo de tiempo (Estrada-Saldívar *et al.*, 2020).

En el caso del *East Flower Garden Bank* y el *West Flower Garden Bank*, son arrecifes con limitados eventos de mortalidad por blanqueamiento y de enfermedades además poseen una cobertura coralina que se ha mantenido y aumentando al 50%, en el caso de macroalgas, han pasado del 3% a 20% desde 1999 (Johnston *et al.*, 2016). En 2016 se reportó el primer evento de mortalidad en corales y otros invertebrados en *East Flower Garden Bank*, la hipótesis para explicarlo es una baja concentración de oxígeno disuelto combinado con otros factores estresantes (Johnston *et al.*, 2019). Se estima que en los arrecifes de la región del Atlántico Tropical Occidental (Caribe y Golfo de México) presentan una cobertura coralina media del 14.3%, muy inferior a la que tenían en la década de los años 1970 y 1980 (Jackson *et al.*, 2014). Específicamente en el Caribe, se reporta una cobertura media del 18% (Hildebrand, 2017). En contraste, en los arrecifes del Golfo de México presentan coberturas coralinas de 19.1% en sitios en condiciones subóptimas como el SAV hasta 58.1% en sitios conservados como *Flower Garden Banks* (Gil-Agudelo *et al.*, 2020; Horta-Puga *et al.*, 2017).

## Balance de carbonato de calcio en los arrecifes de coral

Durante el desarrollo de la estructura del arrecife, ésta puede estar sujeta a transformaciones, donde Hubbard (2015) destaca cuatro procesos: producción inicial de carbonatos por parte de corales escleractinos, la descomposición física y biológica de dicha estructura, tendencias de almacenamiento de sedimento y niveles de cementación secundaria e incrustaciones. En este contexto el balance de carbonato de calcio en los arrecifes puede ayudar a estimar la condición arrecifal y permite estudiar cambios en los procesos geoecológicos (Lange *et al.*, 2020; Perry *et al.*, 2013). De acuerdo con Perry (2011), el balance de carbonato de calcio, también conocido como presupuesto de carbonato de calcio, es una medida que estima la producción neta de carbonato ( $\text{kg CaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}=\text{G}$ ) a partir de la producción bruta de carbonatos y la erosión, relacionados con procesos químicos, físicos y biológicos que ocurren en el arrecife (Figura 1). El balance de carbonato de calcio está relacionado con las tasas de crecimiento, densidad y calcificación y no sólo se enfoca en la cobertura coralina, sino que también toma en cuenta otros grupos calcificantes como las algas coralinas costrosas, entre otros organismos incrustantes calcificantes (Stearn *et al.*, 1977), así como tasas de densidad poblacional y cobertura de organismos bioerosionadores como los peces loro, erizos y esponjas endolíticas (Perry *et al.*, 2012).

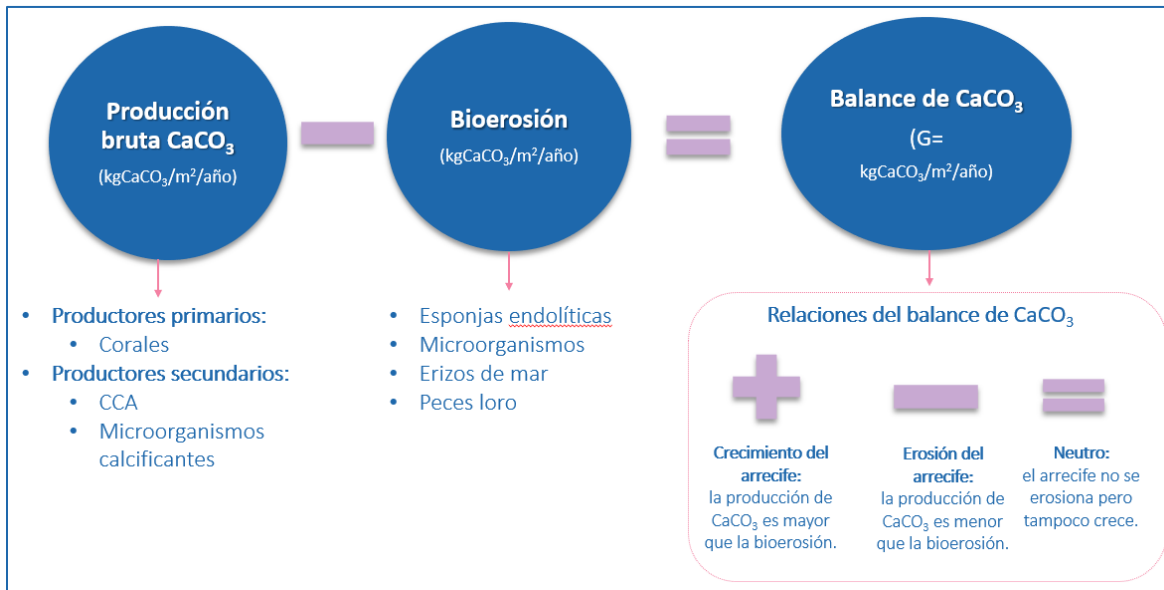


Figura 1. Esquema del balance de carbonato de calcio. La producción bruta de carbonato de calcio incluye la precipitación de minerales carbonatados por organismos calcificantes (corales y las algas coralinas costrosas, CCA). La bioerosión por parte de organismos erosionadores son los que, por su estrategia de vida, degradan el sustrato carbonatado tales como erizos, peces loro, esponjas endolíticas y microorganismos, por mencionar algunos. Como resultado de la diferencia entre las tasas, se obtiene el presupuesto de carbono, donde los resultados pueden indicar la condición del arrecife.

El primer componente de la ecuación es la producción de carbonato de calcio, la cual incluye a todos los procesos que contribuyen con la agregación de este mineral al arrecife (Figura 1). Existen dos vías para la agregación de carbonato en el arrecife: la física y la biológica, en este estudio sólo se abordó la segunda vía (Figura 1). En la primera vía, se aumenta el carbonato por la precipitación minerales carbonatados (Scholle y Ulmer-Scholle, 1978). En la segunda vía, se considera a la parte biológica que incluye a los organismos calcificantes, donde los pioneros son los corales esclerectinos y la superficie que cubren, basados en el carbonato de calcio que producen para formar su esqueleto, aunque también contempla a las CCA y a otros organismos incrustantes que al igual que los corales duros, contribuyen por medio de la sedimentación de sus estructuras calcáreas cuando éstos mueren (Perry, 2011).

La estimación de producción de carbonato por parte de los corales escleractinos y las CCA, se basa en las tasas de densidad ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ) y crecimiento ( $\text{cm}/\text{año}$ ). De acuerdo con Lough y Barnes (2000), la acumulación de carbonato en organismos calcificantes es el producto de la tasa de crecimiento y densidad. Por lo tanto, el crecimiento lineal o la cobertura por sí solas no deberían tomarse como un indicador de la salud arrecifal, sino que debe analizarse junto con la densidad y calcificación, pues son tres tasas que están interrelacionadas.

Al final, éstas dos tasas influyen en la calcificación o acumulación de carbonato de la colonia, por ejemplo, los corales ramificados tienden a presentar un crecimiento lineal rápido, aunque su esqueleto es más poroso y por lo tanto más frágil, tiene menor densidad. En colonias ramificadas como *Acropora* sp. de la parte central del Océano Indico se ha reportado una tasa de extensión de  $6.07 \text{ cm}/\text{año}$ , densidad de  $1.51 \text{ gr}/\text{cm}^3$  y se traduce en calcificación de  $1.41$

g/cm<sup>2</sup>/año (Morgan y Kench, 2012) y se estima que puede alcanzar una tasa de extensión de 10 cm/año (Sheppard *et al.*, 2018b). En dos sitios del sur del Pacífico Mexicano, la colonia ramificada de *Pocillopora* sp. presentó una tasa promedio de crecimiento de 3.09 cm/año, densidad de 1.64 gr/cm<sup>3</sup> y generó una tasa de calcificación de 5.05 g/cm<sup>2</sup>/año (Medellín-Maldonado *et al.*, 2016). La distribución de la densidad esquelética en este tipo de morfologías presenta un gradiente axial de densidad, esto quiere decir que las ramas suelen ser más porosas y frágiles mientras que la base es más densa y rígida (Hughes, 1987).

En el caso de las colonias con crecimiento masivo como *Porites* sp., la relación entre la tasa de crecimiento con la tasa de densidad es inversamente proporcional, esta estrategia les permite invertir la calcificación en extensión y así ocupar más espacio en menor tiempo y con altas tasas de calcificación (Lough y Barnes, 2000). En dos sitios del sur del Pacífico Mexicano las colonias de *Porites* sp., alcanzaron tasas promedio de crecimiento de 0.45 cm/año, de densidad es 1.16 gr/cm<sup>3</sup> y se lee en una tasa de calcificación es 0.53 g/cm<sup>2</sup>/año (Medellín-Maldonado *et al.*, 2016). Otro ejemplo, son las colonias masivas de *Montastrea annularis* en arrecifes del Golfo de México se han reportado tasas promedio de crecimiento de 0.86 cm/año, densidad de 1.67 g/cm<sup>3</sup> y se traduce en una tasa de calcificación de 1.43 g/cm<sup>2</sup>/año (Carricart-Ganivet, 2004). Lo anterior coincide con lo reportado por Medellín-Maldonado y colaboradores (2016) donde colonias masivas de *Porites* sp. y *Pavona* sp. y ramificadas de *Pocillopora* sp., presentaron la misma estrategia de competencia espacial, pero como las tasas de crecimiento y densidad de *Pocillopora* sp. fueron mayores, por lo tanto, contribuyeron con altas tasas de calcificación para el arrecife (2.99 a 5.23 g/cm<sup>2</sup>/año). En cambio, en colonias masivas de *Montastrea annularis*, la relación fue directamente proporcional entre la tasa de densidad y la calcificación (Carricart-Ganivet, 2004), esto se traduce en que la calcificación se invierte en esqueletos más densos y poco porosos, provocando que las colonias crezcan poco (Carricart-Ganivet, 2007).

En las algas coralinas costrosas generalmente, su estudio se ha enfocado al porcentaje de cobertura y tasas de crecimiento vertical y lateral (mm/año) y es aún menor la información disponible sobre las tasas de densidad y calcificación (Mallela, 2007). La contribución en la producción bruta de carbonato de las CCA es inferior a comparación de los corales duros, en dos arrecifes de la Isla Gorgonia, Colombia, los valores promedio llegan a ser de 0.17 kg CaCO<sub>3</sub>/cm<sup>2</sup>/año frente a 4.15 kg CaCO<sub>3</sub>/cm<sup>2</sup>/año de colonias de *Pocillopora* spp. (Céspedes-Rodríguez y Londoño-Cruz, 2021). En arrecifes alejados de la costa en los Cayos Florida, la calcificación de CCA es de 0.054 g/cm<sup>2</sup>/año (Kuffner *et al.*, 2013), aunque en la Gran Barrera Arrecifal se han reportado valores promedio de 0.149 g/cm<sup>2</sup>/año, donde la tasa más alta fue de *Hydrolithon onkodes* con 0.33 g/cm<sup>2</sup>/año (Chisholm, 2000). Mallela (2007), observó en Río Bueno, Jamaica, que la alta producción de carbonato de calcio y de cobertura por parte de CCA y otros organismos incrustantes, se debe a un ambiente de bajo impacto de aporte fluvial (sedimentación, turbidez, nutrientes y cantidad de luz) o sea, con agua clara y con alta energía de oleaje. A pesar de que las CCA tienen un aporte bajo a la estructura arrecifal, son importantes para integración del sedimento y el reclutamiento coralino (Chisholm, 2000; Sheppard *et al.*, 2018b). Aún falta información sobre la contribución de otros organismos de la comunidad incrustante, como gusanos serpúlidos y serbúlidos, briozoos, foraminíferos, bivalvos incrustantes y reclutas de coral (Davies y Hutchings, 1983; Mallela, 2007).



El segundo componente de la ecuación es la erosión (*Figura 1*). El cual es un proceso natural en los arrecifes y actúa como un precursor del deterioro del sustrato arrecifal y se da por una interacción de mecanismos biológicos, físicos y químicos (Hutchings, 2011; Perry, 2011). La bioerosión fue definida por Neuman (1966) como, la remoción del sustrato mineral o lítico por agentes vivos. Existen diferentes organismos erosionadores; Hutchings (2011) agrupa a todos estos agentes en tres categorías: microorganismos endolíticos (cianobacterias, microalgas, hongos y bacterias heterotróficas), macroorganismos endolíticos (algunas especies de esponjas) y herbívoros (erizos y peces). Estos ejemplos no son los únicos, pero de acuerdo con Perry y Lange (2019); Perry *et al.*, (2012) se decidieron incluir estos grupos por la disponibilidad de hábitat y de fácil alcance para cuantificar sus tasas de erosión.

La forma de degradar el sustrato carbonatado depende de cada grupo, pues existen organismos perforadores, generalmente son los microbioerosionadores y los que sólo remueven la parte superficial, que son los herbívoros (Hutchings, 2011). Los microbioerosionadores son endolíticos, o sea que se encuentran dentro esqueleto coralino, los cuales excavan al interior del sustrato mediante una serie de reacciones bioquímicas por estructuras celulares especializadas como filamentos o hifas fúngicas (Glynn y Manzello, 2015). En el caso de los microbioerosionadores fotosintéticos, como las cianobacterias siguen un patrón donde la perforación inicial es vertical y una vez que alcanzan un limitante de luz, a 75 m de profundidad aproximadamente, lo hacen de manera paralela a la superficie pues su limitante es la luz (García-Pichel, 2006; Glynn y Manzello, 2015). La tasa de microbioerosión en dos arrecifes del Santuario Marino Nacional de los Cayos de Florida fue la que contribuyó en menor proporción con  $-0.2 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ , sólo por debajo del grupo de las esponjas con  $-0.1 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$  (Kuffner *et al.*, 2019). El grupo más sobresaliente de los macrobioerosionadores endolíticos son las esponjas endolíticas (Glynn y Manzello, 2015). Estas pueden tener dos formas de crecimiento, en galerías como *Cliona tenius* o en cámaras donde sólo las físculas inhalantes y exhalantes sobresalen del esqueleto coralino como *Siphonodictyon brevitubulatum* (Murphy *et al.*, 2016). Existen dos medios para fragmentar el sustrato coralino; uno es el mecánico, en el que remueven el sustrato y producen astillas o pedazos de sedimento; el segundo es el químico, por medio de la disolución del carbonato de calcio del sustrato (Zundeleovich *et al.*, 2007) como el caso de la esponja *Cliona lampa* donde la bioerosión fue 90% por influencia mecánica (Neuman, 1966) pero en la esponja *Pione vastifica*, se observó que químicamente se conseguían tasas de erosión más altas,  $260 \text{ g/m}^2/\text{año}$  (Zundeleovich *et al.*, 2007). Se ha reportado que la cobertura de esponjas en los escombros después del evento de El Niño en arrecifes de Chagos, Océano Índico era de 81% (Sheppard *et al.*, 2002), aunque Perry y colaboradores (2012) encontró que las tasas de bioerosión de esponjas del género *Cliona* sp. eran altas en arrecifes con mayor cobertura coralina viva.

El grupo de los herbívoros se considera como bioerosionadores epilíticos ya que la erosión es externa y lo hacen mecánicamente para excavar y/o rapar el sustrato, coral vivo o muerto (Glynn y Manzello, 2015; Weinstein *et al.*, 2019). Los erizos son los equinodermos que más relevancia tienen en cuanto a la erosión, pueden influir en la pérdida de sustrato por dos vías, la directa cuando se alimentan de algas u otros organismos incrustantes y la indirecta, por la construcción de cavidades u hoyos lo que genera el debilitamiento de la estructura (Glynn y Manzello, 2015; Russell *et al.*, 2018). El grado de erosión depende principalmente de tres factores, tamaño, número de individuos y especie del erizo (Bak, 1994). Los géneros con altas tasas de

erosión son *Diadema* sp. y *Echinometra* sp.; se ha estimado que la contribución de este grupo a la erosión es más del 75%, respecto a peces loro y esponjas (Bak, 1994).

Por otro lado, la erosión de los peces loro depende de factores como la densidad poblacional, biomasa y etapa vida (Perry y Lange, 2019). Así mismo Adam y colaboradores (2018) los clasifica en cuatro grupos funcionales tomando en cuenta la ecología alimentaria, tipo de alimento y de mordida; los primeros dos se distinguen por alimentarse de macroalgas a partir de una mordida de desgarre (ramoneadores, *i. e. Sparisoma aurofrenatum*, *Sp. chrysopterum*, *Sp. rubripinne*) y de césped algal largo a partir de una mordida de recorte (cortadores, *i. e. Scarus coeruleus*) por lo que remueven en menor medida el sustrato y rara vez dejan cicatrices en el sustrato; los siguientes dos grupos se alimentan de la matriz algal epilítica (raspadores *i. e. Sc. vetula*, *Sc. taeniopterus*) o de algas endolíticas y epilíticas más cortas (excavadores *i. e. Sparisoma viride*, *Scarus guacamaia*, *Sc. coelestinus*) los cuales tiene que raspar y excavar para alimentarse y son altamente erosionadores. Por la cantidad de datos mencionados anteriormente, son el grupo ictiológico con más información disponible para calcular tasas de erosión (Perry y Lange, 2019; Weinstein *et al.*, 2019). La influencia de este grupo es tal que, Molina-Hernández y colaboradores (2020) encontraron que la conservación en 34 sitios de arrecifes del Caribe mexicano entre 2004 y 2018 se debe a la disminución de la abundancia peces loro excavadores, principalmente *Sp. viride*, pues durante ese periodo la producción promedio de carbonatos sólo se mantuvo entre 1.8 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año<sup>-1</sup> y no hubo un aumento significativo. De acuerdo con Weinstein y colaboradores (2019), en arrecifes mesofóticos la tendencia de la erosión por herbívoros generalmente disminuye conforme aumenta la profundidad.

A partir de la descripción sobre los agentes productores de carbonato y erosionadores, se puede decir que la suma de las tasas de producción brutas de carbonato menos la suma de las tasas de erosión da como resultado la tasa neta de producción de carbonato y a partir de ese resultado se obtienen el presupuesto de carbonato en un sitio en específico. Actualmente, existen pocos datos disponibles sobre las tasas de crecimiento, densidad, calcificación y erosión de distintas especies, lo cual limita la comparación entre los sitios de estudio y entre temporalidades (Lange *et al.*, 2020; Molina-Hernández *et al.*, 2020).

## Arrecifes de México y Veracruz

En México se pueden distinguir cinco zonas arrecifales. En el Pacífico se encuentran la Península y Golfo de California, Archipiélago de Las Revillagigedo, Islas María y Costas del Pacífico, donde los arrecifes son pequeños y aislados geográficamente (Lara-Lara *et al.*, 2008). Mientras que en el Atlántico están los sistemas arrecifales del Suroeste del Golfo de México, ahí se encuentra el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV); Banco de Campeche y Mar Caribe (Jordan-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, 2003). Los sistemas arrecifales del Suroeste del Golfo de México se caracterizan por establecerse en una plataforma continental terrígena; en cambio, Banco Campeche y el Caribe presentan una plataforma carbonata (Jordan-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, 2003).

Para México, en cuanto al presupuesto de carbonatos, los estudios indican que está disminuyendo y que en algunas regiones del país no se cuenta con datos disponibles como en la

región del Golfo de México. En los arrecifes del norte y sur del Pacífico las tasas brutas de producción de carbonato han disminuido de 1987 a 2003; en Cabo Pulmo, Golfo de California, disminuyó de 20.36 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año a 3.8 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año; en La Entrega, Oaxaca, pasó de 28 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año a 15 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año (Calderón-Aguilera *et al.*, 2007). En 19 arrecifes de cuatro países del Caribe existe una reducción del presupuesto de carbonato, el 21% de los arrecifes registraron tasas netas de -1.77 a -0.14 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año; 26% fueron positivos pero no sobrepasaron el 1 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año y sólo el 5% sobre pasaron los 5 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año (Perry *et al.*, 2013). Para el Caribe mexicano, la tasa neta de producción de carbonato en 2004 era de 1.8 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año y para el año 2018 se estimó en 0.6 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año (Molina-Hernández *et al.*, 2020). A pesar de que el SAV es el conjunto arrecifal más grande del Golfo de México y donde los arrecifes se han desarrollado en condiciones subóptimas; con alta turbidez, debido a las descargas de agua de los ríos Jamapa y Papaloapan y con tasas de sedimentos máximos de 2 kg/m<sup>2</sup>/día (Pérez-España y Vargas-Hernández, 2008; Tunnell, 1988), no existen suficientes estudios sobre presupuestos de carbonatos (Norzagaray-López *et al.*, 2018) que ayuden a realizar comparaciones con otras zonas arrecifales y temporalidades. Se debe poner énfasis en los factores biológicos que influyen el aporte de carbonatos y los procesos bioerosivos del sistema arrecifal.

Los principales corales formadores de arrecifes del SAV son; *Colpophylla natans*, *Montastrea cavernosa*, *Orbicella faveolata*, *Siderastrea siderea* y *O. franksi*, (Horta-Puga *et al.*, 2017; Pérez-España *et al.*, 2015). De acuerdo a un estudio basado en el monitoreo de 10 arrecifes, la cobertura promedio de coral vivo del SAV es de 19.1%, (Horta-Puga *et al.*, 2017). En 1960 se estimó una cobertura de coral vivo de 40 a 50% (Kühlmann, 1975) y para el año de 1984, disminuyó hasta 19% y se ha mantenido en promedio 20% (Horta-Puga *et al.*, 2015). En cuanto a la cobertura de macroalgas en el SAV, en general es baja de 7.1% (Guillermo Horta-Puga y Tello-Musi, 2009) a 5.8%, donde la parte norte se tiene registrado una cobertura de 4.9% y en el sur es 6.5% (Horta-Puga *et al.*, 2017). Los porcentajes de cobertura cambian de acuerdo con el arrecife, en Hornos se tiene un valor de 0% pero en Topatillo y Punta Gorda, es de 45% a 47%, respectivamente (López-Padierna, 2017). Guillermo Horta-Puga y Tello-Musi (2009) observaron que, en los arrecifes alejados a la costa, por ejemplo, Isla de Enmedio, muestran un aumento de cobertura macroalgal a comparación de los cercanos a la costa, como Blanca; lo que sugieren es que en los arrecifes alejados existe una disminución de herbívora y, además, los nutrientes están más disponibles por la baja concentración de sólidos suspendidos y son menos aprovechados por el plancton.

En el SAV la cobertura de *Acropora* sp. ha reportado pérdidas graduales. En el arrecife de Enmedio a mediados de 1960 la cobertura de *Acropora palmata* era del 100% (Rannefeld, 1972). La disminución de *A. palmata* en los años 1970 estuvo ligada a las inundaciones del Río Jampa y la entrada de agua fría, asimismo la influencia de los depredadores como peces, caracoles y gusanos causan daños erosivos (Larson *et al.*, 2014). A principios de los años 1990 se estudiaron 21 arrecifes del SAV donde *A. palmata* y *A. cervicornis* se presentaron en 19 y 18 arrecifes, respectivamente, la cobertura de *A. palmata* fue de 5-20% en Anegada de Afuera asociada a la zona de barlovento (Lara *et al.*, 1992), para 2002 se estudiaron seis arrecifes donde se reportó la presencia de *A. palmata* en el arrecife de Enmedio y alcanzó una cobertura media del 0.3%, mientras que para Santiaguillo y Anegada de Afuera fue menor al 0.1% en cada sitio (Jones *et al.*, 2008). En el 2017, *A. cervicornis* presentó una cobertura relativa de 0.3% tanto para el arrecife de

Enmedio como para Chopas mientras que, para *A. palmata* en el arrecife Cabezo fue de 0.2% (Horta-Puga *et al.*, 2017). Aunque históricamente la presencia de *A. palmata* y *A. cervicornis* no es de dominancia en el SAV, tienen altas tasas de calcificación de 16 g/cm<sup>2</sup>/año (Norzagaray-López *et al.*, 2018) y brindan una mayor complejidad arrecifal (Kuffner y Toth, 2016), por ello su tendencia a la baja puede generar cambios en la estructura coralina.

Para el Golfo de México uno de los corales masivos representativos es *Montastraea* sp., donde las tasas de densidad crecen a mayor temperatura media del mar y en sitios alejados de la costa mientras que en el Caribe las colonias masivas de *Porites* sp., la densidad está relacionada negativamente conforme aumenta la temperatura en los sitios cercanos a la costa, pero en ambos géneros, la relación es positiva en ambientes menos terrígenos (Carricart-Ganivet, 2007). Se ha reportado que las condiciones ambientales subóptimas características del SAV, pueden influir en el crecimiento de *M. cavernosa* porque la tasa promedio de crecimiento es de 2.9 mm/año (Horta-Puga y Carriquiry, 2008); ésta es ligeramente inferior en comparación con la tasa reportada de 3.1 mm/año en las Bermudas, valor obtenido a partir de un registro histórico de 800 años, aproximadamente (Berger *et al.*, 2002). Elizalde-Rendón y colaboradores (2010) reportaron que las colonias de *P. astreoides* en diez arrecifes del SAV registraron tasas promedio de densidad, crecimiento y calcificación menores a las de Mahahual, Caribe mexicano y al Golfo de Guanahacabibes, Cuba, donde los valores para las colonias del SAV se relacionaron a menor temperatura (26.5°C) que en las del Caribe (28°C) y Cuba (27.7°C). En el arrecife La Blanquilla, SAV, se encontró que *O. faveolata* y *O. annularis* bajo las condiciones subóptimas pueden formar esqueletos extendidos pero con menor grosor, así como sucede con las colonias del arrecife de Mahahual en condiciones ambientales poco favorables (Cruz-Piñón *et al.*, 2003). Así mismo se observó que las colonias de *P. porites* en el SAV, Mahahual y el Golfo de Guanahacabibes, muestran que los recursos de calcificación se invierten en la tasa de extensión y, en consecuencia, existen valores bajos de densidad y calcificación (Elizalde-Rendón *et al.*, 2010). Este proceso de modulación se denomina “estiramiento” y es característico de sitios en condiciones poco favorables como alta turbidez y concentración de sedimentos, tal es el caso de SAV, donde las tasas de densidad y calcificación disminuyen porque se compensa con altas tasas de crecimiento (Carricart-Ganivet y Merino, 2001). Podemos observar que las condiciones subóptimas del SAV históricamente no han cambiado y los corales se han adaptado a ellas, pudiendo influir en el crecimiento y desarrollo de la comunidad arrecifal y, por consiguiente, es importante conocer el presupuesto de carbonato del sitio.

## Justificación

La falta de estudios sobre el balance presupuestario de carbonato de calcio en el Sistema Arrecifal Veracruzano hace complicado conocer su condición actual y realizar comparaciones temporales. Se desconoce si los arrecifes han perdido complejidad estructural, cuáles son las especies coralinas que aportan más carbonato de calcio a la estructura o, por el contrario, si dicha acumulación biogénica se está perdiendo a causa de agentes bioerosionadores. Esta información es fundamental para los planes de manejo de las Áreas Naturales Protegidas, porque así se pueden priorizar los sitios para una restauración y conservación adecuadas; también para entender el efecto de los eventos climáticos locales, globales naturales y los de origen antropogénico. Por lo anterior, es fundamental contribuir al monitoreo del SAV y tener un punto de partida, el cual sirva para hacer comparaciones temporales y espaciales, así como conocer y analizar cuál es la tendencia del presupuesto de carbono, la producción de carbonato y de la bioerosión.

## Objetivo general

Estimar y comparar el balance de carbonato de calcio y determinar los controladores biológicos de los procesos de producción de carbonato de calcio y bioerosión en 12 sitios arrecifales del Sistema Arrecifal Veracruzano.

## Objetivos particulares

- Integrar, sintetizar y analizar los datos de campo recabados en 12 sitios arrecifales del SAV.
- Integrar la información obtenida en campo al método de *ReegBudget* para estimar las tasas de producción de carbonato de calcio, bioerosión y balance de carbonato en los sitios muestreados y a nivel del SAV.
- Realizar un análisis de caracterización biológica de organismos productores de carbonato de calcio y de organismos bioerosionadores como: riqueza específica de especies, cobertura (corales escleractinos, algas coralinas costrosas), porcentaje de sustrato ocupado (esponjas endolíticas) y densidad poblacional (peces loro y erizos).
- Conocer el estado actual de conservación de los 12 sitios arrecifales del SAV a partir del balance de carbonato de calcio estimado.

## Área de estudio

El Sistema Arrecifal Veracruzano es el complejo arrecifal más grande del Golfo de México, en 1992 fue decretado como Área Natural Protegida (DOF, 1992) y en el año de 2012, se declaró Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (DOF, 2012). Está ubicado frente a los municipios Veracruz, Boca del Río y Alvarado en el Estado de Veracruz, posee una superficie total de 65, 516.47 ha.

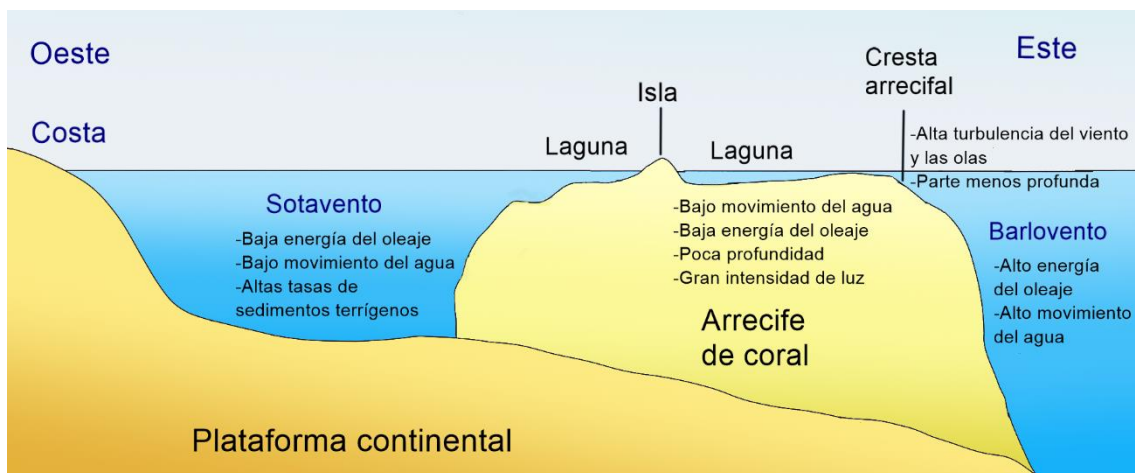
En términos geológicos, la formación de los arrecifes del SAV es reciente, pues data de hace 9,000 a 10,000 años (Morelock y Koenig, 1967). Donde los sedimentos más jóvenes se depositaron sobre basaltos formados durante el Cenozoico tardío (Freeland, 1971), a partir de este hecho, se desarrollaron las condiciones para la formación de dunas y posteriormente, el crecimiento de los arrecifes (Liddell y Tunnell, 2011). Morelock y Koenig (1967) proponen que este proceso de depósito de ocurrió antes del último periodo glacial o glaciación de Wisconsin donde el nivel del mar había disminuido y por lo tanto la zona quedaba expuesta a procesos de intemperie. Estas propuestas se basan, entre otras evidencias, en la composición del sedimento marino, conformado por dos tipos: terrígeno y calcáreo. El primero, sedimento terrígeno, proveniente de la erosión de zonas volcánicas y sedimentarias cercanas a la costa y que se depositaron en la plataforma continental, éste se compone de grava y arena y son materiales ricos en materia orgánica y se sugiere que se acumuló en el Pleistoceno tardío (Liddell y Tunnell, 2011). El segundo, sedimento calcáreo, este es de menor proporción y está depositado entre arrecifes y apenas contribuye con el 10% del sedimento marino, pero dio paso a la formación de los arrecifes (Freeland, 1971; Liddell y Tunnell, 2011).

La región posee un clima cálido y húmedo (AW) con lluvias en verano; presenta una temperatura promedio de 26 °C y mínimas de 18 °C (INECC, 2007). De manera general, se puede destacar tres épocas. La primera son los frentes fríos o “nortes”, que va de septiembre hasta abril, con pocas precipitaciones, bajas temperaturas y entrada de masas de aire frías con fuertes de vientos provenientes del Este (Carvajal-Hinojosa, 2004; Salas-Pérez y Arenas-Fuentes, 2011). La segunda, es la temporada de secas, que es corta, pero con altas temperaturas, poca precipitación y abarca de abril a mayo (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008). La tercera es la temporada de lluvias, que va de mayo a agosto con temperaturas elevadas y durante junio y agosto se presentan abundantes precipitaciones y vientos débiles (Carvajal-Hinojosa, 2004; INECC, 2007). Por último, en la región también se presenta la época de ciclones tropicales o huracanes, abarca de junio a noviembre donde existen intensas precipitaciones y fuertes vientos (CONAGUA, 2015).

Se puede decir que el patrón de oleaje es bajo, salvo en la temporada de huracanes y frentes fríos (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008). Existe una conexión con la zona costera y el mar por medio de la descarga de agua de los ríos La Antigua, ubicado en la parte norte, Jamapa, en el centro y Papaloapan, en el sur lo que contribuye a un aporte de material terrígeno a los arrecifes (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008). En cuanto a la hidrología de la zona, posee un alto contenido de sólidos suspendidos por lo que se puede clasificar como aguas turbias; estos aportes se deben a las descargas fluviales de los ríos mencionados anteriormente. Asimismo, las descargas son una fuente rica de nutrientes ya que contienen aguas municipales, industriales y agropecuarias (Pérez-España y Vargas-Hernández, 2008). Por tales motivos, se considera un ambiente altamente turbio y con condiciones ambientales subóptimas (Horta-Puga *et al.*, 2015).

El SAV está conformado por un conjunto de 28 arrecifes y seis islas nombradas como; Isla Verde, Isla Santiaguillo, Isla Sacrificios, Isla Salmedina, Isla de Enmedio e Isla Polo (SEMARNAT y CONANP, 2017). El conjunto de arrecifes que conforma al SAV se puede dividir en dos grupos: norte y sur. Esta distinción se basa en que los del norte se ubican frente a los municipios de Veracruz y Boca del Río, mientras que los del sur están frente a la localidad de Antón Lizardo, en el municipio Alvarado (Lara *et al.*, 1992). Actualmente, se incluyen dentro del polígono del SAV 28 arrecifes: Anegada de Afuera, Topatillo, Santiaguillo, Anegadilla, Cabezo, De En medio, Rizo, Periférico, Chopas, Sargazo, Punta Coyol, La Palma, Polo, Blanca, Giotte, Ingeniero, Sacrificios, Mersey, Pájaros, Verde, Bajo Paducah, Anegada de Adentro, Blanquilla, Galleguilla, Gallega, Punta Gorda, Punta Brava y Hornos (DOF, 2012). Aunque, (Tunnell, 2007) estima 25 arrecifes, el cual menciona a los arrecifes Lavandera, Tierra Nueva, Punta Moncabo y Aviso.

Dentro de este conjunto arrecifal se pueden distinguir dos tipos de arrecifes, según su morfología: costeros y plataforma (Pérez-España *et al.*, 2015). En el caso de los arrecifes de plataforma, se pueden distinguir cuatro zonas estructurales en las cuales existe cobertura coralina, que varía de acuerdo con la zona (*Figura 2*): Arrecife frontal o Talud Barlovento, Cresta arrecifal o Zona de Bloques, Planicie Arrecifal o Laguna Arrecifal y Arrecife Posterior o Talud Sotavento (Horta-Puga *et al.*, 2017). En el caso de los arrecifes costeros debido a su cercanía a la playa, la zona del sotavento no está desarrollada (Horta-Puga *et al.*, 2017); además este tipo de arrecifes presentan poca cobertura coralina, poseen profundidades que van de 6 a 12 m y están integrados principalmente por sedimentos suspendidos y depositados (Lara *et al.*, 1992).-Asimismo, se puede hacer la clasificación de arrecifes emergentes y no emergentes o sumergidos (Tunnell, 2007). Donde los primeros se caracterizan por llegar a la superficie de la columna de agua, mientras que los no emergentes, no alcanzan a hacerlo, también se les conoce como “ahogadillos” (Horta-Puga *et al.*, 2017).



*Figura 2.* Esquema de un arrecife de plataforma del Sistema Arrecifal Veracruzano. Modificado de Chávez y colaboradores (2007).

Los arrecifes del SAV se desarrollan sobre la plataforma continental, son alargados y están situados paralelos a la línea de la costa y son perpendiculares al sentido del oleaje principal (Liddell y Tunnell, 2011; Morelock y Koenig, 1967). Así mismo, se caracterizan por tener un talud arrecifal con sentido noroeste-sureste, de acuerdo con el INECC (2007) se debe a la influencia del oleaje y puede llegar a alcanzar profundidades promedio entre 2 m en la zona de lagunas arrecifales hasta 40 m en la zona de corales de plataforma (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008).

De acuerdo con Horta-Puga y colaboradores (2007) el SAV cuenta con 35 de las 40 especies coralinas reportadas para el Golfo de México. Históricamente las especies dominantes de colares escleractinios han sido *Siderastrea radians*, *S. siderea*, *Porites astreoides*, *Pseudodiploria strigosa*, *P. clivosa*, *Montrastraea cavernosa*, *Orbicella annularis*, *Colpophyllia natans*, *A. palmata* y *A. cervicornis* (Lara et al., 1992). Se han reconocido dos especies de hidrocoral, *Millepora alcicornis* (Horta -Puga et al., 2007) y *Stylaster roseus* (López-Padierna, 2017). Así mismo, López-Padierna (2017) reportó por primera vez una especie de coral duro para el SAV: *Mycetophyllia aliciae*.

De acuerdo con un monitoreo en ocho arrecifes del SAV de 2006 a 2014, las especies que tuvieron mayor cobertura fueron *C. natans*, *M. cavernosa* y *O. faveolata*, las tres representaron el 64.6% de la cobertura coralina (Pérez-España et al., 2015). Mientras que en un monitoreo posterior en diez arrecifes de 2009 a 2016, estas especies siguieron liderando la cobertura del SAV pero, se incluyeron *S. siderea* y *O. franksi* en el tercer y quinto lugar, respectivamente, donde las cinco especies alcanzan una cobertura del 70%, aproximadamente (Horta-Puga et al., 2017). Sobre la cobertura del género *Acropora* sp., este se estima en 0.54% (Rojas-Ramírez, 2020) y se ha relacionado con las zonas arrecifales de mayor impacto como el barlovento y la cresta (Tunnell, 2007).

Se debe tomar en cuenta que la cobertura coralina puede cambiar de acuerdo con la zona arrecifal debido a las condiciones de sedimento, cantidad de luz, profundidad y actividad de oleaje. En barlovento existe una cobertura mayor relacionado a un crecimiento rápido; la cresta arrecifal, se distingue por una intensa actividad del oleaje por lo que existe un porcentaje mayor de coral muerto y con poco crecimiento coralino; en cambio en la laguna arrecifal, existe poco movimiento donde se pueden encontrar corales dispersos y en sotavento, existe una mayor diversidad de especies, pero con menor cobertura, esta zona al igual que la laguna arrecifal presenta poco movimiento del agua (Horta-Puga et al., 2017). Tal es el caso de *A. palmata* donde su distribución está relacionada a las zonas de laguna arrecifal y de cresta (López-Padierna, 2017).

Sobre la diversidad de invertebrados bentónicos Carmona-Islas y colaboradores (2019) realizaron un estudio taxonómico en diez arrecifes del SAV, donde encontraron 36 especies de invertebrados bentónicos distribuidos en los siguientes grupos; anemonas (clase Anthozoa, subclase Hexacorallia), moluscos (clase Gasteropoda), esponjas (clase Desmospongiae), equinodermos (clase Echinoidea), estrellas de mar (clase Asteroidea) y poliquetos (Polyqueata). En el caso de las esponjas se han reportado hasta 46 especies de la clase Desmospongiae donde se incluye la especie perforadora *Cliona delitrix* (Gómez, 2007) su distribución se ha reportado en los arrecifes Verde, Santiaguillo, En medio y en otros cinco arrecifes (Carmona-Islas et al., 2019).

Respecto a los erizos, Horta-Puga (2003) reportó una mayor densidad del género *Echinometra lucunter* y *E. viridis* de 65 ind/100 m<sup>2</sup>, en cambio para *Diadema antillarum* sólo se lograron reportar 2 ejemplares durante el estudio. Celaya-Hernández (2006), encontró sólo 10



individuos de *D. antillarum* pero destacó que a pesar de la poca abundancia comparada con otras especies, esta fue la de mayor tamaño con un diámetro de testa de 12 cm cuando las otras especies rebasaron los 6 cm. Se ha sugerido que la disminución de *D. antillarum* ha sido desde el evento de mortalidad masiva de los años 1983 y 1984, y actualmente se ve reflejado en la dominancia del género *Echinometra* (Horta-Puga, 2003). Además de las especies ya mencionadas, también se han registrado *Lytechinus variegatus*, *L. williamsi*, *Tripneustes ventricosus* y *Eucadaris tribuloides* (Carmona-Islas *et al.*, 2019).

Sobre la riqueza íctica, se identificaron 155 especies distribuidos en diez arrecifes del SAV (Rangel-Avalos *et al.*, 2007). Dentro de éstas, nueve son especies de peces loro, repartidos en tres de los tres grupos funcionales que proponen Adam y colaboradores (2018): 1) excavadores (*Sp. viride* y *Sc. guacamaia*), 2) raspadores (*Sc. vetula*, *Sc. taeniopterus* y *Sc. iseri*), 3) ramoneadores (*Sp. aurofrenatum*, *Sp. chrysopterus* y *Sp. rubripinne*). En el caso de la especie *Sc. iseri*, se tomó en cuenta como raspador como lo sugiere Molina-Hernández y colaboradores (2020). De acuerdo con Pérez-España y colaboradores (2015) consideran que la familia Scaridae es una de las más comunes en el SAV, lo que puede sugerir es que tienen una amplia distribución en el área. Sin embargo, son especies poco abundantes: *Sc. iseri* apenas llega a los 2.76 individuos, mientras que las especies con mayor distribución fueron *Sp. aurofrenatum* y *Sp. chrysopterus* pues se encontraron en los 8 arrecifes muestreados, pero con bajas abundancias que van de los 0 a 0.99 individuos (Pérez-España *et al.*, 2015). En lugares de importancia turística como el barco hundido “Riva Palacio”, ubicado entre los arrecifes Verde y Anegada de Adentro, se han registrado especies como *Sc. iseri*, *Sp. aurofrenatum*, *Sp. chrysopterus*, *Sp. rubripinne* y *Sp. viride* (Martínez-Hernández y Camacho-Olivares, 2007). En el arrecife de En medio se encontraron las especies *Sc. iseri* y *Sc. taeniopterus* las cuales estuvieron relacionadas a la zona de la laguna arrecifal y presentaron bajas abundancias (Abarca-Arenas y Valero-Pacheco, 2007). Los grupos funcionales con mayor importancia erosiva son los peces loro excavadores y raspadores, y por lo menos en la región del Caribe la especie con mayor influencia erosiva es *Sp. viride* (Adam *et al.*, 2018; Molina-Hernández *et al.*, 2020) y se considera de alta presencia en el arrecife de En medio (Rojas-Ramírez, 2020).

Para este estudio se seleccionaron 12 sitios del SAV (Figura 3), los cuales están clasificados por grupos (norte y sur) y profundidad (somero, 4 m a 5 m; y profundos, 5 m > a 15 m). Los arrecifes del norte fueron Sacrificios, Verde, Ahogado chico, Galleguilla y Blanquilla. Mientras que los arrecifes del sur son Isla de Enmedio, Blanca y Santiaguillo.

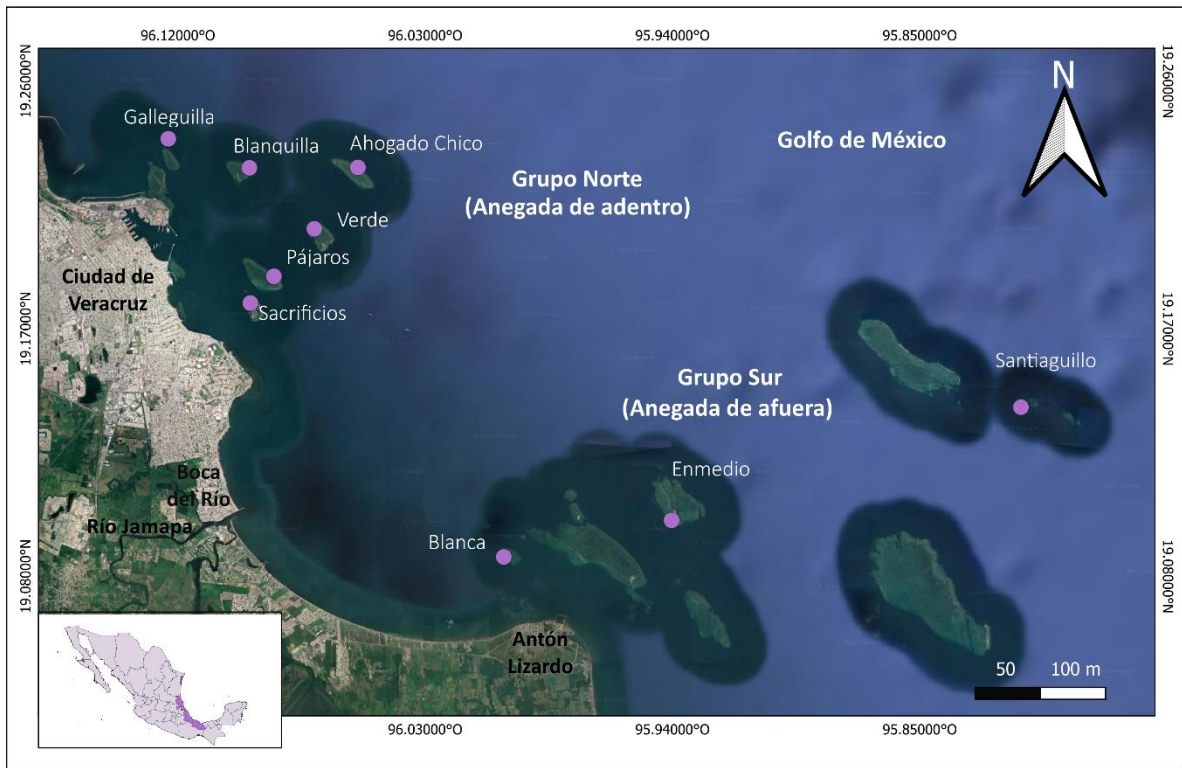
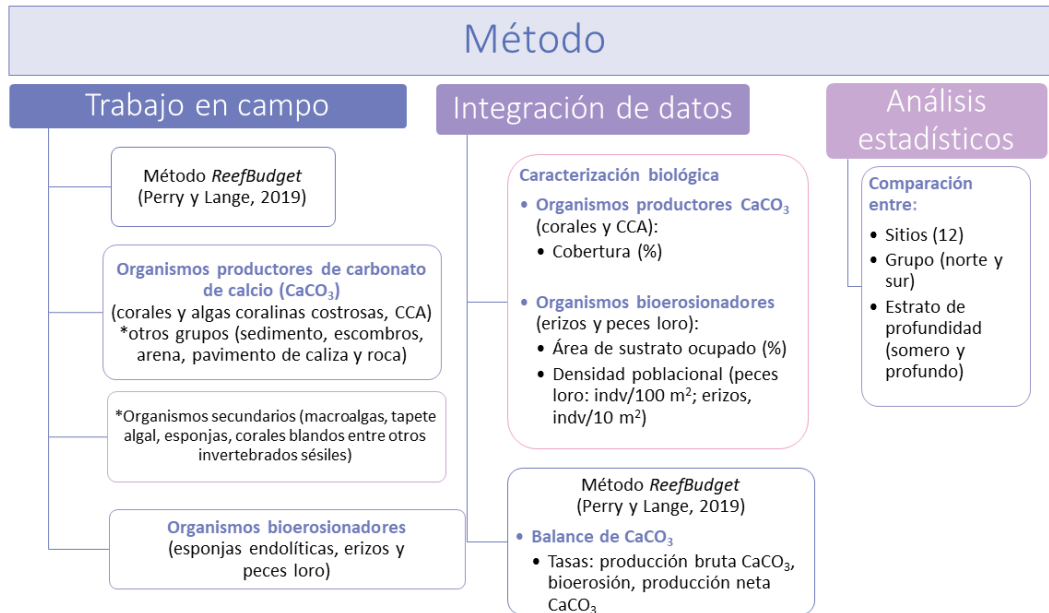


Figura 3. Sitios de muestreo en el Sistema Arrecifal Veracruzano.

## Método

Para evaluar el presupuesto de carbonato del SAV se siguieron tres etapas (*Figura 4*): 1) Obtención de datos en campo, 2) Integración de los datos, esta se dividió en; 2.1) Estimación del balance de carbonato en cada sitio muestreado y a nivel del SAV y 2.2) Caracterización biológica de los sitios, ésta sirvió para conocer los sitios y comparar los distintos factores biológicos que interactúan en estos; y por último, 3) Análisis estadístico de los resultados. Donde las dos primeras se basan en el método *ReefBudget* propuesto por Perry y Lange, 2019.



*Figura 4.* Resumen del método empleado para estimar el balance de carbonato de calcio en el Sistema Arrecifal Veracruzano.

## Selección de sitios

Para este estudio se seleccionaron 12 sitios los cuales se clasificaron por grupo (norte y sur) y profundidad (someros, de 4 m a 5 m; y profundos, 5 m > a 15 m). Los arrecifes seleccionados fueron de plataforma y emergentes; en el grupo sur, los sitios monitoreados pertenecen a la zona posterior; mientras que, para el grupo norte, a las zonas frontal y posterior (*Tabla 1*). Los sitios fueron seleccionados de acuerdo con aspectos tomados en cuenta en estudios previos sobre el SAV: impacto antropogénico, representatividad, cobertura coralina, sitios alejados y cercanos a la línea de costa (Horta-Puga *et al.*, 2017; Pérez-España *et al.*, 2015; Pérez-España y Vargas-Hernández, 2008).

*Tabla 1.* Información de los sitios muestreados en el Sistema Arrecifal Veracruzano.

Sitio	Características del arrecife		Grupo	Profundidad (m)	Zona arrecifal	Exposición arrecifal
	Tipo de arrecife	Emergido/sumergido				
Galleguilla 9m	Plataforma	Emergente	Norte	9	Frontal	Barlovento
Blanquilla 10m				10	Posterior	Sotavento
Sacrificios 7m				7	Frontal	Barlovento
Pájaros 11m				11		
Verde 4m				4		
Verde 10m				10		
Ahogado Chico 11m		Sumergido		11		
Blanca 4m		Emergente	Sur	4	Posterior	Sotavento
Blanca 15m				15		
Enmedio 9m				9		
Santiaguillo 5m				5		
Santiaguillo 15m				15		

- Grupo norte (Anegada de Adentro)

**Galleguilla:** es un arrecife considerado amenazado por el alto impacto antropogénico a consecuencia de las actividades portuarias y por su cercanía a la planta de tratamiento de aguas residuales de la ciudad (Horta-Puga *et al.*, 2017; Horta-Puga, 2003; Rosales-Hoz *et al.*, 2009). Es un arrecife con baja cobertura coralina, corales de menor talla y con alta cobertura de algas, incluyendo las algas coralinas incrustantes (Horta-Puga *et al.*, 2017; Horta-Puga, 2003). El sedimento marino se constituye principalmente por arena (Mapel-Hernández *et al.*, 2021). Se monitoreó un sólo sitio a una profundidad de 9 m, *Galleguilla 9 m*.

**Sacrificios:** es uno de los arrecifes considerados como representativos de los arrecifes de plataforma y actualmente, es de acceso restringido por la Secretaría de Marina (Pérez-España *et al.*, 2015). A pesar de su restricción, su ubicación frente al puerto de Veracruz y fácil acceso se considera como un arrecife con alta demanda de recursos principalmente por las actividades turísticas (Horta-Puga *et al.*, 2017). La cobertura coralina se considera de media y en barlovento llega ser alta y a partir de los 7 m de profundidad, comienza la presencia de corales (Pérez-España *et al.*, 2015). Se monitoreó un sólo sitio a una profundidad de 7 m, *Sacrificios 7 m*.

**Blanquilla:** este arrecife se encuentra cerca del arrecife Punta Gorda mismo donde se realiza la ampliación del puerto de Veracruz. Además, posee una alta cobertura coralina, sobre todo a profundidades de 10 a 15 m (Pérez-España *et al.*, 2015). Por tal motivo, es importante realizar un seguimiento para conocer si existe un daño o no, por la influencia de la ampliación del puerto. Se realizó un monitoreo con sólo un sitio a una profundidad de 10 m, *Blanquilla 10 m*.

**Pájaros:** es un lugar de encallamientos y se considera como un arrecife altamente impactado por las actividades antropogénicas, principalmente por ser el arrecife con mayor afluencia turística relacionado a los recorridos en el cayo “Cancuncito” (Horta-Puga *et al.*, 2017; Reyna-González, 2014). Cuenta con una riqueza específica alta de 25 especies que incluyen *A. palmata*, *Colpophyllia natans* y *Orbicella spp.*, por mencionar algunos (López-Padierna, 2017). Es un sitio con poco desarrollo en la zona de sotavento (Tunnell, 2007). Aquí, se realizó un solo monitoreo a una profundidad de 11 m, *Pájaros 11 m*.

**Verde:** es uno de los arrecifes considerados como representativos de los arrecifes de plataforma y con bajo impacto antropogénico. Tiene una alta cobertura coralina principalmente a profundidades entre 10 y 15 m, asimismo, se han reportado parches de *Acropora cervicornis* (Pérez-España *et al.*, 2015). Se monitorearon dos sitios con diferentes profundidades 4 m y 10 m, *Verde 4 m* y *Verde 10 m*.

**Ahogado Chico:** posee una riqueza específica media, a comparación del arrecife Pájaros, cuenta con 13 especies de corales pétreos, entre ellos está *C. natans*, *O. faveolata* y *O. franksii*, por mencionar algunas (López-Padierna, 2017). Además, cuenta con una alta cobertura coralina de 41.86 % (Martos-Fernández *et al.*, 2018) hasta 45.5% (López-Padierna, 2017), así mismo una alta cobertura de tapete algal, 34% (López-Padierna, 2017) y en cuanto a las macroalgas, la cobertura es baja, aproximadamente, del 5% (López-Padierna, 2017). En este estudio, es el único arrecife sumergido en el cual, se monitoreó un sólo sitio a una profundidad de 11 m, *Ahogado Chico 11 m*.

- Grupo sur (anegada de afuera).

**Blanca:** es un arrecife intermedio en cuanto a su ubicación respecto a la costa, pero en este estudio, es el más cercano del grupo. Se considera con un impacto antropogénico de moderado a alto (Horta-Puga *et al.*, 2017). Está influenciado por la desembocadura del Río Jamapa debido al patrón de las corrientes, es el primer sitio donde llegan los impactos de las descargas de aguas del río, principalmente en la temporada de lluvias (Pérez-España *et al.*, 2015). Lo anterior provoca que presente un sustrato de limo y una zona de sotavento poco desarrollada (Mapel-Hernández *et al.*, 2021; Horta-Puga *et al.*, 2017). De manera general, tiene una cobertura media y es mayor en la parte somera de 3 a 5 m (Pérez-España *et al.*, 2015). Se monitorearon dos sitios a profundidades de 4 m y 15 m, *Blanca 4 m* y *Blanca 15 m*.

**Enmedio:** es uno de los sitios más alejado de la costa y es representativo de los arrecifes de plataforma para el grupo sur (Pérez-España *et al.*, 2015). se caracteriza por presentar altas tasas de sedimentación, un sustrato arenoso relacionado con la laguna arrecifal y una cobertura coralina media (Mapel-Hernández *et al.*, 2021; Pérez-España *et al.*, 2015). El arrecife es el segundo con mayor afluencia turística principalmente de recorridos (SEMARNAT-CONANP, 2017). A pesar de lo anterior, Horta-Puga *et al.* (2017) lo clasifica con impacto antropogénico de bajo a moderado sin embargo, se puede notar un declive en la cobertura coralina (Horta-Puga y Tello-Musi, 2009; Pérez-España *et al.*, 2015). Sólo se muestreó un sitio a una profundidad de 9m, *Enmedio 9 m*.

**Santiagoillo:** De este grupo, es el arrecife más lejano a la costa. Presenta una alta cobertura coralina sobre todo a profundidades entre 10 a 15 m, llegando a presentar colonias de *A. palmata* en barlovento y *A. cervicornis* en sotavento (Pérez-España *et al.*, 2015). Se monitorearon dos sitios con a profundidades de 5 m y 15 m, *Santiagoillo 5 m* y *Santiagoillo 15 m*.

## Obtención de datos en campo

Se realizó un único muestreo en cada uno de los 12 sitios arrecifales (*Tabla 1*). Los organismos muestreados se dividieron en dos tipos: productores de carbonato (corales duros y algas coralinas costrosas) y bioerosionadores (peces loro, erizos de mar y esponjas).

- Organismos bentónicos productores de carbonato

Los elementos bentónicos principales que se registraron fueron: corales escleractinos, corales millepóridos, algas coralinas costrosas (CCA), sedimento, escombros, arena, pavimento de caliza y roca. Los elementos secundarios fueron, macroalgas (haciendo distinción entre las macroalgas filamentosas y calcáreas), tapete algal, esponjas (erosivas y no erosivas), corales blandos entre otros invertebrados sésiles. Para todos los componentes bentónicos se estimó la cobertura superficial y en el caso de los corales escleractinos, se identificaron hasta especie. Para el muestreo en campo se utilizaron códigos para cada taxón u elemento recomendados por la metodología de *ReefBudget* (Perry y Lange, 2019).

Para obtener la cobertura de este grupo de organismos, se utilizó un muestreo en línea (LIT), donde en cada sitio se muestrearon 6 transectos. En cada transecto se colocó una cinta flexible en el contorno de la superficie que midió 10 m de largo. La cinta se mantuvo fija en cada extremo. La cinta a su vez se dividió en 10 puntos de 1 m cada uno. Después, por medio de otra cinta flexible se midió directamente la cobertura superficial (cm) de cada elemento bentónico que se encontraba por debajo de cada punto la cinta principal. Cuando la colonia u otro elemento midió más de un metro y por consecuencia abarcaba más de un punto de muestreo (>2m), se registró la distancia total y se asignó al punto donde se encontró la mayor parte de dicho componente bentónico.

En el caso de las colonias coralinas ramificadas o digitiformes para no sobreestimar la cobertura de tejido vivo, la superficie se calculó de diferente manera. Cuando existieron colonias ramificadas o digitiformes, se midió el diámetro de una de las ramas vivas y después se multiplicó por el número total de ramas vivas que pasaban por debajo de la cinta principal. Por ejemplo, si el diámetro de una de las ramas midió 3 cm y hubo 12 ramas por debajo de la línea principal, la cobertura se registró como 36 cm. Se siguió el mismo procedimiento para reportar ramas muertas (Perry y Lange, 2019).

- Organismos bioerosionadores

Para el muestreo de organismos erosionadores, el tipo de muestreo utilizado fue de cinturón (BT) en el cual las dimensiones y número de transectos cambiaron de acuerdo con el grupo de erosionadores: erizos de mar, esponjas endolíticas y peces loro.

El muestreo para las esponjas endolíticas, se basó en las especies erosivas como *Cliona* spp. y *Siphonodictyon* spp. Se utilizó el muestreo BT, ocupando los transectos trazados para el censo de los erizos. Para la practicidad del censo, el muestreo se realizó siguiendo la cinta principal, por medio de un cuadrante con dimensiones de 0.5 m de largo y 0.5 m ancho, se fue explorando el sustrato. Durante el censo se identificaron las colonias a nivel de especie y por medio de una placa transparente cuadrada de 1 cm de ancho por 1 cm de largo colocada directamente en la superficie la colonia, se estimó la cobertura superficial (cm<sup>2</sup>) de la esponja.

El censo para los erizos erosionadores principalmente a las especies *Diadema* sp., *Echinometra* spp., *Echinostrephus* spp. y *Eucidaris* spp. A partir del muestreo BT, se trazaron 6 transectos principales en cada sitio, las dimensiones de cada transecto fueron 10 m de largo y 1 m de ancho y se colocó una cinta principal de 10 m de largo, donde la superficie muestreada fue 10 m<sup>2</sup>. A partir de esto, se examinó el sustrato siguiendo la cinta principal, donde se identificaron hasta especie, se contó el número de individuos, se midió el ancho de la testa (sin contar las espinas) y se clasificaron en una de las siguientes clases de tallas: 0-20 mm, 21-40 mm, 41-60 mm, 61-80 mm y 81-100 mm, etc.

En el caso de los peces erosionadores, se dirigió a los peces loro de los géneros *Scarus* y *Sparisoma*. A partir del muestreo BT, se trazaron 8 transectos principales en cada sitio, las dimensiones de cada transecto fueron 30 m de largo por 2 m de ancho y se colocó una cinta principal de 30 m de largo, donde la superficie muestreada fue 60 m<sup>2</sup>. Después, un buceador nadó a lo largo de la cinta principal y registró la especie del pez loro, fase vital (inicial y terminal) y la longitud de la horquilla de cada individuo, este parámetro se midió con ayuda de una barra T calibrada de 1 m. A partir de esto, se clasificaron en las siguientes clases de tallas: >5 cm, 6-10 cm, 11-20 cm, 21-30 cm, 31-40 cm, 41-50 cm, 51-60 cm, 61-70 cm, 71-80 cm, 81-90 cm, 91-100 cm, etc.

## Caracterización biológica

Productores: corales y algas coralinas costrosas

- **Corales**, se estimó la cobertura a nivel de sitio y de todo el SAV. Primero se estimó la cobertura coralina en cada uno de los transectos de un sitio determinado, después se promediaron las coberturas coralinas de cada transecto muestreado, es decir 6 transectos. Para la cobertura coralina a nivel del SAV, se promediaron las coberturas de cada sitio, es decir 12 sitios. La cobertura coralina para cada transecto se estimó a partir de la siguiente regla de tres.

$$\text{Cobertura}_{ji} (\%) = \frac{\text{Cobertura}_i (\text{cm}) * 100}{\sum \text{Cobertura}_j (\text{cm})}$$

Donde: Cobertura<sub>ji</sub>, es el porcentaje de la especie coralina *i* en el transecto *j*; Cobertura<sub>i</sub>, es la cobertura observada en campo de la especie *i* (cm) correspondiente al transecto *j*; Cobertura<sub>j</sub>, es la sumatoria de las coberturas de los grupos primarios (algas y corales) y secundarios (e. g. coral muerto, tapete algal, macroalgas, invertebrados sésiles) observados en campo reportados para el transecto *j* (cm).

- **Algas coralinas costrosas**, se estimó la cobertura de CCA a nivel de sitio y de todo el SAV. Primero se estimó la cobertura en cada uno de los transectos de un sitio determinado, después se promediaron las coberturas coralinas de cada transecto muestreado, es decir 6 transectos. Para la cobertura de CCA a nivel del SAV, se promediaron las coberturas de



cada sitio, es decir 12 sitios. La cobertura de CCA para cada transecto se estimó a partir de la siguiente regla de tres.

$$\text{Cobertura}_{cca_j} (\%) = \frac{\text{Cobertura}_{cca} (\text{cm}) * 100}{\sum \text{Cobertura}_j (\text{cm})}$$

Donde:  $\text{Cobertura}_{cca_j}$ , es el porcentaje de CCA del transecto  $j$ ;  $\text{Cobertura}_{cca}$ , es la cobertura observada de CCA en campo (cm) correspondiente al transecto  $j$ ;  $\text{Cobertura}_j$ , es la sumatoria de las coberturas de los grupos primarios (algas y corales) y secundarios (e. g. coral muerto, tapete algal, macroalgas, invertebrados sésiles) observados en campo reportados para el transecto  $j$  (cm).

Bioerosionadores: esponjas endolíticas, erizos y peces loro

- **Esponjas endolíticas**, se estimó el área de sustrato cubierta de cada especie a nivel de sitio y de todo el SAV. El área cubierta se representa como el porcentaje del área total muestreada en el transecto de cada especie y se tomó como 100% el área de cada transecto (10 m<sup>2</sup>). Primero se estimó la cobertura de cada uno de los transectos muestreados de un sitio determinado y después se realizó el promedio entre los transectos del sitio, es decir 6 transectos. Para el área de cubierta de esponjas endolíticas a nivel del SAV, se promediaron las coberturas de cada sitio, es decir 12 sitios. El área cubierta de esponjas endolíticas para cada transecto se estimó a partir de la siguiente ecuación.

$$\% \text{ área cubierta}_{ji} = \frac{\text{Cobertura}_i (\text{cm}^2)}{1000}$$

Donde: % área cubierta<sub>ji</sub>, es el área de sustrato cubierta por esponjas endolíticas en el transecto  $i$ ;  $\text{Cobertura}_i$ , es la cobertura medida en campo de la especie  $i$  (cm<sup>2</sup>).

- **Erizos**, para este grupo se determinó la densidad poblacional (ind/10 m<sup>2</sup>) para cada transecto de los sitios muestreados y a nivel del SAV. Primero se estimó la densidad poblacional a nivel de sitio, en el que se promediaron las densidades de cada transecto muestreado, es decir 6 transectos. Para la densidad a nivel del SAV, se promediaron las densidades de cada sitio, es decir 12 sitios. De esta forma, la densidad en cada transecto se calculó de la siguiente manera:

$$\text{Densidad}_{ji} (\text{ind}/10 \text{ m}^2) = \frac{\text{Número de individuos}_i}{\text{Área muestreada}_j (10 \text{ m}^2)}$$

Donde:  $\text{Densidad}_{ji}$ , corresponde a la especie  $i$  en el transecto  $j$ ;  $\text{Número de individuos}$ , es el número de especímenes de la especie  $i$  (ind);  $\text{Área muestreada}_j$ , es la superficie del transecto  $j$ , en este caso es 10 m<sup>2</sup>.

- **Peces loro**, la densidad de peces loro (ind/100 m<sup>2</sup>) se determinó para cada transecto de los sitios muestreados y a nivel del SAV. Primero se estimó la densidad poblacional a nivel de sitio, en el que se promediaron las densidades de cada transecto muestreado, es decir 8 transectos. Para la densidad a nivel del SAV, se promediaron las densidades de cada sitio, es decir 12 sitios. De esta forma, la densidad en cada transecto se calculó de la siguiente manera:

$$\text{Densidad}_{ji} \text{ (ind/100m}^2\text{)} = \frac{\text{Número de individuos}_i}{A_j \text{ (m}^2\text{)}} * 100$$

Donde: Densidad<sub>ji</sub>, corresponde a la especie *i* en el transecto *j*; Número de individuos, es el número de especímenes de la especie *i* (ind); A<sub>j</sub>, es el área del transecto *j*, en este caso es 60 m<sup>2</sup>.

### Estimación del balance de carbonato de calcio

El presupuesto de carbonato de calcio (tasa de neta de producción de carbonato de calcio) se estimó a partir de la diferencia de la tasa producción de carbonato de calcio y la tasa de bioerosión (*Figura 1*); esto se realizó para cada sitio muestreado y del SAV. Por lo cual, primero se estimaron las tasas de producción bruta y bioerosión en cada sitio y se promediaron a nivel del SAV para estimar el balance de carbonato. A continuación, se describe el procedimiento de cada una las tasas para cada grupo de organismos (productores y bioerosionadores).

#### Tasas de producción bruta de carbonato de calcio

Una vez que se obtuvieron los datos de campo, por cada sitio monitoreado se ingresaron los datos a una hoja de cálculo donde se estimaron las tasas de producción de carbonato de calcio bruta, bioerosión, y tasa de producción de carbonato neta. Las hojas de cálculo están disponibles en línea (<http://geography.exeter.ac.uk/reefbudget/caribbean/>) y se descargaron las que están enfocadas en la región del Caribe.

Tasa de producción de carbonato para la cobertura coralina se estima de acuerdo con el tipo de crecimiento que presente la colonia coralina (masiva, submasiva, incrustante, plato, foliosa, ramificada, corimbo o columnar):

$$\text{Tasa producción carbonato}_{masiva} = \left[ \left( g + \left( \frac{x}{\pi} \right)^2 \right) \pi - \left( \frac{x}{\pi} \right) \pi \right] * d$$

$$\text{Tasa producción carbonato}_{submasiva} = g * x * d$$

$$\text{Tasa producción carbonato}_{incrustante/plato/foliosa} = h * (g * d) + 0.1 g * x * d$$

$$\begin{aligned} \text{Tasa producción carbonato}_{ramificada/corimbo/columnar} \\ = (x * Ca * g * d) + (x - Ca * x) * 0.1 * g * d \end{aligned}$$

Donde:  $g$ , es la tasa de crecimiento (cm/año);  $x$ , longitud de la superficie de la colonia ( $m^2$ );  $d$ , densidad del esqueleto ( $g/cm^3$ );  $h$ , número de bordes de la colonia y que generalmente son 2;  $Ca$ , es la proporción de la colonia que son las ramas axiales en crecimiento. La tasa de producción de carbonato está en unidades de  $kgCaCO_3/año$ .

Después de estimar la tasa de producción de carbonato por cada colonia, se suman todas las de cada transecto y luego se estima la tasa de producción del transecto específico:

$$CP_j = \sum Tasa\ producción\ colonia_1 + Tasa\ producción\ colonia_2 + \dots + Tasa\ producción\ colonia_n$$

$$Tasa\ producción\ carbonato_j = CP_j / \left( \frac{10000}{l} \right)$$

Donde:  $CP_j$ , es la suma de las tasas de producción de corales y algas coralinas costrosas de un transecto determinado ( $Kg\ CaCO_3/año$ ) y  $l$ , es la longitud del transecto (cm). Las unidades de la tasa de carbonato del transecto están en  $G=Kg\ CaCO_3/m^2/año$ .

Para obtener resultados más específicos sobre la producción de carbonato coralino, se tomaron en cuenta las tasas de crecimiento lineal y de densidad. Se realizó un primer filtro para la región del Sistema Arrecifal Veracruzano y cuando no los había para ésta, se realizó un segundo filtro para el Golfo de México. En caso de no haber datos para esas regiones se utilizaron las propuestas por Perry y Lange (2019). En la *Tabla 2* aparecen las especies a las que se modificaron las tasas de crecimiento lineal y densidad como *Orbicella annularis*, *Porites astreoides*, *Pseudodiploria strigosa* y *Siderastrea siderea*. En el caso de *Acropora cervicornis*, *P. furcata*, *Ps. clivosa* y *S. radians*, sólo se cambió la tasa de crecimiento lineal.

Tabla 2. Tasas coralinas de crecimiento lineal y de densidad para las regiones del Sistema Arrecifal Veracruzano y del Golfo de México.

Genero/Especie	Promedio de la tasa de crecimiento lineal (cm/año)	Promedio de la tasa de densidad (g/cm <sup>3</sup> )	Fuente (crecimiento lineal/densidad)
<i>Acropora cervicornis</i>	4*	1.955***	Vaughn (1915)
<i>Acropora palmata</i>	6.474	1.829	***
<i>Acropora prolifera</i>	5.384	1.885	
<i>Agaricia</i> spp.	0.334	1.920	
<i>Agaricia agaricites</i>	0.310	1.948	
<i>Agaricia fragilis</i>	0.480	2.310	
<i>Agaricia grahamae</i>	0.480	2.135	
<i>Agaricia humilis</i>	0.310	1.948	
<i>Agaricia lamarcki</i>	0.480	2.135	
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.480	2.135	
<i>Agaricia undata</i>	0.480	2.450	
<i>Cladocora arbuscula</i>	1.931	1.297	
<i>Colpophyllia natans</i>	0.640	0.783	
<i>Dendrogyra cylindrus</i>	1.110	2.170	
<i>Dichocoenia stokesii</i>	0.110	2.170	
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.410	1.430	
<i>Eusmilia fastigiata</i>	0.700	1.300	
<i>Favia fragum</i>	0.500	1.430	
Coral duro (ramificado)	1.931	1.297	
Coral duro (incrustante)	0.306	1.948	
Coral duro (masivo)	0.507	1.549	
Coral duro (plano/foliose)	0.483	2.266	
<i>Helioseris cucullata</i>	0.480	2.170	
<i>Isophyllia rigida</i>	0.280	1.549	
<i>Isophyllia sinuosa</i>	0.500	1.549	
<i>Madracis</i> spp.	1.950	1.660	
<i>Madracis asperula</i>	2.400	1.660	
<i>Madracis auretenra</i>	1.510	1.660	
<i>Madracis carmabi</i>	1.950	1.660	
<i>Madracis decactis</i>	1.950	1.660	
<i>Madracis formosa</i>	1.950	1.660	
<i>Madracis pharensis</i>	1.870	1.660	
<i>Madracis senaria</i>	1.870	1.660	
<i>Manicina areolata</i>	0.840	1.430	
<i>Meandrina</i> spp.	0.115	1.990	

Genero/Especie	Promedio de la tasa de crecimiento lineal (cm/año)	Promedio de la tasa de densidad (g/cm <sup>3</sup> )	Fuente (crecimiento lineal/densidad)
<i>Meandrina danae</i>	0.115	1.990	
<i>Meandrina meandrites</i>	0.115	1.990	
<i>Millepora alcicornis</i>	0.520	1.510	
<i>Millepora complanata</i>	1.570	1.510	
<i>Millepora striata</i>	1.308	1.510	
<i>Millepora squarrosa</i>	1.308	1.510	
<i>Montastraea cavernosa</i>	0.380	1.635	
<i>Mussa angulosa</i>	0.700	1.300	
<i>Mycetophyllia</i> spp.	0.483	2.266	
<i>Mycetophyllia aliciae</i>	0.387	2.266	
<i>Mycetophyllia danae</i>	0.387	2.266	
<i>Mycetophyllia ferox</i>	0.387	2.266	
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	0.387	1.549	
<i>Mycetophyllia reesi</i>	0.387	2.266	
<i>Oculina diffusa</i>	1.770	1.297	
<i>Orbicella annularis</i>	0.905**	1.461**	Carricart-Gavinet y Merino (2001)/ Carricart-Gavinet y Merino (2001); Carricart-Gavinet et al., 1994
<i>Orbicella faveolata</i>	1.12**	1.417*	Horta-Puga y Carriquiry (2014)/ Manzello et al., 2021
<i>Orbicella franksi</i>	0.330	2.028	
Other calcareous encrusters	0.024	1.000	
<i>Porites astreoides</i>	0.3619**	1.454**	Elizalde-Rendón et al. (2010)
<i>Porites branneri</i>	0.450	1.501	***
<i>Porites colonensis</i>	0.480	2.135	
<i>Porites divaricata</i>	1.934	1.115	
<i>Porites furcata</i>	1.758*	1.050***	Vaughn (1915)
<i>Porites porites</i>	1.750	1.180	***
<i>Pseudodiploria clivosa</i>	0.479*	1.200***	Vaughn (1915)
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.569*	1.205*	Vaughn (1915); Castillo, 2018/ Manzello et al., 2021; Castillo, 2018
<i>Scolymia cubensis</i>	0.390	1.717	***
<i>Scolymia lacera</i>	0.390	1.717	
<i>Siderastrea radians</i>	0.194*	1.508***	Vaughn (1915)
<i>Siderastrea siderea</i>	0.379*	1.406*	Vaughn (1915); Castillo, 2018/

<b>Genero/Especie</b>	<b>Promedio de la tasa de crecimiento lineal (cm/año)</b>	<b>Promedio de la tasa de densidad (g/cm<sup>3</sup>)</b>	<b>Fuente (crecimiento lineal/densidad)</b>
			Castillo, 2018
<i>Solenastrea bournoni</i>	0.890	1.612	***
<i>Solenastrea hyades</i>	0.270	1.612	
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	0.340	1.549	
<i>Stylaster roseus</i>	1.308	1.510	
<i>Tubastraea coccinea</i>	1.931	1.297	

Datos del Golfo de México\*, datos del Sistema Arrecifal Veracruzano\*\*, datos globales obtenidos de Perry y Lange (2019)\*\*\*.

Tasas de bioerosión: microbioerosión, esponjas endolíticas, erizos de mar y peces loro

- **Microbioerosión**, se calcula de manera indirecta por medio de la rugosidad y del sustrato disponible en el arrecife muestreado, excluyendo las áreas de arena y roca no carbonatada.

$$Tasa\ bioerosión_{microorganismos}(kg/m^2/año) = R * \% \text{ Sustrato disponible} * 0.24$$

Donde: R, es la rugosidad (cobertura del sustrato, m/largo del transecto, m) y 0.24 es la tasa promedio de microbioerosión (kg/m<sup>2</sup>/año).

- **Esponjas endolíticas**, para estimar la tasa de erosión, se ocupó la siguiente fórmula que integra datos únicamente de las especies del género *Cliona* y *Siphonodictyon*.

$$Tasa\ bioerosión_{esponjas}(kg/m^2/año) = (Xi/10000) * Ti/A$$

Donde: Xi, es la cobertura de la especie (cm<sup>2</sup>); Ti, es la tasa de bioerosión de la especie (Kg CaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año); A, es el área del transecto muestreado (m<sup>2</sup>).

- **Erizos**, para este grupo la tasa de erosión cambia de acuerdo con la especie y la talla del erizo, es decir, aumenta conforme el erizo es más grande. La ecuación general para este grupo es la primera, mientras que para la especie *Diadema antillarum* y para el género *Echinometra* son la segunda y la tercera, respectivamente:

$$Tasa\ bioerosión_{erizos}(kg/m^2/año) = (9 * 10^{-5}) * Xi^{2.39828} * 365$$

$$Tasa\ bioerosión_{erizo\ D.\ antillarum}(kg/m^2/año) = 0.0029 * Xi^{1.6624} * 365$$

$$Tasa\ bioerosión_{erizo\ Echinometra}(kg/m^2/año) = 0.003 * Xi^{1.8649} * 365$$

Donde: X, es el diámetro del erizo de la especie *i*.

- **Peces loro**, para este grupo la tasa de erosión cambia de acuerdo con la especie, talla del individuo y etapa de vida., esto es porque el número de mordidas y el tamaño de cicatriz cambia de acuerdo con estas variables.

$$Tasa\ bioerosión_{peces\ loro} \left( \frac{kg}{\frac{m^2}{año}} \right) = v_i * S_{prop,i} * br_i * d * 365$$

Donde: v<sub>i</sub>, es el volumen de la mordida (cm<sup>3</sup>) e la especie *i*; S<sub>prop,i</sub>, es la proporción que de mordidas que deja el individuo de la especie *i*; br, son las mordidas por día de la especie *i* (mordidas/día); d, es la densidad del sustrato.

## Análisis estadístico de los resultados

Para comparar los resultados obtenidos entre los grupos (norte y sur) y a diferentes estratos de profundidad (somero y profundo), se ocupó la prueba paramétrica de *t* de *Student* cuando los datos cumplieron los supuestos de homocedasticidad y normalidad; en cambio, cuando los datos no cumplieron con alguno de estos supuestos, se ocupó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney. Cuando los resultados obtenidos se compararon entre los doce sitios monitoreados, se ocupó la prueba paramétrica ANOVA cuando los datos cumplieron los supuestos de homocedasticidad y normalidad, en cambio, cuando los datos no cumplieron con alguno de estos supuestos, se ocupó la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis. Asimismo, se realizaron pruebas *a posteriori* cuando hubo diferencias significativas entre los sitios y se ocupó la prueba Tukey por pares para pruebas paramétricas (ANOVA) y para pruebas no paramétricas (Kruskal-Wallis), Mann-Whitney por pares.



# Resultados

## Caracterización biológica

### Cobertura coralina

Considerando todos los sitios de estudio se identificaron 26 especies y en algunos casos, sólo se llegó hasta género y se contaron como especies diferentes, tal es el caso de *Mycetophyllia* sp., *Agaricia* sp. y *Orbicella* sp. (Figura 5). A nivel de especie, la de mayor cobertura fue *Colpophyllia natans* (6.81%, ES±0.76), después *Monastrea cavernosa* (4.89%, ES±0.76) y, en tercer lugar, *Orbicella franksi* (3.74%, ES±0.97). Una de las especies raras fue *Acropora cervicornis*, sólo se presentó en Verde 4m y Blanca 4m, y tuvo una cobertura de 0.041% (ES±0.032). Asimismo, *Millepora alcicornis* (0.074%, ES ±0.038) y *M. complanata* (0.044%, ES±0.045), tuvieron una baja cobertura.

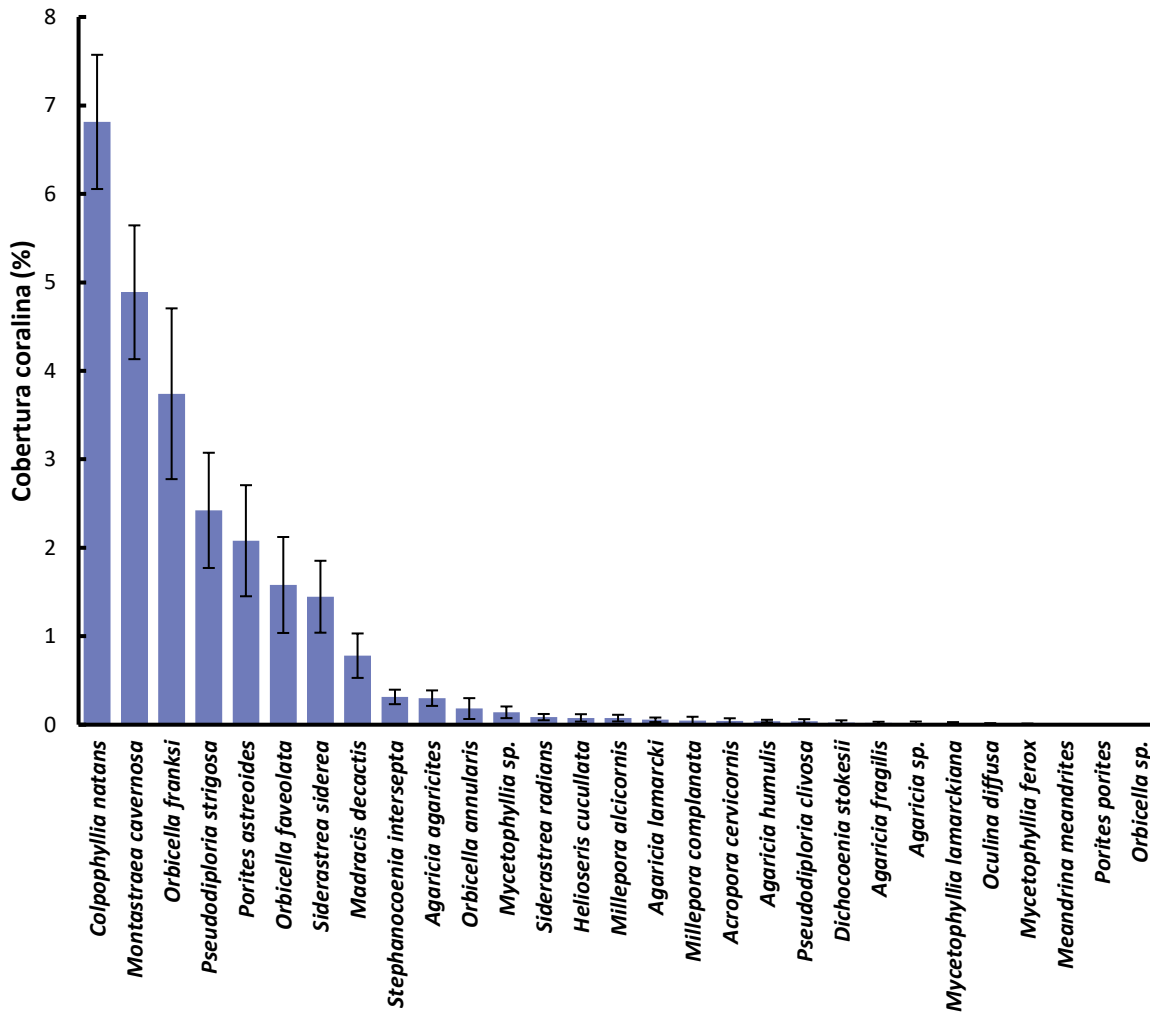


Figura 5. Cobertura coralina de las especies identificadas en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. En algunos casos sólo se determinó hasta género y se contaron como especies diferentes. Las barras representan el error estándar.

En los doce sitios muestreados se obtuvo una cobertura coralina promedio de 25.3% (ES±3.91), los tres sitios con valores más altos fueron Blanca 4m (38.37%, ES±6), Verde 10m (36.7%, ES±4.2) y Santiaguillo 5m (35.89%, ES±2.9), mientras que el sitio con menor cobertura fue Galleguilla 9m (6.33%, ES±1.67) seguido de Enmedio 9m (8.95%, ±1.94). Se realizó un análisis de Kruskal-Wallis y se concluyó que las diferencias entre los sitios son significativas ( $H=45.34$ ,  $p<0.05$ ) y para saber cuáles fueron los sitios diferentes estadísticamente, se realizó la prueba *a posteriori* de Mann-Whitney por pares (Tabla 3). Se puede observar que los sitios con mayor cobertura (>20%) son estadísticamente similares, mientras que Galleguilla 9m y Enmedio 9m, son sitios diferentes a éstos porque registraron menor cobertura coralina (Tabla 3).

En la Figura 6 se resaltan siete géneros de corales escleractinos, que fueron los de mayor cobertura donde *Colpophyllia* sp. y *Orbicella* sp. estuvieron en todos los sitios muestreados y *Montrastrea* sp., no se reportó en un sitio (Santiaguillo 5m). *Colpophyllia* sp. tuvo la mayor cobertura promedio (6.81%, ES±1.86), considerando todos los sitios de estudio, pero principalmente fue alta en Blanca 4m, Blanquilla 10m y Pájaros 11m. En segundo lugar, estuvo *Orbicella* sp. (5.5%, ES±2.92) tuvo coberturas promedio más altas en los sitios de mayor profundidad como Santiaguillo 15 m, Verde 10m y Ahogado Chico 11 m, así como en el sitio somero, Santiaguillo 5m. En tercer lugar, estuvo *Montrastrea* sp. (4.89%, ES±1.85) y tuvo mayor cobertura en sitios del norte, Blanquilla 10m, Ahogado chico 11m y Verde 10m.

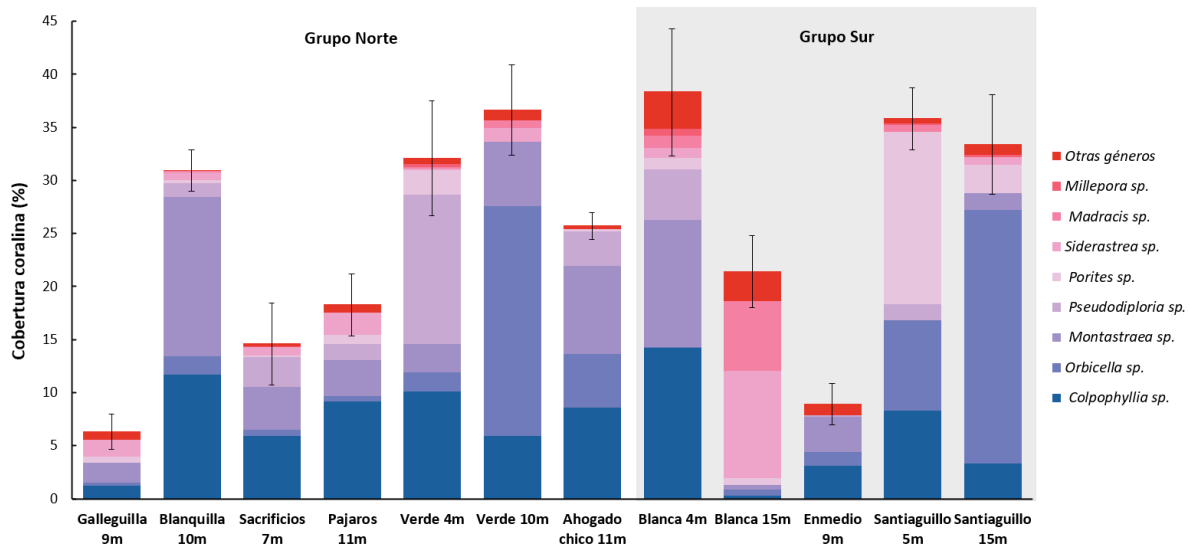


Figura 6. Cobertura coralina en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. Los sitios están divididos en dos grupos (norte y sur). Las barras representan el error estándar.

Tabla 3. Comparación *a posteriori* sobre la cobertura coralina en los doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.

Sitios	Galleguilla 9m	Blanquilla 10m	Sacrificios 7m	Pájaros 11m	Verde 4m	Verde 10m	Ahogado chico 11m	Blanca 4m	Blanca 15m	Enmedio 9m	Santiagoullo 5m	Santiagoullo 15m
Galleguilla 9m		0.01	0.13	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.30	0.01	0.01
Blanquilla 10m	0.01		0.01	0.01	0.23	0.09	0.09	0.13	0.07	0.01	0.30	0.58
Sacrificios 7m	0.13	0.01		0.47	0.045	0.020	0.07	0.02	0.23	0.38	0.01	0.02
Pájaros 11m	0.02	0.01	0.47		0.07	0.03	0.045	0.045	0.69	0.03	0.01	0.03
Verde 4m	0.02	0.23	0.045	0.07		0.23	0.07	0.30	0.07	0.03	0.94	0.94
Verde 10m	0.01	0.09	0.020	0.03	0.23		0.07	0.94	0.03	0.01	0.47	0.58
Ahogado chico 11m	0.01	0.09	0.07	0.045	0.07	0.07		0.07	0.38	0.01	0.02	0.30
Blanca 4m	0.01	0.13	0.02	0.045	0.30	0.94	0.07		0.045	0.01	0.47	0.38
Blanca 15m	0.01	0.07	0.23	0.69	0.07	0.03	0.38	0.045		0.02	0.01	0.07
Enmedio 9m	0.30	0.01	0.38	0.03	0.03	0.01	0.01	0.01	0.02		0.01	0.01
Santiagoullo 5m	0.01	0.30	0.01	0.01	0.94	0.47	0.02	0.47	0.01	0.01		0.94
Santiagoullo 15m	0.01	0.58	0.02	0.03	0.94	0.58	0.30	0.38	0.07	0.01	0.94	

Las celdas sombreadas indican los sitios que son significativamente diferentes (prueba *a posteriori* de Mann-Whitney por pares,  $p < 0.05$ ).

Al hacer la comparación entre el grupo de sitios del norte con el grupo de sitios del sur (Figura 7), la cobertura coralina fue ligeramente mayor en los sitios del sur (27.62%,  $ES \pm 2.65$ ) que en los del norte (23.55%,  $ES \pm 1.96$ ); sin embargo, esta diferencia no fue significativa (*t* de Student,  $t_{70} = 1.263$ ,  $p > 0.05$ ). Se comparó la cobertura coralina entre estratos de profundidad (Figura 8), se obtuvo que la cobertura fue mayor en los sitios someros (35.46%,  $ES \pm 2.76$ ) que en los sitios profundos (21.84%,  $ES \pm 1.69$ ) y esta diferencia fue significativa (Mann-Whitney,  $U = 198$ ,  $p < 0.05$ ).

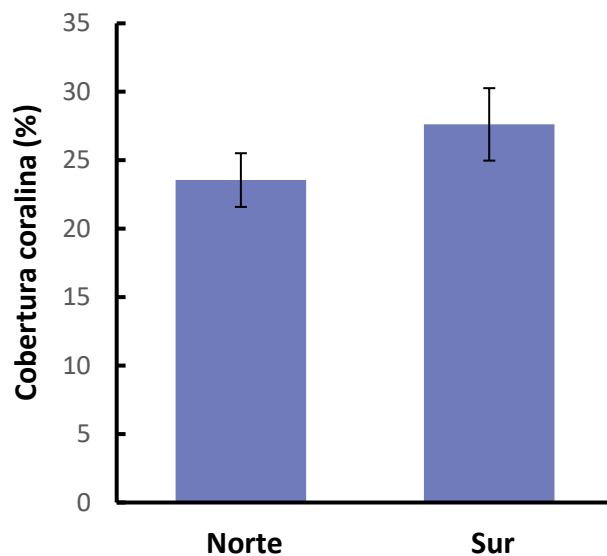


Figura 7. Cobertura coralina agrupada en los sitios norte y sur. Grupo Norte (Galleguilla 9m, Blanquilla 10, Sacrificios 7m, Pájaros 11m, Verde 4m, Verde 10m y Ahogado chico 11m) y Grupo Sur (Blanca 4m, Blanca 15m, Enmedio 9m, Santiaguillo 5m y Santiaguillo 15m). Las barras representan el error estándar.

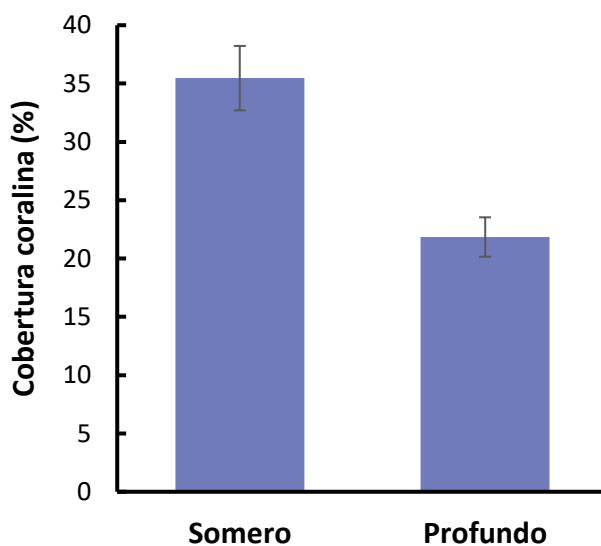
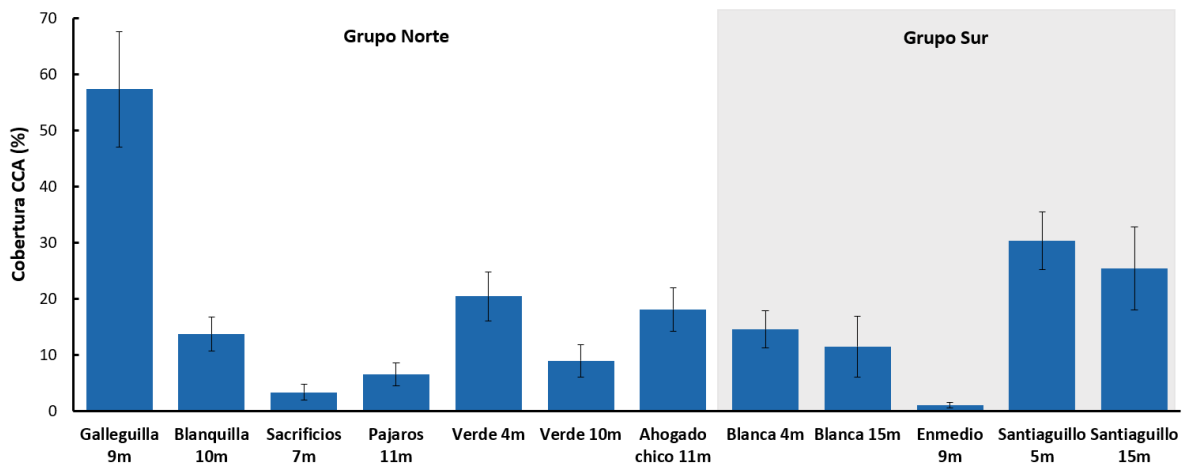


Figura 8. Cobertura coralina agrupada en sitios profundos y someros. Se considero somero a una profundidad de 4 m a 5 m; y profundo de >5 m a 15 m. Las barras representan el error estándar.

## Cobertura de algas coralinas costrosas

De los doce sitios muestreados se obtuvo una cobertura promedio de algas coralinas costrosas de 17.59% (ES±2.16), *Figura 9*. El sitio con mayor cobertura fue Galleguilla 9m con 57.37% (ES±10.28), después estuvieron Santiaguillo 5m (30.32%, ES±7.41) y Santiaguillo 15m (25.37%, ES±5.15). Por otro lado, los sitios con menor cobertura fueron Isla de Enmedio 9m (1%, ES±0.52) y Sacrificios 7m (3.34%, ES±1.37). A partir de un análisis de Kruskal-Wallis ( $H=45.53$ ,  $p<0.05$ ), se comprobó que sí existen diferencias significativas en el porcentaje de cobertura de los doce sitios y para conocer qué sitios la diferencia de cobertura de CCA entre los sitios, se realizó la prueba *a posteriori* de Mann-Whitney por pares (*Tabla 4*). A partir de la prueba se obtuvo que Galleguilla 9m es el sitio significativamente diferente a casi todos los demás sitios, esto se debe a que es el de mayor cobertura de CCA. En cambio, Enmedio 9m destaca por ser diferente a casi todos ya que es el sitio de menor cobertura junto a Sacrificios 7m (*Tabla 4*).



*Figura 9.* Cobertura de algas coralinas costrosas (CCA) en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. Los sitios están divididos en dos grupos (norte y sur). Las barras representan el error estándar.

Tabla 4. Comparación *a posteriori* sobre la cobertura de algas coralinas costrosas en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.

Sitios	Galleguilla 9m	Blanquilla 10m	Sacrificios 7m	Pájaros 11m	Verde 4m	Verde 10m	Ahogado chico 11m	Blanca 4m	Blanca 15m	Enmedio 9m	Santiagoullo 5m	Santiagoullo 15m
Galleguilla 9m		0.01	0.01	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.07	0.045
Blanquilla 10m	0.01		0.01	0.09	0.23	0.23	0.38	0.94	0.30	0.00	0.045	0.38
Sacrificios 7m	0.01	0.01		0.26	0.01	0.17	0.01	0.01	0.38	0.25	0.01	0.01
Pájaros 11m	0.01	0.09	0.26		0.02	0.81	0.03	0.07	0.94	0.03	0.01	0.045
Verde 4m	0.02	0.23	0.01	0.02		0.03	0.69	0.38	0.23	0.00	0.17	0.94
Verde 10m	0.01	0.23	0.17	0.81	0.03		0.13	0.13	0.94	0.01	0.01	0.05
Ahogado chico 11m	0.01	0.38	0.01	0.03	0.69	0.13		0.38	0.23	0.00	0.17	0.81
Blanca 4m	0.01	0.94	0.01	0.07	0.38	0.13	0.38		0.23	0.00	0.07	0.47
Blanca 15m	0.01	0.30	0.38	0.94	0.23	0.94	0.23	0.23		0.03	0.045	0.09
Enmedio 9m	0.00	0.00	0.25	0.03	0.00	0.01	0.00	0.00	0.03		0.00	0.00
Santiagoullo 5m	0.07	0.045	0.01	0.01	0.17	0.01	0.17	0.07	0.045	0.00		0.69
Santiagoullo 15m	0.045	0.38	0.01	0.045	0.94	0.045	0.81	0.47	0.09	0.00	0.69	

Las celdas sombreadas indican los sitios que son significativamente diferentes (prueba *a posteriori* de Mann-Whitney por pares,  $p < 0.05$ ).

Se comparó la cobertura entre el grupo norte y sur (Figura 10), ésta fue mayor para los sitios del norte (18.34%,  $ES \pm 3.13$ ) que para los del sur (16.55%,  $ES \pm 2.82$ ). Se realizó una prueba de *t* de Student y mostró que no hay diferencia significativa ( $t_{70} = 0.40$ ,  $p > 0.05$ ). Asimismo, al comparar la cobertura de CCA entre estratos, fue mayor en los sitios someros (21.77%,  $ES \pm 2.83$ ) que en los profundos (16.2%,  $ES \pm 2.71$ ), Figura 11. A partir del análisis de Mann-Whitney, se concluyó que esta diferencia fue significativa ( $U = 286$ ,  $p < 0.05$ ).

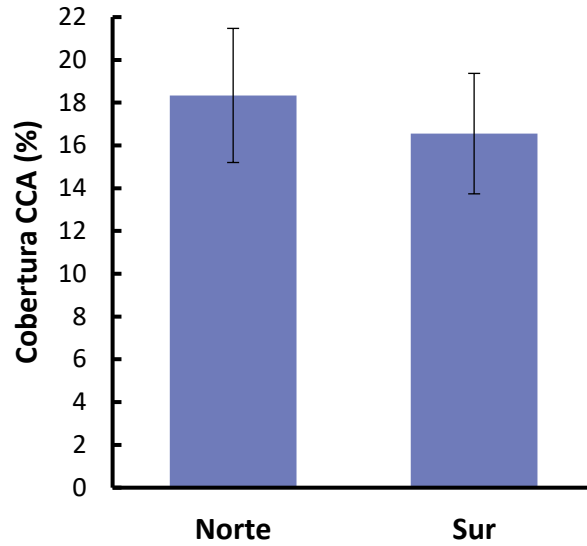


Figura 10. Cobertura de algas coralinas costosas (CCA) agrupada en los sitios norte y sur. Grupo Norte (Galleguilla 9m, Blanquilla 10, Sacrificios 7m, Pájaros 11m, Verde 4m, Verde 10m y Ahogado chico 11m) y Grupo Sur (Blanca 4m, Blanca 15m, Enmedio 9m, Santiaguillo 5m y Santiaguillo 15m). Las barras representan el error estándar.

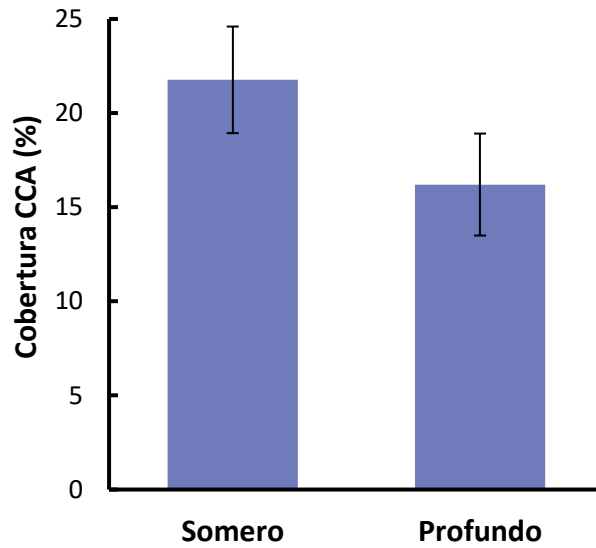


Figura 11. Cobertura de algas coralinas costosas (CCA) agrupada en sitios profundos y someros. Se considero somero a una profundidad de 4 m a 5 m; y profundo de >5 m a 15 m. Las barras representan el error estándar.

## Área de sustrato arrecifal ocupado por esponjas endolíticas

Se identificaron tres especies, en el caso de *Siphonodictyon spp.* se llegó hasta género (Figura 12). El área cubierta se representa como el porcentaje del área total muestreada en el transecto de cada especie y se tomó como 100% el área de cada transecto (10 m<sup>2</sup>). *C. delitrix* tuvo el mayor porcentaje con 0.13% (ES±0.02), en segundo lugar, estuvo *Siphonodictyon spp.* con un área de 0.094% (ES±0.003), por último, *C. varians* tuvo un área promedio de 0.08%(ES±0.006).

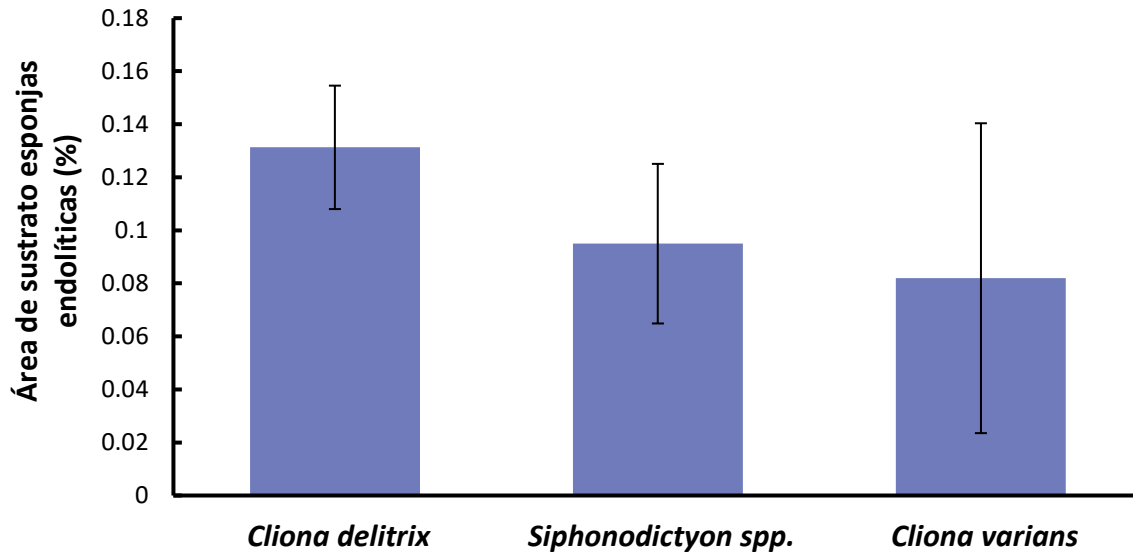


Figura 12. Área de las especies de esponjas epilíticas en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. Se identificaron dos especies y se llegó hasta género en el caso de *Siphonodictyon spp.* La superficie muestreada en cada transecto fue de 10 m<sup>2</sup>, en cada sitio se muestrearon 10 transectos. Las barras representan el error estándar.

Las esponjas endolíticas cubrieron en promedio 0.31% (ES±0.078) del sustrato arrecifal, se tomó en cuenta que el registro de la especie en cada transecto de un sitio determinado se tomó como 100% el área muestreada en cada transecto (10 m<sup>2</sup>), Figura 13. Los sitios con mayor superficie cubierta por esponjas fueron Blanquilla 10m (0.98%, ES±0.79) y Blanca 15m (0.77%, ES±0.31), mientras que el de menor porcentaje fue Sacrificios 7m (0.0072%, ES±0.004), a partir de la prueba de Kruskal-Wallis se concluyó que no hay diferencia significativa de la superficie cubierta por esponjas entre los sitios (H=17.65, p>0.05). Se realizó una prueba *a posteriori* de Mann-Whitney por pares (Tabla 5), en la que se encontró que sí hay sitios con diferencias entre el área cubierta de esponjas endolíticas, en el cual se muestran inconsistencias; Blanquilla 10m fue similar a todos los sitios a pesar de ser el de mayor porcentaje, en cambio Blanca 15m, presentó diferencias con los sitios que tuvieron porcentajes de área <0.12%; mientras Sacrificios 7m tuvo diferencias con arrecifes que presentaron porcentajes de entre 0.12 a 0.77%.

En Blanquilla 10m, la especie *C. delitrix* cubrió la mayor superficie del sustrato (0.26%, ES±0.13) mientras que en Sacrificios 7m, Pájaros 11m, Blanca 4m y Santiaguillo 5m fue la única especie



reportada para estos sitios. En Blanca 15m, *Siphonodictyon spp* cubrió una superficie de 0.48% (ES±0.26) y en Enmedio 9m, de 0.31% (ES±0.15), los cuales fueron porcentajes mayores que *C. delitrix*, sin embargo, ésta se presentó en todos los sitios. Aunque *C. varians* fue la de menor área y sólo se presentó en tres sitios, con un valor de sustrato arrecifal de 0.67% (ES±0.67) en Blanquilla 10m, el cual fue el sitio con mayor área cubierta de esponjas endolíticas y principalmente fue por esta especie.

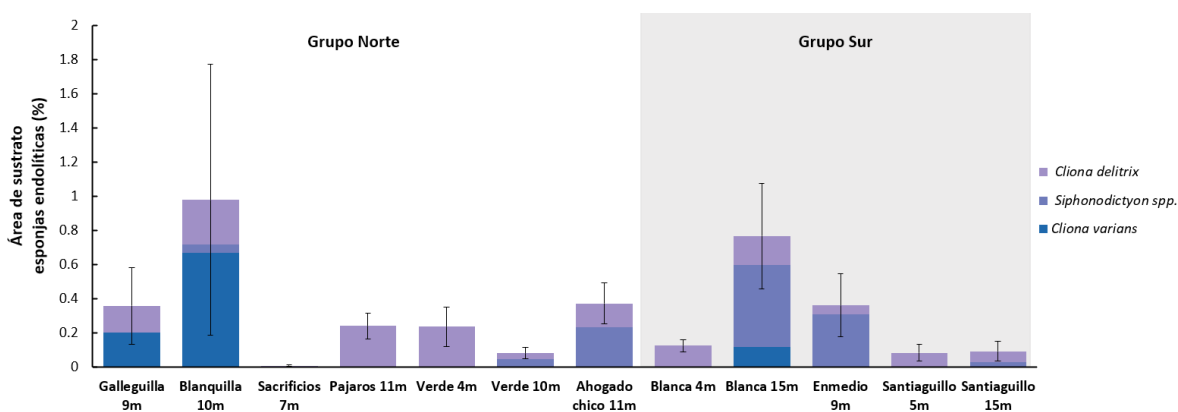


Figura 13. Área de esponjas endolíticas en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. Los sitios están divididos en dos grupos (norte y sur). La superficie muestreada en cada transecto fue de 10 m<sup>2</sup>, en cada sitio se muestrearon 10 transectos. Las barras representan el error estándar.

Tabla 5. Comparación *a posteriori* sobre el área cubierta por esponjas endolíticas en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.

Sitios	Galleguilla 9m	Blanquilla 10m	Sacrificios 7m	Pájaros 11m	Verde 4m	Verde 10m	Ahogado chico 11m	Blanca 4m	Blanca 15m	Enmedio 9m	Santiagoullo 5m	Santiagoullo 15m
Galleguilla 9m		0.57	0.11	0.38	0.38	0.81	0.47	0.47	0.17	0.47	0.38	0.57
Blanquilla 10m	0.57		0.68	0.94	0.73	0.68	0.47	0.94	0.29	1.00	0.49	0.80
Sacrificios 7m	0.11	0.68		0.00	0.68	0.22	0.01	0.01	0.00	0.68	0.68	0.37
Pájaros 11m	0.38	0.94	0.00		0.81	0.08	0.47	0.30	0.09	0.81	0.13	0.13
Verde 4m	0.38	0.73	0.68	0.81		0.68	0.23	0.94	0.13	0.86	0.49	0.80
Verde 10m	0.81	0.68	0.22	0.08	0.68		0.07	0.38	0.01	0.68	0.80	0.94
Ahogado chico 11m	0.47	0.47	0.01	0.47	0.23	0.07		0.17	0.38	0.57	0.04	0.07
Blanca 4m	0.47	0.94	0.01	0.30	0.94	0.38	0.17		0.02	0.94	0.33	0.38
Blanca 15m	0.17	0.29	0.00	0.09	0.13	0.01	0.38	0.02		0.29	0.02	0.03
Enmedio 9m	0.47	1.00	0.68	0.81	0.86	0.68	0.57	0.94	0.29		0.49	0.68
Santiagoullo 5m	0.38	0.49	0.68	0.13	0.49	0.80	0.04	0.33	0.02	0.49		0.93
Santiagoullo 15m	0.57	0.80	0.37	0.13	0.80	0.94	0.07	0.38	0.03	0.68	0.93	

Las celdas sombreadas indican los sitios que son significativamente diferentes (prueba *a posteriori* de Mann-Whitney por pares,  $p < 0.05$ ).

El sustrato arrecifal ocupado por esponjas endolíticas en los sitios norte fue mayor (0.32%,  $ES \pm 0.12$ ) que en los del sur (0.29%,  $ES \pm 0.08$ ), pero no hubo diferencias significativas entre ambos grupos (Mann-Whitney,  $U=607$ ,  $p > 0.05$ ), *Figura 14*. En cuanto a la superficie cubierta en diferentes estratos de profundidad, fue substancialmente mayor en los sitios profundos (0.36%,  $ES \pm 0.1$ ) que en los someros (0.15%,  $ES \pm 0.04$ ), *Figura 15*. Sin embargo, esta diferencia no fue significativa (Mann-Whitney,  $U=414$ ,  $p > 0.05$ ) dado que el mayor promedio está sesgado por una alta cobertura de esponjas (4.9%) en un sólo transecto de Blanquilla 10m, lo que eleva el promedio general.

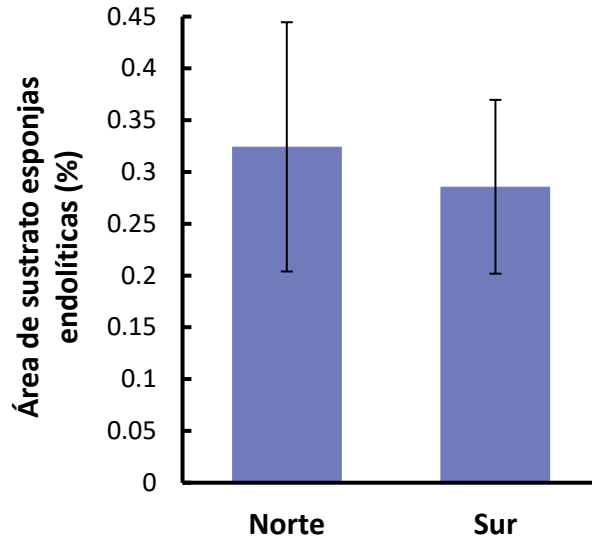


Figura 14. Área cubierta por esponjas endolíticas en los sitios norte y sur. Grupo Norte (Galleguilla 9m, Blanquilla 10, Sacrificios 7m, Pájaros 11m, Verde 4m, Verde 10m y Ahogado chico 11m) y Grupo Sur (Blanca 4m, Blanca 15m, Enmedio 9m, Santiaguillo 5m y Santiaguillo 15m). La superficie muestreada en cada transecto fue de 10 m<sup>2</sup>, en cada sitio se muestrearon 10 transectos. Las barras representan el error estándar.

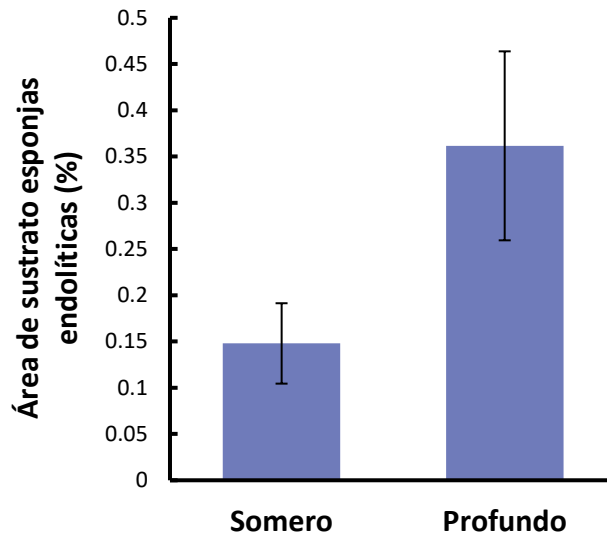


Figura 15. Área cubierta por esponjas endolíticas en dos estratos de profundidad. Se considero somero a una profundidad de 4 m a 5 m; y profundo de >5 m a 15 m. La superficie muestreada en cada transecto fue de 10 m<sup>2</sup>, en cada sitio se muestrearon 10 transectos. Las barras representan el error estándar.

## Densidad poblacional de erizos

Se identificaron cinco especies de erizos erosionadores (Figura 16), la de mayor densidad poblacional y que se presentó en todos los sitios fue *Echinometra viridis* (3.07 ind/m<sup>2</sup>, ES±0.54) y en segundo lugar estuvo *Diadema antillarum* (0.271 ind/m<sup>2</sup>, ES±0.083). Mientras que *Echinometra lucunter* (0.072 ind/m<sup>2</sup>, ES±0.024) y *Lytechinus williamsi* (0.011 ind/m<sup>2</sup>, ES±0.006,) fueron las de menor abundancia.

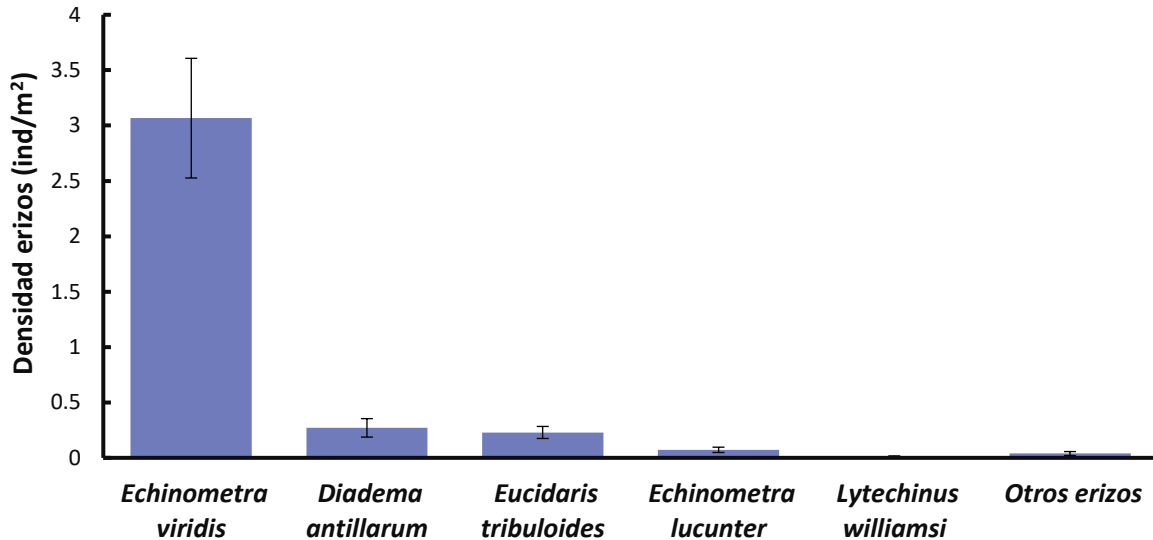


Figura 16. Densidad poblacional de cinco especies de erizos en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. Las barras representan el error estándar.

La densidad promedio de erizos erosivos de los sitios muestreados fue de 3.69 ind/m<sup>2</sup> (ES±0.53). Los sitios con mayor abundancia fueron Verde 4m (13.37 ind/m<sup>2</sup>, ES±2.77) y Blanca 4m (10.58 ind/m<sup>2</sup>, ES±1.72), en cambio los sitios con menor densidad fueron En medio 9m (0.18 ind/m<sup>2</sup>, ES±0.09) y Sacrificios 7m (1.12 ind/m<sup>2</sup>, ES±0.28), Figura 17. Por medio de la prueba de Kruskal-Wallis, se concluyó que existen diferencias significativas entre la densidad poblacional en los sitios ( $H=50.94$ ,  $p<0.05$ ) y con la prueba *a posteriori* de Mann-Whitney por pares, se determinó cuáles fueron los sitios diferentes (Tabla 6). Se encontró que los sitios con mayor abundancia, Verde 4m y Blanca 4m, son estadísticamente iguales, mientras que el sitio con menor cobertura, Enmedio 9m, fue el único diferente a los demás sitios. Sitios como Santiaguillo 5m y Verde 10m, con densidades entre 3.35 a 3.57 ind/m<sup>2</sup>, fueron sitios similares y sólo difirieron con los de menor y mayor abundancia (Tabla 6).

La especie que se presentó en todos los sitios fue *E. viridis*, principalmente en Verde 4m y Blanca 4m. En cambio, *D. antillarum* fue más abundante en Santiaguillo 5m, Santiaguillo 15m y Galleguilla 9m; en el caso de *L. williamsi*, sólo se presentó en Galleguilla 9m y Santiaguillo 15m.

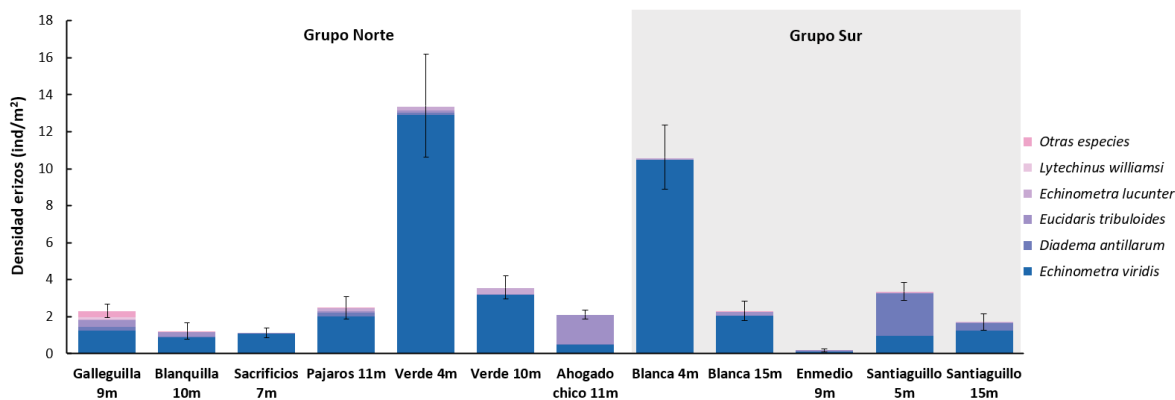


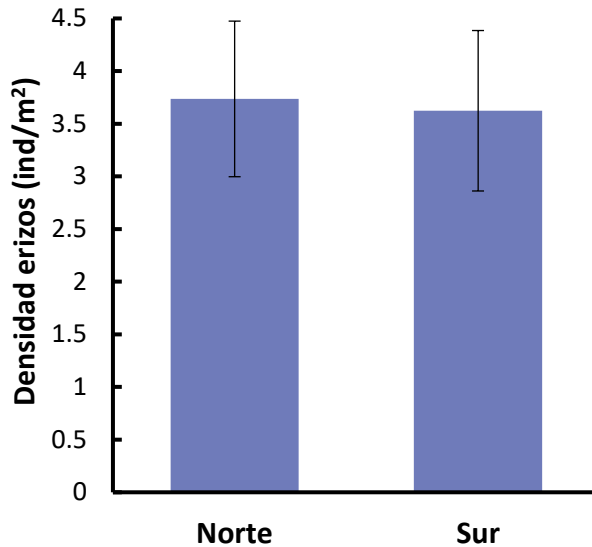
Figura 17. Densidad poblacional de erizos erosivos en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. Los sitios están divididos en dos grupos (norte y sur). Las barras representan el error estándar.

Tabla 6. Comparación *a posteriori* sobre la densidad poblacional de erizos erosivos en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.

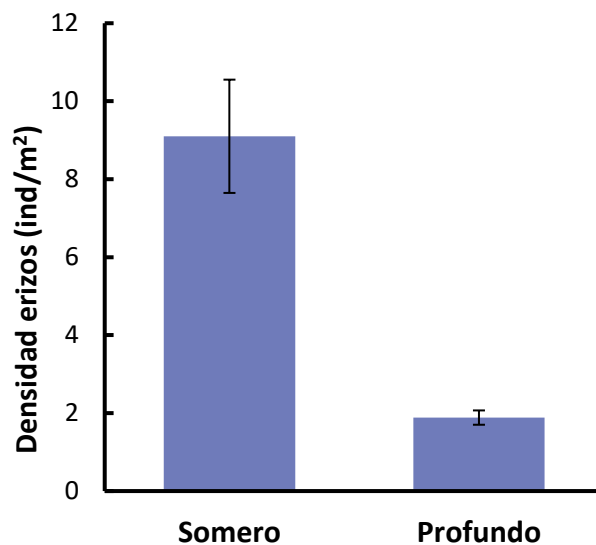
Sitios	Galleguilla 9m	Blanquilla 10m	Sacrificios 7m	Pájaros 11m	Verde 4m	Verde 10m	Ahogado chico 11m	Blanca 4m	Blanca 15m	En medio 9m	Santiaguillo 5m	Santiaguillo 15m
Galleguilla 9m		0.08	0.03	0.81	0.00	0.17	0.75	0.00	0.94	0.00	0.09	0.29
Blanquilla 10m	0.08		1.00	0.13	0.01	0.03	0.20	0.01	0.30	0.04	0.03	0.47
Sacrificios 7m	0.03	0.03	1.00	0.07	0.01	0.01	0.04	0.01	0.08	0.01	0.01	0.33
Pájaros 11m	0.81	0.13	0.07		0.00	0.13	1.00	0.01	0.94	0.00	0.30	0.52
Verde 4m	0.00	0.01	0.01	0.00		0.00	0.01	0.58	0.00	0.00	0.01	0.01
Verde 10m	0.17	0.03	0.01	0.13	0.00		0.04	0.01	0.05	0.00	0.94	0.02
Ahogado chico 11m	0.75	0.20	0.04	1.00	0.01	0.04		0.01	0.75	0.00	0.13	0.38
Blanca 4m	0.00	0.01	0.01	0.01	0.58	0.01	0.01		0.01	0.00	0.01	0.01
Blanca 15m	0.94	0.30	0.08	0.94	0.00	0.05	0.75	0.01		0.00	0.26	0.34
En medio 9m	0.00	0.04	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		0.00	0.01
Santiaguillo 5m	0.09	0.03	0.01	0.30	0.01	0.94	0.13	0.01	0.26	0.00		0.045
Santiaguillo 15m	0.29	0.47	0.33	0.52	0.01	0.02	0.38	0.01	0.34	0.01	0.045	

Las celdas sombreadas indican los sitios que son significativamente diferentes (prueba *a posteriori* de Mann-Whitney por pares,  $p < 0.05$ ).

En cuanto a la densidad de erizos en los sitios norte, se reportó un valor de 3.74 ind/m<sup>2</sup> (ES±0.74), mientras que para los sitios sur de 3.62 ind/m<sup>2</sup> (ES±0.76), *Figura 18*. A partir de la prueba t de *Student*, se concluyó que no hay diferencias significativas ( $t_{70}=0.10$ ,  $p>0.05$ ). En cambio, para la comparación por estratos, la densidad fue mayor en los sitios someros (9.1 ind/m<sup>2</sup>, ES±1.45) que en los profundos (1.89 ind/m<sup>2</sup>, ES±0.18), *Figura 19*. A partir la prueba Mann-Whitney se determinó que existen diferencias significativas ( $U=68.5$ ,  $p<0.05$ ).



*Figura 18.* Densidad poblacional de erizos erosivos en los sitios norte y sur. Grupo Norte (Galleguilla 9m, Blanquilla 10, Sacrificios 7m, Pájaros 11m, Verde 4m, Verde 10m y Ahogado chico 11m) y Grupo Sur (Blanca 4m, Blanca 15m, Enmedio 9m, Santiaguillo 5m y Santiaguillo 15m). Las barras representan el error estándar.



*Figura 19.* Densidad poblacional de erizos erosivos en dos estratos de profundidad. Se considero somero a una profundidad de 4 m a 5 m; y profundo de >5 m a 15 m. Las barras representan el error estándar.

## Densidad poblacional de peces loro

Se identificaron seis especies de peces loro (Figura 20), donde la especie más abundante fue *Sc. iseri* (1.44 ind/100m<sup>2</sup>, ES±0.38), después *Sc. taeniopterus* (1.41 ind/100m<sup>2</sup>, ES±0.36) y, en tercer lugar, *Sp. aurofrenatum* (1.22 ind/100m<sup>2</sup>, ES±0.3). Las especies raras que se presentaron en menos de siete sitios fueron *Sp. vetula* (0.73 ind/100m<sup>2</sup>, ES±0.2) y *Sp. chrysopterus* (0.16 ind/100m<sup>2</sup>, ES±0.05).

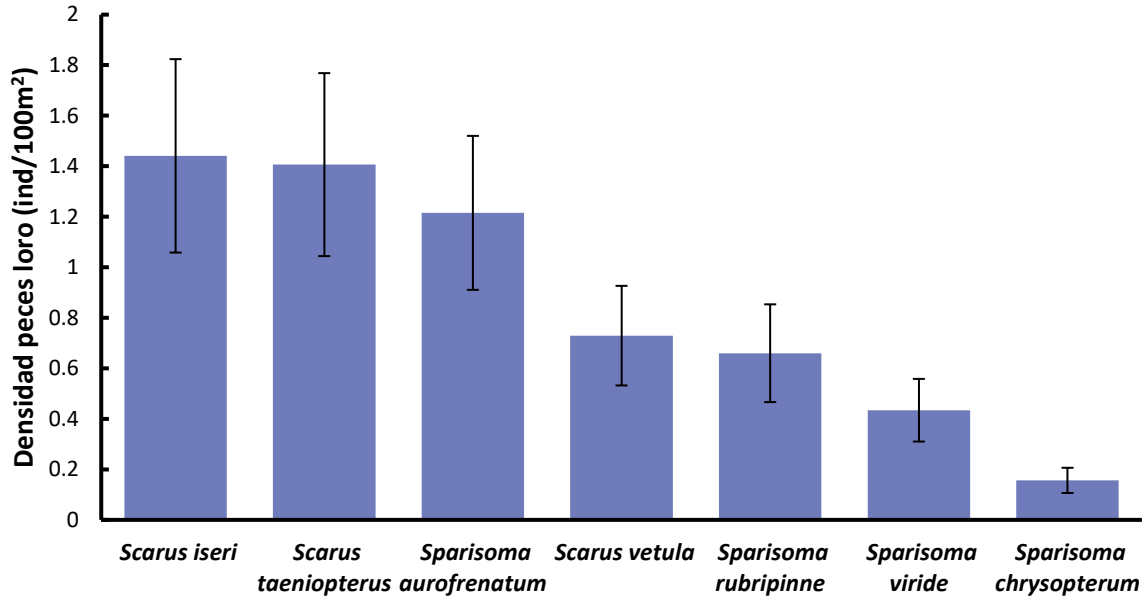


Figura 20. Densidad poblacional de siete especies de peces loro en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. Las barras representan el error estándar.

Se registró una densidad promedio en los doce sitios muestreados de 6.04 ind/100m<sup>2</sup> (ES±0.8). Los sitios con mayor densidad fue Santiaguillo 15m (15.8 ind/100m<sup>2</sup>, ES±3.48) y En medio 9m (11.67 ind/100m<sup>2</sup>, ES±4), en cambio Galleguilla 9m (1.25 ind/100m<sup>2</sup>, ES±0.69) y Pájaros 11m (1.25 ind/100m<sup>2</sup>, ES±0.88) tuvieron la misma densidad, Figura 21. De acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis existen diferencias significativas (H=35.87, p<0.05) entre los sitios y para conocer cuáles fueron los sitios diferentes, se realizó la prueba *post hoc* de Mann-Whitney por pares (Tabla 7). Se observó que Verde 10m, fue el único sitio estadísticamente similar con todos los demás ya que tiene una densidad de peces loro cercana al promedio de los doce sitios. Galleguilla 9m y Pájaros 11m fueron diferentes a los sitios con densidades mayores a 1.25 ind/100m<sup>2</sup>, a excepción de Verde 10m. En cambio, Santiaguillo 15m, Enmedio 9m, Blanquilla 10m, Verde 4m y Santiaguillo 5m, fueron sitios similares estadísticamente y con mayor densidad, en el caso de Ahogado chico 11m fue un sitio similar con todos los de mayor cobertura a excepción de Santiaguillo 15m (Tabla 7).

Se destaca que *Sc. iseri* tuvo mayor densidad en Verde 10m y Verde 4m; *Sc. taeniopterus* en Santiaguillo 15m, Verde 10 y Blanquilla 10m, y *Sp. aurofrenatum* en Enmedio 9m, Santiaguillo 15m y Ahogado chico 11m. Aunque ninguna especie se observó en todos los sitios, *Sc. vetula* sólo se presentó en Santiaguillo 15m, Santiaguillo 5m y Ahogado chico 11m, pero fue la cuarta especie con mayor densidad. Otra especie fue *Sp. chrysopterum*, sólo se reportó en seis sitios y tuvo la menor densidad.

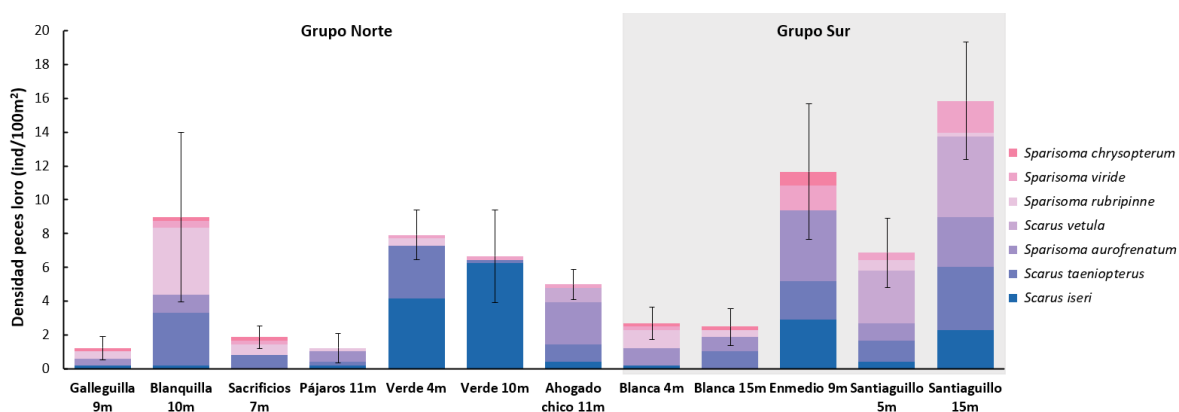


Figura 21. Densidad poblacional de peces loro en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. Los sitios están divididos en dos grupos (norte y sur). Las barras representan el error estándar.

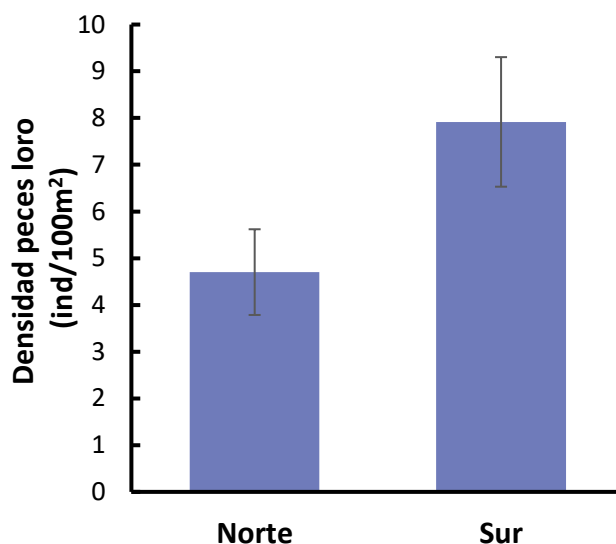
Tabla 7. Comparación *a posteriori* sobre la densidad poblacional de peces loro en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.

Sitios	Galleguilla 9m	Blanquilla 10m	Sacrificios 7m	Pájaros 11m	Verde 4m	Verde 10m	Ahogado chico 11m	Blanca 4m	Blanca 15m	Enmedio 9m	Santiaguillo 5m	Santiaguillo 15m
Galleguilla 9m		0.03	0.46	0.80	0.00	0.18	0.01	0.26	0.49	0.01	0.03	0.00
Blanquilla 10m	0.03		0.08	0.03	0.22	0.75	0.92	0.24	0.18	0.37	0.75	0.06
Sacrificios 7m	0.46	0.08		0.32	0.00	0.38	0.02	0.59	0.91	0.03	0.08	0.00
Pájaros 11m	0.80	0.03	0.32		0.00	0.12	0.01	0.22	0.36	0.01	0.02	0.00
Verde 4m	0.00	0.22	0.00	0.00		0.49	0.17	0.02	0.01	0.83	0.67	0.08
Verde 10m	0.18	0.75	0.38	0.12	0.49		0.79	0.59	0.41	0.36	0.83	0.05
Ahogado chico 11m	0.01	0.92	0.02	0.01	0.17	0.79		0.10	0.10	0.20	0.63	0.01
Blanca 4m	0.26	0.24	0.59	0.22	0.02	0.59	0.10		0.78	0.06	0.14	0.00
Blanca 15m	0.49	0.18	0.91	0.36	0.01	0.41	0.10	0.78		0.04	0.10	0.00
Enmedio 9m	0.01	0.37	0.03	0.01	0.83	0.36	0.20	0.06	0.04		0.49	0.37
Santiaguillo 5m	0.03	0.75	0.08	0.02	0.67	0.83	0.63	0.14	0.10	0.49		0.05
Santiaguillo 15m	0.00	0.06	0.00	0.00	0.08	0.05	0.01	0.00	0.00	0.37	0.05	

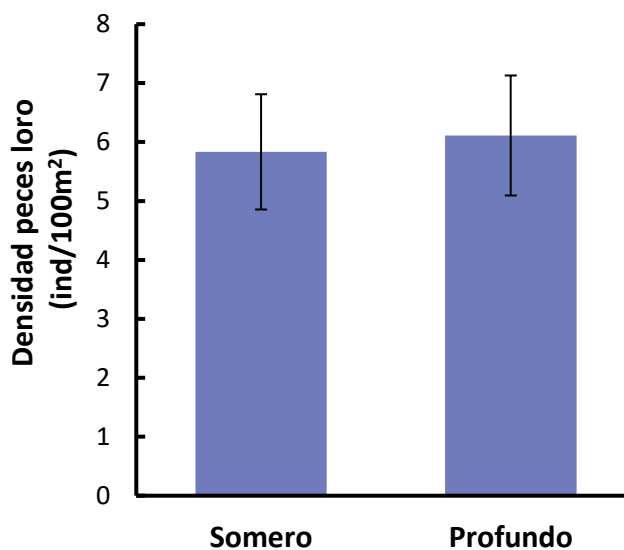
Las celdas sombreadas indican los sitios que son significativamente diferentes (prueba *a posteriori* de Mann-Whitney por pares,  $p < 0.05$ ).



La comparación de densidad poblacional entre los sitios del sur (7.92 ind/100m<sup>2</sup>, ES±1.39) con los sitios del norte (4.7 ind/100 m<sup>2</sup>, ES±0.92) fue significativamente diferente (t de *Student*,  $t_{94}=2.01$ ,  $p<0.05$ ), *Figura 22*. La densidad poblacional entre los sitios profundos (6.11 ind/100 m<sup>2</sup>, ES±1.02) con los sitios someros (5.83 ind/100m<sup>2</sup>, ES±0.98) no fue significativamente diferente (Mann-Whitney,  $U=732.5$ ,  $p>0.05$ ), *Figura 23*.



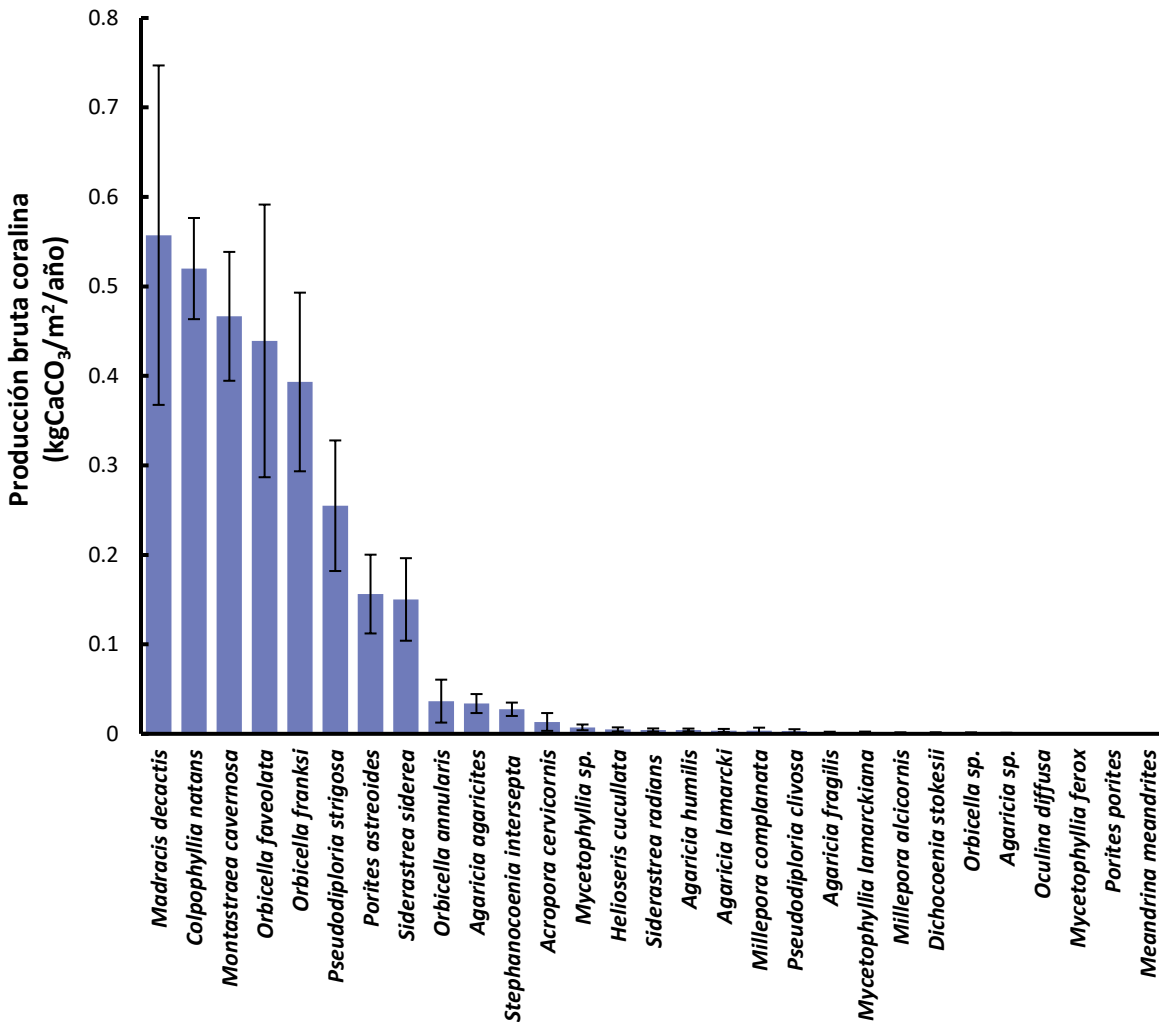
*Figura 22.* Densidad poblacional de peces loro en los sitios norte y sur. Grupo Norte (Galleguilla 9m, Blanquilla 10, Sacrificios 7m, Pájaros 11m, Verde 4m, Verde 10m y Ahogado chico 11m) y Grupo Sur (Blanca 4m, Blanca 15m, Enmedio 9m, Santiaguillo 5m y Santiaguillo 15m). Las barras representan el error estándar.



*Figura 23.* Densidad poblacional de peces loro en dos estratos de profundidad. Se considero somero a una profundidad de 4 m a 5 m; y profundo de >5 m a 15 m. Las barras representan el error estándar.

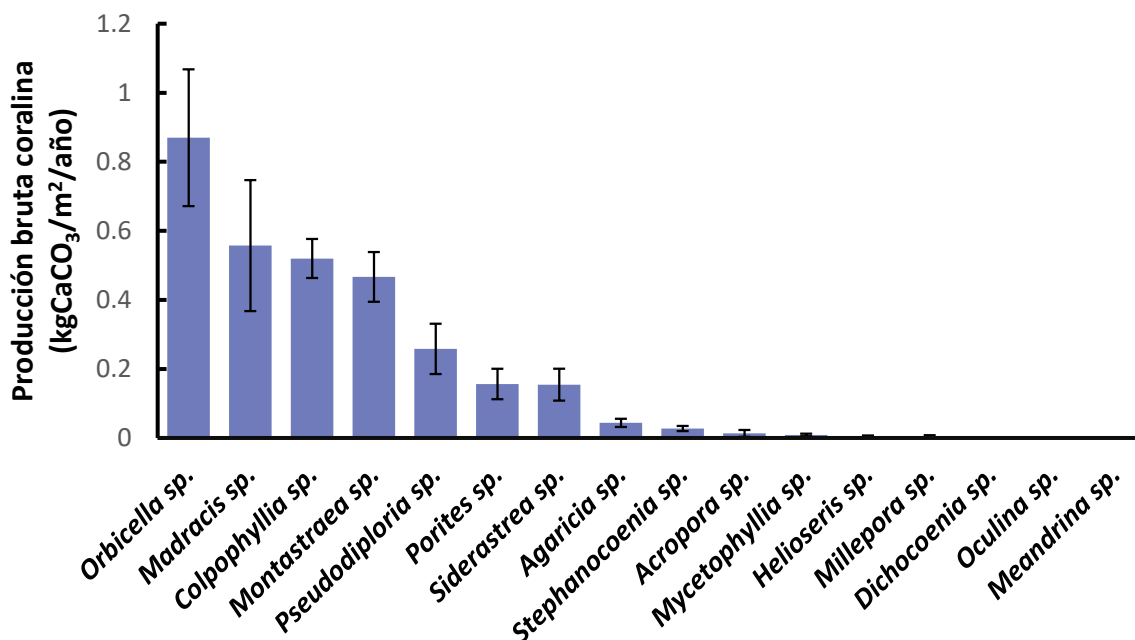
## Producción bruta de carbonato de calcio: corales y algas coralinas custrosas

La producción de carbonato a nivel de especie se puede observar que en las tres primeras con mayor producción se encuentran *M. decactis* (0.56 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, ES±0.19), *C. natans* (0.52 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, ES±0.06) y *M. cavernosa* (0.47 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, ES±0.07), *Figura 23*. *C. natans* y *M. cavernosa*, registraron coberturas <4 %, pero *M. decactis* tuvo una cobertura ~1% y su aporte fue mayor a todas las especies con mayor cobertura (*Figura 4*). Lo mismo ocurrió con *A. cervicornis*, a pesar de que sólo se reportó para Verde 4m y Blanca 4m con una baja cobertura (<0.05%) tuvo un aporte de 0.01 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año (ES±0.01), *Figura 24* y *Figura 5*.



*Figura 24.* Producción bruta de carbonato de calcio de especies registradas para el Sistema Arrecifal Veracruzano. Las barras representan el error estándar.

A nivel de género, los que contribuyeron con mayor aporte de carbonato fueron *Orbicella* sp. (0.87 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, ES±0.2), *Madracis* sp. (0.56 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, ES±0.18), *Colpophyllia* sp. (0.52 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, ES±0.06) y *Montrastraea* sp. (0.47 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, ES±0.07), *Figura 25*. Estos géneros también destacaron por su alta cobertura (*Figura 6*) y aquí se muestra que a pesar de que *Colpophyllia* sp. registró el mayor porcentaje, *Orbicella* sp. fue el que más aportó en la producción de carbonato, esto puede deberse a que se reportaron cuatro especies para este género, mientras que sólo una para *Colpophyllia* sp.



*Figura 25.* Producción bruta de carbonato de calcio de los géneros registrados para el Sistema Arrecifal Veracruzano. Las barras representan el error estándar.

La producción bruta de carbonato de calcio promedio en los sitios monitoreados fue de 3.17 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año (ES±0.27) donde la producción de carbonato coralino contribuyó al 97% (3.09 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, ES±0.27) y de CCA el 3% (0.08 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, ES±0.01), *Figura 26*. En casi todos los sitios la contribución de carbonato por CCA fue menor, pero en Galleguilla 9m sobre salió porque este grupo contribuyó con el 33% (0.32 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, ES±0.054) mientras que los corales tuvieron el 67% (0.64 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, ES±0.057), *Figura 27*.

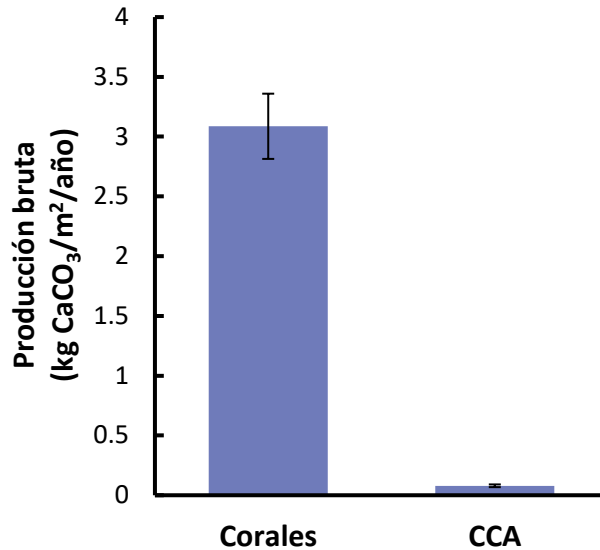


Figura 26. Producción bruta de carbonato de calcio de corales (esclerectinos y millepóridos) y algas coralinas costrosas (CCA). Las barras representan el error estándar.

El sitio con mayor producción fue Blanca 15m (6.99 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, ES±1.23) y en segundo lugar estuvo Santiaguillo 15m (4.96 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, ES±1.04). En el grupo norte, Verde 10m fue el sitio que más produjo carbonato de calcio (4.14 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, ES±0.47). En cambio, los sitios que tuvieron poca producción fueron Enmedio 9m (0.69 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, ES±0.14) y Galleguilla 9m (0.95 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, ES±0.1), Figura 27. Se realizó la prueba *a posteriori* de Kruskal-Wallis y se concluyó que existen diferencias significativas en la producción de carbonato en los sitios (H=47.39, p<0.05), posteriormente se realizó una prueba de Mann-Whitney por pares para conocer cuáles fueron los sitios que difirieron estadísticamente. Se encontró que Sacrificios 7m, Pájaros 11m, Galleguilla 9m y Enmedio 9m, coinciden en ser significativamente diferentes de los sitios con alta producción de carbonato (>3 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año). Por otro lado, la producción de carbonato de Blanca 15m es estadísticamente igual a Verde 10m, Blanca 4m, Santiaguillo 5m y Santiaguillo 15m (Tabla 8).

Los géneros que contribuyeron a la producción de carbonato en Blanca 15 fueron *Madracis* sp., *Orbicella* sp. y *Colpophyllia* sp., esto se debe a que *Madracis* sp. fue uno de los géneros con mayor cobertura en el sitio y a pesar de que también *Siderastrea* sp. fue mayor en cobertura, es un género con poco aporte de carbonato; mientras que *Colpophyllia* sp. fue un género con mayor producción de carbonato (Figura 6, 24, 25 y 27). Para el grupo norte, Verde 10m fue el que mayor contribuyó a la producción de carbonato constituido por géneros con alto aporte de carbonato como *Orbicella* sp., *Colpophyllia* sp. y *Montastraea* sp. (Figura 6 y 25). En el caso de Enmedio 9m y Galleguilla 9m tuvieron poca producción de carbonato porque, en comparación con Blanca 4m u otros sitios, tuvieron coberturas bajas a pesar de presentar géneros con alto aporte de carbonato.

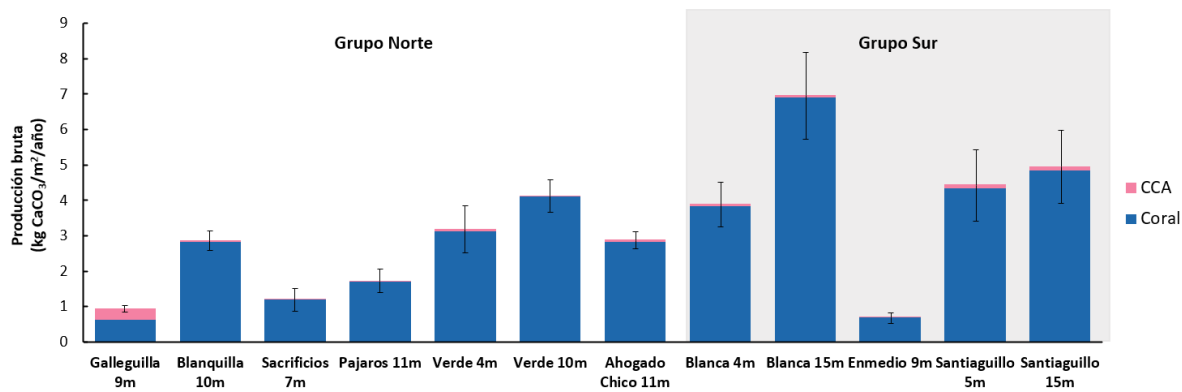


Figura 27. Producción bruta de carbonato de calcio de corales (esclerectinos y millepóridos) y algas coralinas costrosas (CCA) en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. Los sitios están divididos en dos grupos (norte y sur). Las barras representan el error estándar.

Tabla 8. Comparación *a posteriori* sobre la producción bruta de carbonato de calcio (corales, esclerectinos y millepóridos, y algas coralinas costrosas) en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.

	Galleguilla 9m	Blanquilla 10m	Sacrificios 7m	Pájaros 11m	Verde 4m	Verde 10m	Ahogado chico 11m	Blanca 4m	Blanca 15m	Enmedio 9m	Santiagoullo 5m	Santiagoullo 15m
Galleguilla 9m		0.01	0.69	0.07	0.07	0.01	0.01	0.01	0.01	0.23	0.01	0.01
Blanquilla 10m	0.01		0.01	0.07	0.30	0.13	0.94	0.13	0.01	0.01	0.17	0.13
Sacrificios 7m	0.69	0.01		0.38	0.045	0.01	0.01	0.02	0.01	0.30	0.01	0.01
Pájaros 11m	0.07	0.07	0.38		0.09	0.01	0.03	0.045	0.01	0.03	0.01	0.02
Verde 4m	0.07	0.30	0.045	0.09		0.47	0.47	0.30	0.045	0.03	0.69	0.23
Verde 10m	0.01	0.13	0.01	0.01	0.47		0.13	0.94	0.13	0.01	0.94	0.69
Ahogado chico 11m	0.01	0.94	0.01	0.03	0.47	0.13		0.09	0.01	0.01	0.17	0.09
Blanca 4m	0.01	0.13	0.02	0.045	0.30	0.94	0.09		0.13	0.01	0.94	0.69
Blanca 15m	0.01	0.01	0.01	0.01	0.045	0.13	0.01	0.13		0.01	0.13	0.38
Enmedio 9m	0.23	0.01	0.30	0.03	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01		0.01	0.01
Santiagoullo 5m	0.01	0.17	0.01	0.01	0.69	0.94	0.17	0.94	0.13	0.01		0.69
Santiagoullo 15m	0.01	0.13	0.01	0.02	0.23	0.69	0.09	0.69	0.38	0.01	0.69	

Las celdas sombreadas indican los sitios que son significativamente diferentes (prueba *a posteriori* de Mann-Whitney por pares,  $p < 0.05$ ).

Cuando se comparó la producción bruta en los sitios sur ( $4.2 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES \pm 0.53$ ) con los del norte ( $2.43 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES \pm 0.21$ ), esta diferencia fue significativamente diferente (Mann-Whitney,  $U=392$ ,  $p < 0.05$ ), Figura 28. Asimismo, la producción bruta fue mayor en los sitios someros ( $3.95 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES \pm 0.44$ ) que en los profundos ( $2.94 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES \pm 0.33$ ), a partir de la prueba de Mann-Whitney se concluyó que esta diferencia fue significativa ( $U=308$ ,  $p < 0.05$ ), Figura 29.

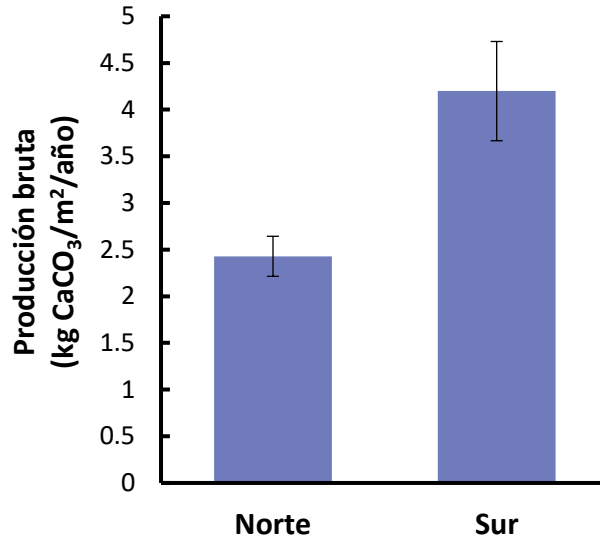


Figura 28. Producción bruta de carbonato de corales (esclerectinos y millepóridos) y algas coralinas custrosas (CCA) en los sitios norte y sur. Grupo Norte (Galleguilla 9m, Blanquilla 10, Sacrificios 7m, Pájaros 11m, Verde 4m, Verde 10m y Ahogado chico 11m) y Grupo Sur (Blanca 4m, Blanca 15m, Enmedio 9m, Santiaguillo 5m y Santiaguillo 15m). Las barras representan el error estándar.

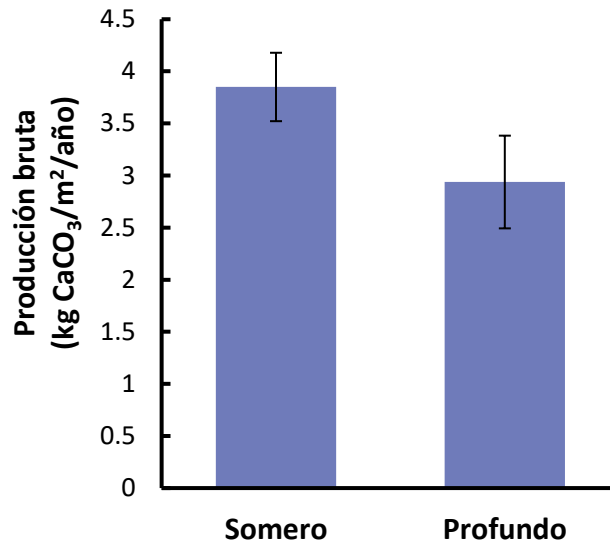
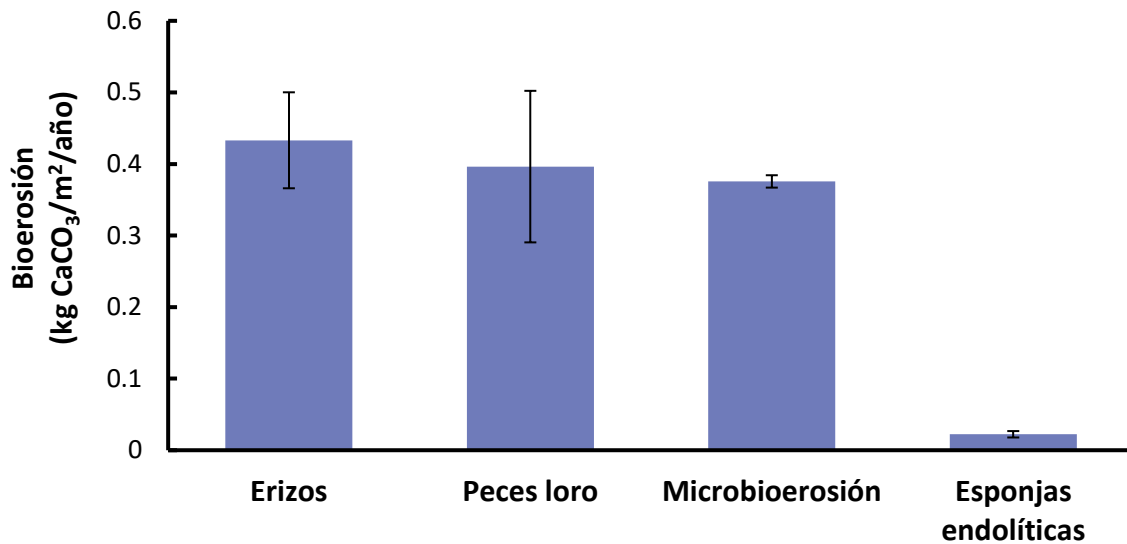


Figura 29. Producción bruta de carbonato de calcio de corales (esclerectinos y millepóridos) y algas coralinas costrosas (CCA) en dos estratos de profundidad. Se consideró somero a una profundidad de 4 m a 5 m; y profundo de >5 m a 15 m. Las barras representan el error estándar.

## Bioerosión

Se puede observar que la bioerosión fue mayor por parte de erizos ( $0.43 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES\pm 0.07$ ) y peces loro ( $0.4 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES\pm 0.11$ ), seguida por la microbioerosión ( $0.38 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES\pm 0.01$ ) y, por último, las esponjas endolíticas ( $0.02 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES\pm 0.004$ ), *Figura 30*. A partir de la prueba Kruskal-Wallis, se concluyó que existen diferencias significativas ( $H=137.6$ ,  $p<0.005$ ) en las tasas de bioerosión entre los grupos de organismos. Se realizó un análisis *a posteriori* de Mann-Whitney por pares para comparar los valores entre los sitios, en el cual sólo la tasa de bioerosión fue similar para los peces loro y las esponjas endolíticas.



*Figura 30.* Bioerosión de cuatro grupos identificados en los doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. Las barras representan el error estándar

La bioerosión promedio en los sitios fue de  $1.17 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$  ( $ES\pm 0.13$ ), *Figura 31*. Los sitios con mayor bioerosión fueron Santiaguillo 5m ( $2.46 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES\pm 0.28$ ) y Santiaguillo 15m ( $1.722 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES\pm 0.58$ ) y estuvieron influenciados principalmente por erizos y peces loro, respectivamente. Los sitios con una menor bioerosión fueron Sacrificios 7m ( $0.43 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES\pm 0.03$ ), Pájaros 11m ( $0.7 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES\pm 0.06$ ) y Blanca 15m ( $0.7 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES\pm 0.05$ ), donde se puede observar que la pérdida de carbonato es por parte de la microbioerosión. Se realizó un análisis de Kruskal-Wallis y se concluyó que existen diferencias significativas en las tasas de bioerosión entre los sitios ( $H=27.89$ ;  $p<0.05$ ), posteriormente se realizó la prueba *a posteriori* de Mann-Whitney por pares para comparar los valores entre los sitios (*Tabla 9*). Se encontró que Sacrificios 7m, fue el sitio con menor cobertura y mostró diferencias significativas con casi todos los sitios, a excepción de Blanquilla 10m y En medio 9m. Se puede observar que los sitios con mayor bioerosión por peces loro como Blanquilla 10m, Ahogado chico 11m y Enmedio 9m, fueron similares a casi todos los sitios, excepto a Santiaguillo 15m y Sacrificios 7m (*Tabla 9*).

Blanquilla 10, Ahogado chico 11m, Enmedio 9m y Santiaguillo 15m son sitios con mayor bioerosión por parte de peces loro, donde se registraron especies como *Sc. taeniopterus*, *Sc. vetula* y *Sp. viride* y a excepción de Ahogado chico 11m, fueron sitios que en general, tuvieron alta densidad de peces loro (Figura 21). En el caso de los sitios con mayor pérdida de carbonato por erizos como, Verde 4m, Blanca 4m y Santiaguillo 5m, registraron alta abundancia de *E. viridis* y en el caso de Santiaguillo 5m, *D. antillarum*; asimismo Verde 4m y Blanca 4m fueron los dos sitios con mayor densidad de erizos (Figura 21 y 31).

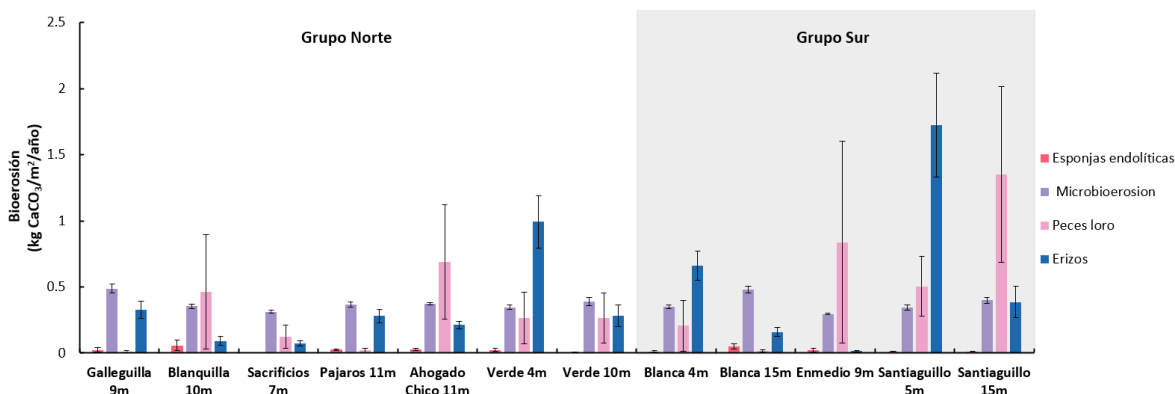


Figura 31. Bioerosión de cuatro grupos de organismos en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. Los sitios están divididos en dos grupos (norte y sur). Las barras representan el error estándar.

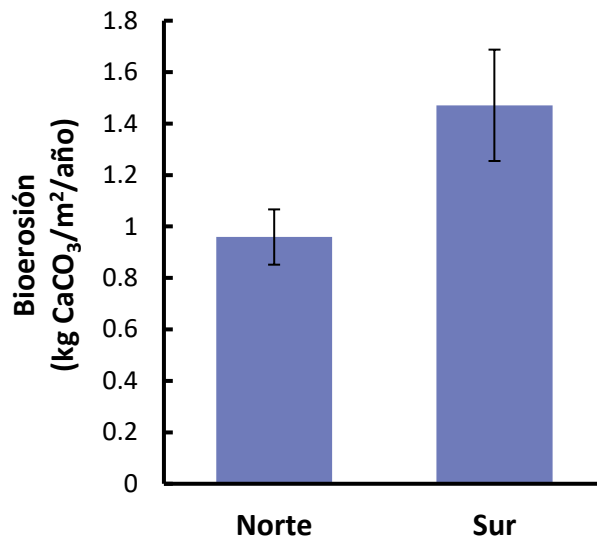
Tabla 9. Comparación *a posteriori* sobre la bioerosión (esponjas endolíticas, microbioerosión, erizos y peces loro) en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.

Sitios	Galleguilla 9m	Blanquilla 10m	Sacrificios 7m	Pájaros 11m	Verde 4m	Verde 10m	Ahogado Chico 11m	Blanca 4m	Blanca 15m	Enmedio 9m	Santiaguillo 5m	Santiaguillo 15m
Galleguilla 9m		0.07	0.01	0.17	0.045	0.81	0.47	0.17	0.23	0.13	0.01	0.17
Blanquilla 10m	0.07		0.17	0.17	0.07	0.13	0.13	0.07	0.17	0.58	0.07	0.045
Sacrificios 7m	0.01	0.17		0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.81	0.01	0.01
Pájaros 11m	0.17	0.17	0.01		0.01	0.38	0.94	0.03	0.94	0.17	0.01	0.03
Verde 4m	0.045	0.07	0.01	0.01		0.23	0.09	0.17	0.01	0.07	0.01	0.81
Verde 10m	0.81	0.13	0.01	0.38	0.23		0.69	0.69	0.47	0.13	0.01	0.38
Ahogado Chico 11m	0.47	0.13	0.01	0.94	0.09	0.69		0.13	0.94	0.17	0.07	0.09
Blanca 4m	0.17	0.07	0.01	0.03	0.17	0.69	0.13		0.045	0.09	0.01	0.69
Blanca 15m	0.23	0.17	0.01	0.94	0.01	0.47	0.94	0.045		0.13	0.01	0.045
Enmedio 9m	0.13	0.58	0.81	0.17	0.07	0.13	0.17	0.09	0.13		0.07	0.09
Santiaguillo 5m	0.01	0.07	0.01	0.01	0.01	0.01	0.07	0.01	0.01	0.07		0.13
Santiaguillo 15m	0.17	0.045	0.01	0.03	0.81	0.38	0.09	0.69	0.045	0.09	0.13	

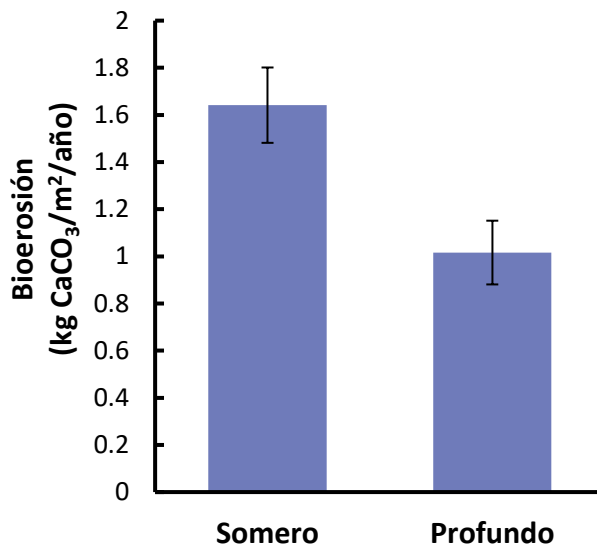
Las celdas sombreadas indican los sitios que son significativamente diferentes (prueba *a posteriori* de Mann-Whitney por pares,  $p < 0.05$ ).



Los sitios del grupo sur tuvieron mayor pérdida de carbonato ( $1.47 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES\pm 0.25$ ) que los del grupo norte ( $0.96 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES\pm 0.12$ ), *Figura 32*. A partir de prueba de Mann-Whitney se concluyó que la pérdida de carbonato en ambos grupos fue significativamente diferente ( $U=448$ ,  $p<0.05$ ). La bioerosión a diferentes estratos fue mayor en los sitios someros ( $1.64 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES\pm 0.18$ ) que en los profundos ( $1.02 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES\pm 0.16$ ) y esta diferencia fue significativa (Mann-Whitney,  $U=155$ ,  $p<0.05$ ), *Figura 33*.



*Figura 32.* Bioerosión de cuatro grupos de organismos (erizos, peces loro, microbioerosión y esponjas endolíticas) en los sitios norte y sur. Grupo Norte (Galleguilla 9m, Blanquilla 10, Sacrificios 7m, Pájaros 11m, Verde 4m, Verde 10m y Ahogado chico 11m) y Grupo Sur (Blanca 4m, Blanca 15m, Enmedio 9m, Santiaguillo 5m y Santiaguillo 15m). Las barras representan el error estándar.



*Figura 33.* Bioerosión de cuatro grupos de organismos (erizos, peces loro, microbioerosión y esponjas endolíticas) en dos estratos de profundidad. Se considero somero a una profundidad de 4 m a 5 m; y profundo de >5 m a 15 m. Las barras representan el error estándar.

## Balance de carbonato de calcio

El promedio del balance de carbonato de calcio o tasa de producción neta de carbonato de calcio, del SAV fue de  $1.99 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$  ( $ES \pm 0.27$ ), lo que sugiere que en términos generales los arrecifes están creciendo (*Figura 34*). El sitio que más contribuyó al aporte fue Blanca 15m ( $6.29 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES \pm 1.24$ ), en segundo lugar, Santiaguillo 15m ( $3.24 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES \pm 0.76$ ) y, en tercer lugar, Verde 10m ( $3.11 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES \pm 0.49$ ). En cambio, Enmedio 9m ( $-0.75 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES \pm 0.99$ ) es un arrecife que se está degradando. Mientras que, Galleguilla 9m ( $0.1 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES \pm 0.18$ ) y Sacrificios 7m ( $0.77 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES \pm 0.3$ ), son arrecifes con un presupuesto de carbonato muy cercana a cero. Se realizó un análisis de Kruskal-Wallis y se concluyó que existen diferencias significativas ( $H=41.56$ ;  $p < 0.05$ ) de presupuesto de carbonato en los doce sitios, posteriormente se realizó un análisis de Mann-Whitney por pares ( $p < 0.05$ ), *Tabla 10*. Se encontró que los sitios con menor balance de carbonato (Galleguilla 9m, Sacrificios 7, Pájaros 11m y Enmedio 9m) fueron estadísticamente similares, asimismo ocurrió entre los sitios con mayor balance de carbonato (Verde 10, Blanca 4m y Santiaguillo 15m). En cambio, los sitios con balances de carbonato medios (Blanquilla 10, Verde 4m y Santiaguillo 5m) coincidieron en que son diferentes a Enmedio 9m y Blanca 15m.

Las características biológicas de los sitios con mayor balance de carbonato fueron distintas, por un lado, Blanca 15m a pesar de ser un sitio con cobertura coralina media (21.45%), fue el de mayor producción de carbonato ( $6.99 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ), tuvo poca pérdida de carbonato ( $0.53 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ) y sólo influyó erosivamente los microorganismos. En el caso de Santiaguillo 15m, tuvo una cobertura coralina alta (33.44%) pero fue uno de los sitios con mayor pérdida de carbonato ( $1.95 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ), principalmente por peces loro. Verde 10 tuvo alta cobertura coralina (36.7%), una producción bruta de  $4.14 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$  y con una bioerosión de  $0.77 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ , a pesar de ser un sitio con baja pérdida, la bioerosión fue influenciada principalmente por peces loro y erizos. Blanca 4m tuvo un balance de carbonato de  $2.87 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ , un sitio que tuvo alta cobertura coralina (38.37%), tuvo una producción bruta poco más de la mitad de Blanca 15m,  $3.9 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ , y aunque tuvo una tasa de bioerosión media ( $0.98 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ) ésta fue influenciada por alta densidad de erizos ( $10.58 \text{ ind}/\text{m}^2$ ).

Entre los arrecifes con balances de carbonato bajos y negativos están Sacrificios 7m, Galleguilla 9m y Enmedio 9m. En el caso de Galleguilla 9m fue un arrecife con baja cobertura coralina (6.33%) y donde se presentó una mayor cobertura de CCA (57.37%), aunque tuvo una baja tasa de bioerosión ( $0.64 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ), influenciada por erizos y microbioerosión, el aporte de producción bruta fue bajo ( $0.95 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ) y las CCA contribuyeron con casi la mitad del carbonato. Para el sitio de Sacrificios 7m, la situación que influyó en una baja tasa neta fue por una cobertura coralina media (17.65%) y una tasa de producción bruta de  $1.2 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ , ya que fue uno de los sitios con una tasa de bioerosión de  $0.41 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ . La situación de Enmedio 9m fue distinta, tuvo una cobertura coralina baja (8.94%), una tasa bruta de carbonato baja ( $0.69 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ) pero una tasa de bioerosión superior al promedio ( $1.09 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ), la cual fue influenciada principalmente por la abundancia de peces loro ( $0.12 \text{ ind}/100 \text{ m}^2$ ).

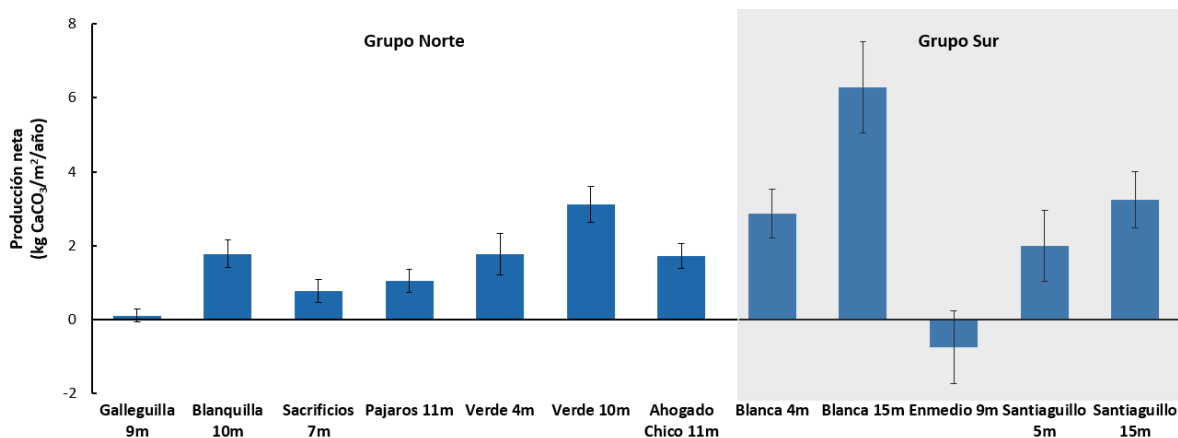


Figura 34. Balance de carbonato de calcio en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano. Los sitios están divididos en dos grupos (norte y sur). Las barras representan el error estándar.

Tabla 10. Comparación *a posteriori* sobre el balance de carbonato de calcio en doce sitios del Sistema Arrecifal Veracruzano.

Sitios	Galleguilla 9m	Blanquilla 10m	Sacrificios 7m	Pájaros 11m	Verde 4m	Verde 10m	Ahogado chico 11m	Blanca 4m	Blanca 15m	Enmedio 9m	Santiaguillo 5m	Santiaguillo 15m
Galleguilla 9m		0.01	0.13	0.03	0.07	0.01	0.01	0.01	0.01	0.81	0.03	0.01
Blanquilla 10m	0.01		0.07	0.09	0.94	0.07	0.94	0.09	0.01	0.03	0.38	0.07
Sacrificios 7m	0.13	0.07		0.58	0.17	0.01	0.07	0.045	0.01	0.13	0.38	0.03
Pájaros 11m	0.03	0.09	0.58		0.17	0.02	0.07	0.045	0.01	0.07	0.58	0.045
Verde 4m	0.07	0.94	0.17	0.17		0.13	0.94	0.23	0.01	0.045	0.58	0.17
Verde 10m	0.01	0.07	0.01	0.02	0.13		0.045	0.94	0.09	0.01	0.17	0.69
Ahogado chico 11m	0.01	0.94	0.07	0.07	0.94	0.045		0.07	0.01	0.02	0.38	0.07
Blanca 4m	0.01	0.09	0.045	0.045	0.23	0.94	0.07		0.09	0.03	0.30	0.58
Blanca 15m	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.09	0.01	0.09		0.01	0.02	0.09
Enmedio 9m	0.81	0.03	0.13	0.07	0.045	0.01	0.02	0.03	0.01		0.045	0.01
Santiaguillo 5m	0.03	0.38	0.38	0.58	0.58	0.17	0.38	0.30	0.02	0.045		0.17
Santiaguillo 15m	0.01	0.07	0.03	0.045	0.17	0.69	0.07	0.58	0.09	0.01	0.17	

Las celdas sombreadas indican los sitios que son significativamente diferentes (prueba *a posteriori* de Mann-Whitney por pares,  $p < 0.05$ ).

Se comparó el balance de carbonato de calcio entre sitios del norte ( $1.47 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES \pm 0.19$ ) con los del sur ( $2.73 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES \pm 0.57$ ) y a partir de la prueba Mann-Whitney ( $U=445$ ,  $p < 0.05$ ), se concluyó que la producción neta fue significativamente diferente entre ambos grupos (Figura 35). Asimismo, la comparación del balance de carbonato en distintos estratos fue mayor en los sitios someros ( $2.21 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES \pm 0.42$ ) que en los profundos ( $1.92 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES \pm 0.34$ ), aunque esta diferencia no fue significativa ( $t$  de Student,  $t_{70}=0.45368$ ;  $p > 0.05$ ), Figura 36.

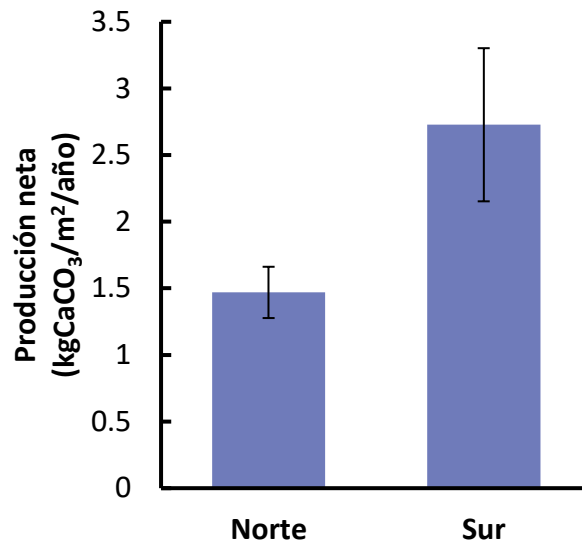


Figura 35. Balance de carbonato de calcio en los sitios norte y sur. Grupo Norte (Galleguilla 9m, Blanquilla 10, Sacrificios 7m, Pájaros 11m, Verde 4m, Verde 10m y Ahogado chico 11m) y Grupo Sur (Blanca 4m, Blanca 15m, Enmedio 9m, Santiaguillo 5m y Santiaguillo 15m). Las barras representan el error estándar.

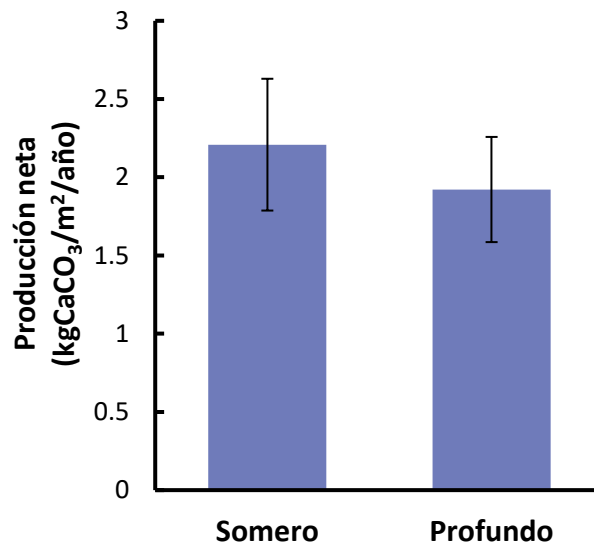


Figura 36. Balance de carbonato de calcio en dos estratos de profundidad. Se considero somero a una profundidad de 4 m a 5 m; y profundo de >5 m a 15 m. Las barras representan el error estándar.

En la *Tabla 11* se resumen los resultados de los parámetros calculados para los sitios muestreados, así como por grupo (norte y sur) y por estrato de profundidad (somero y profundo), de esta manera, se muestra cuáles fueron los que tuvieron diferencias significativas.

*Tabla 11.* Resumen de los parámetros estimados para los sitios muestreados del Sistema Arrecifal Veracruzano.

Parámetro	Sitio	Grupo (norte y sur)	Estrato de profundidad (somero y profundo)	Bioerosionadores (microbioerosión, esponjas endolíticas, erizps y peces loro)
Cobertura coralina	Kruskal-Wallis, H=45.34, p<0.05	t de <i>Student</i> , t <sub>70</sub> =1.26, p>0.05	Mann-Whitney, U=198, p<0.05	
Cobertura CCA	Kruskal-Wallis, H=45.53, p<0.05	t de <i>Student</i> , t <sub>70</sub> =0.40, p>0.05	Mann-Whitney, U=286, p<0.05	
Área de sustrato ocupado por esponjas endolíticas	Kruskal-Wallis, H=17.65, p>0.05	Mann-Whitney, U=607, p>0.05	Mann-Whitney, U=414, p>0.05	
Densidad poblacional erizos	Kruskal-Wallis, H=50.94, p<0.05	t de <i>Student</i> , t <sub>70</sub> =0.10, p>0.05	Mann-Whitney, U=68.5, p<0.05	
Densidad poblacional peces loro	Kruskal-Wallis, H=35.87, p<0.05	t de <i>Student</i> , t <sub>94</sub> =2.01, p<0.05	Mann-Whitney, U=732.5, p>0.05	
Tasas de producción bruta CaCO <sub>3</sub>	Kruskal-Wallis, H=47.39, p<0.05	Mann-Whitney, U=392, p<0.05	Mann-Whitney, U=308, p<0.05	
Tasas de bioerosión	Kruskal-Wallis, H=27.89; p<0.05	Mann-Whitney, U=448, p<0.05	Mann-Whitney, U=155, p<0.05	Kruskal-Wallis, H=137.6, p<0.005
Balance de CaCO <sub>3</sub>	Kruskal-Wallis, H=41.56; p<0.05	Mann-Whitney, U=445, p<0.05	t de <i>Student</i> , t <sub>70</sub> =0.45, p>0.05	

Las celdas sombreadas muestran los datos significativamente diferentes, según la prueba estadística utilizada.

## Discusión

El presente estudio analiza los patrones de producción de carbonato de calcio por las comunidades de organismos asociados a los arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano. Se determinó que los arrecifes de este sistema se encuentran, en promedio, en un balance positivo, esto es la producción de carbonatos supera a los procesos erosivos que ocurren sobre las estructuras arrecifales. Por mucho (97%), fueron las comunidades de corales los principales organismos que se encargan de producir las estructuras carbonatadas y en particular especies como *C. natans*, *M. decactis*, *M. cavernosa* y *O. franksi*, las cuales son importantes corales constructores de arrecifes y en cuanto a cobertura, fueron ampliamente dominantes en los diferentes sitios de estudio. La contribución de las algas coralinas costrosas a los procesos de construcción de arrecifes fue mucho menor en la mayoría de los sitios (3% en promedio para el SAV), si se compara con los corales. Solo en un sitio, Galleguilla 9m, la contribución de CCA, en cobertura fue mayor que los corales y en producción de carbonatos fue un tercio. Por su parte, se observó que los principales procesos de erosión biológica en el SAV están controlados por dos grupos de organismos. Los erizos que fueron los principales erosionadores y ampliamente abundantes en la mayoría de los sitios de estudio, principalmente estuvieron representados por *D. antillarum* y *E. viridis*; y los peces loro, por las especies *Sc. vetula* y *Sp. viride*. La bioerosión dada por esponjas endolíticas y microbioerosionadores fue relativamente menor, aunque en ciertos sitios puede tener un impacto considerable (e.g. Blanca 15m por microbioerosionadores).

La producción coralina estuvo relacionada con dos factores, la cobertura y la identidad de los corales que dominan en el SAV. Esto es porque en la mayoría de los sitios estuvieron constituidos por especies típicas constructoras de arrecifes y con alta cobertura, lo que resultó en que estos tuvieran altas tasas de producción. En efecto, la mayor parte de los corales registrados fueron tolerantes al estrés y con morfología masiva, estas son especies caracterizadas por almacenamiento de energía, crecimiento lento, persistir en ausencia de reclutamiento y sobrevivir en ambientes con poca luz o alta sedimentación, entre otros factores (Darling *et al.*, 2012; González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018). De acuerdo con diferentes autores las especies registradas con mayor cobertura en este estudio coinciden con las reportadas como dominantes históricamente para el SAV y el Golfo de México, entre ellas están *M. cavernosa*, *S. radians*, *S. siderea*, *O. annularis*, *C. natans*, y *O. faveolata* (Gil-Agudelo *et al.*, 2020; Horta-Puga *et al.*, 2017; Jones *et al.*, 2008; Lara *et al.*, 1992; Pérez-España *et al.*, 2015). Sin embargo, es de notar que el sitio que se registró con una mayor tasa de producción de carbonato, Blanca 15, tuvo una alta cobertura de *M. decactis*. Esta es una especie de coral considerada de estrategia de vida de tipo maleza, lo que facilita su establecimiento en ambientes perturbados, pero con una alta tasa de producción de carbonato (Figura 23) y que pueden ser más resistentes al estrés (Darling *et al.*, 2012; Grime, 1977; Knowlton, 2001). En cambio, para la estrategia de vida competitiva, son especies con altas tasas de crecimiento y calcificación, que se pueden ver reflejados en una alta complejidad estructural arrecifal y balances de carbonatos positivos (Darling *et al.*, 2012; Sheppard *et al.*, 2018b), sólo se tiene registro de *A. cervicornis* en dos sitios. Estudios previos reportan colonias de *A. palmata* y *A. cervicornis* en varios sitios del SAV, incluso se tiene un registro de 100% en cobertura de *A. palmata* en el arrecife Enmedio (Lara *et al.*, 1992). Pero actualmente la cobertura de ambas especies ha disminuido llegando a coberturas menores de 0.5% en otros arrecifes (Jones *et al.*, 2008). La cobertura de *Acropora* sp., y otras especies constructoras de

arrecifes ha disminuido debido a diferentes factores estresantes, entre estos están el blanqueamiento, la sedimentación y las enfermedades donde las han reemplazado especies de tipo maleza, e.g. *P. astreoides*, *A. agaricites*, *S. siderea* (Gil-Agudelo *et al.*, 2020; Toth *et al.*, 2019), lo que implicaría en balances netos de carbonato negativos y una complejidad estructural limitada del arrecife (Alvarez-Filip *et al.*, 2013).

Los productores secundarios de carbonatos en el SAV fueron las algas coralinas costrosas, en promedio, la contribución de CCA fue de 3% frente al 97% de producción coralina. En este estudio, se observó que los sitios que presentaron altas coberturas de CCA tuvieron una relación positiva en la producción de carbonatos de CCA, éstos fueron Galleguilla 9m, Santiaguillo 5m y Santiaguillo 15m. Sin embargo, en Galleguilla 9m la cobertura de CCA rebasó a la coralina y además fue el sitio con mayor aporte de carbonatos de este grupo. Estudios previos muestran que este sitio presenta baja cobertura coralina y alta cobertura de algas como las coralinas costrosas (Horta-Puga *et al.*, 2017; Horta-Puga, 2003). Los factores que favorecen el establecimiento de CCA aún no son claros. En Jamaica se reportó una mayor cobertura y producción de carbonato de CCA (0.159 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año) asociadas a sitios de bajo impacto y alta energía de oleaje (Mallela, 2007). Por otro lado, en los Cayos Florida la producción neta de CCA se relacionó con alta disponibilidad de nutrientes y baja herbívora de peces loro (Kuffner *et al.*, 2013). En este estudio se observó que el sitio con mayor impacto antropogénico (Galleguilla 9m), la producción de CCA cumple un papel importante como productor de carbonato mientras que en los sitios alejados a la costa (Santiaguillo 5m y Santiaguillo 15m) se puede asociar con la actividad del oleaje.

Referente a los procesos de bioerosión, en el presente estudio se encontró que los principales bioerosionadores del SAV fueron los erizos, esto contrasta con lo reportado para otras regiones donde los peces loro son los que se consideran de mayor influencia erosiva (Kuffner *et al.*, 2019; Molina-Hernández *et al.*, 2020; Perry *et al.*, 2012; Perry *et al.*, 2014). En otros sitios como en el Caribe y los Cayos Florida, se ha reportado que los principales bioerosionadores son los peces loro, incluso no se reporta como significativa la erosión por erizos (Kuffner *et al.*, 2019; Molina-Hernández *et al.*, 2020). Esto se relaciona con la drástica disminución de la población de erizos como *D. antillarum* debido a una enfermedad en diferentes regiones del Atlántico Occidental Tropical en la década de 1980s (Johnston *et al.*, 2017; Lessios, 2016). Aunque desde entonces se ha reportado un incremento en las poblaciones de erizos en arrecifes considerados conservados del Golfo de México, existen otros como en los Cayos Florida donde no se han reportado erizos (Kuffner *et al.*, 2019; Johnston *et al.*, 2017). De manera general, en los arrecifes de Veracruz las especies dominantes son *E. viridis* y *E. luhunter* y en el caso de *D. antillarum*, presenta baja densidad poblacional (González-Gándara *et al.*, 2019; Pérez-España *et al.*, 2015). En el caso del SAV la población de erizo no muestra una tendencia que estén disminuyendo (Pérez-España, Ávila-Gutierrez, *et al.*, 2015). En el presente estudio se encontró que a pesar de que *E. viridis* tuvo una alta densidad poblacional, *D. antillarum* tuvo mayor efecto erosivo. De acuerdo con Bak (1994), el efecto erosivo en los erizos depende de la especie, la densidad poblacional y el tamaño del individuo. En este caso, una posible explicación a lo encontrado es que el tamaño pudo influir en la bioerosión, ya que los individuos de *Diadema* spp. suelen ser más grandes que en *Echinometra* spp. (Bak, 1994). Igualmente, se han reportado mayores tasas de erosión de *D. antillarum* (9.69 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año; Hunter, 1977) que en *E. viridis* (1.14-4.14 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año; Griffin *et al.*, 2003).

Sobre la erosión por peces loro, en este estudio se encontró que la pérdida de carbonato arrecifal en el SAV dependió de la identidad de la especie. De esta forma, las especies encontradas pertenecieron mayormente al grupo funcional de los raspadores, *Sc. iseri*, *Sc. vetula* y *Sc. taeniopterus*; le siguen los ramoneadores, *Sp. rubripinne*, *Sp. aurofrenatum* y *Sp. chrysopterus*; y, por último, los excavadores, *Sc. viride* (Adam *et al.*, 2018; Molina-Hernández *et al.*, 2020). Las especies con mayor efecto erosivo fueron *Sp. viride* y *Sc. vetula* a pesar de presentar una baja densidad poblacional. Existe evidencia que indica que las especies consideradas con alta capacidad erosiva son *Sp. viride* y *Sc. vetula*, esto va en relación con su talla, tipo de mordida, dieta y tipo de superficie (Adam *et al.*, 2018; Bruggemann *et al.*, 1994, 1996). De tal manera que la especie excavadora, *Sp. viride*, presenta tasas de erosión más altas porque se alimenta de grandes cantidades de algas endolíticas y CCA, donde se presentan tasas de mordidas bajas y cicatrices más profundas en el sustrato arrecifal que en *Sc. vetula* (Bruggemann *et al.*, 1994). Al igual que los erizos, los peces loro han presentado disminuciones poblacionales graduales, donde las principales amenazas son el desarrollo costero, pesquería, autoconsumo y captura incidental (Emslie y Pratchett, 2018; Molina-Hernández *et al.*, 2020; Schmitter-Soto *et al.*, 2018) ya que se ha reportado que son resistentes a factores estresantes ambientales y biológicos (Emslie y Pratchett, 2018). Lo anterior pudiera implicar la probabilidad de que la erosión por parte de los erizos, así como de los peces loro en los sitios de estudio sea menor a la que históricamente en estos sitios pudieron experimentar en el pasado.

En cuanto a los organismos con bajo impacto erosivo estuvieron la microbioerosionadores y las esponjas endolíticas. Principalmente la microbioerosión tomó un papel importante en los sitios donde las densidades poblaciones de erizos y peces loro fueron bajas. Estudios previos muestran como la segunda fuente de erosión a la microbioerosión cuando la densidad poblacional de erizos disminuye (Manzello *et al.*, 2018; Kuffner *et al.*, 2019). Asimismo, la microbioerosión se ve favorecida por la acidificación oceánica y el aumento de temperatura (Reyes-Nivia *et al.*, 2013; Tribollet *et al.*, 2009). Por último, la bioerosión por esponjas endolíticas tuvo la menor tasa de erosión respecto a los otros grupos. Dicha tendencia también se ha reportado en el Caribe y los Cayos Florida (Kuffner *et al.*, 2019; Perry *et al.*, 2012; Perry *et al.*, 2014). Aunque no se tiene en claro las causas de las tasas de erosión bajas, se propone que tiene que ver con la baja cobertura de esponjas y competencia con macroalgas (González-Rivero *et al.*, 2012; Perry *et al.*, 2014), sin embargo, el aumento de cobertura se ha relacionado con ambientes ricos en nutrientes (Ward-Paige *et al.*, 2005). Lo anterior muestra que el SAV está dentro de las tendencias regionales sobre estos dos grupos bioerosionadores, donde las poblaciones de macroerosionadores han sido alteradas por efectos naturales y antropogénicos.

Los sitios de la zona norte consistentemente tuvieron balances de carbonato menores que los del sur. Esto en parte puede deberse a que los arrecifes ubicados en la parte norte del SAV tienen una mayor influencia antropogénica debido a la ciudad y el puerto de Veracruz además de las descargas de aguas residuales provenientes de la planta de tratamiento de agua en Bahía de Vergara (Rosales-Hoz *et al.*, 2009). De tal manera que los sitios que presentaron balances de carbonato cercanos a cero se ubican frente a la línea costera y estuvieron asociados a una cobertura coralina de baja a media, con presencia de especies tolerantes al estrés tipo maleza, *e.g.* *S. siderea*, *P. astreoides*. Estas especies son comunes en sitios donde la sedimentación y la turbidez son las principales variables de distribución de los corales (Loya, 1976). El efecto negativo de la



cercanía a la línea costera (ciudad y puerto de Veracruz) concuerda con Horta-Puga y colaboradores (2017), quienes reportan una mayor prevalencia de corales enfermos y blanqueados en los arrecifes del norte comparado a los del sur. La influencia antropogénica puede estar alterando las condiciones ambientales en los arrecifes principalmente de la zona norte, donde el rendimiento de los corales no es el óptimo a pesar de estar adaptados a las condiciones subóptimas del SAV (Elizalde-Rendón *et al.*, 2010; Horta-Puga y Carriquiry, 2008; Cruz-Piñón *et al.*, 2003).

En los sitios del sur se presentaron balances de carbonato mayores y una influencia erosiva por peces loro. Se considera que los arrecifes de esta zona están mejor conservados porque no presentan una demanda antropogénica como en la zona norte (Aguilera-Arias, 2012). En la zona sur del SAV las descargas de agua por el Río Jamapa son fuente sedimentos para los arrecifes (e. g. Blanca 4m y Blanca 15m) y presentan un patrón de sedimentación en el que los arrecifes que están cerca de la costa (Blanca y Enmedio) presentan mayores tasas de sedimentos que los más alejados, Santiaguillo (Pérez-España *et al.*, 2015). Asimismo se ha observado que los arrecifes cercanos a la costa presentan menor cobertura de macroalgas y mayor cobertura coralina, esto es porque la disponibilidad de los nutrientes es baja debido a una alta concentración de sólidos suspendidos en esta zona provenientes de las descargas del Río Jamapa (Horta-Puga y Tello-Musi, 2009). En este estudio, uno de los sitios más cercanos a la costa fue Blanca 15m, el cual presentó el mayor aporte de carbonato por la contribución de *M. decactis*, asimismo la principal influencia erosiva fue la microbioerosión, debido a la baja densidad poblacional de peces loro y erizos en el sitio. Por otro lado, los peces loro están fuertemente asociados con altas coberturas de coral, entre otras variables (Hernández-Landa *et al.*, 2015). En este estudio se obtuvo una mayor cobertura coralina en los sitios del sur, aunque no fue significativamente diferente a los sitios del norte. Tanto en el sur como en el norte hubo sitios donde se pudo observar este patrón como Blanquilla 10m, Ahogado chico 11m, Verde 4m, Verde 10m, Santiaguillo 5m y Santiaguillo 15m. Asimismo, puede explicar el balance de carbonato negativo de En medio 9m, en el que la baja cobertura coralina estuvo relacionada por la bioerosión de peces loro como *Sp. viride*. Aunque estudios demuestran que Enmedio es un arrecife en el que la cobertura está disminuyendo gradualmente (Guillermo Horta-Puga y Tello-Musi, 2009; Pérez-España *et al.*, 2015). De esta forma, en el SAV los arrecifes del sur están mejor conservados que los del norte ya que, en promedio, presentan menores tasas de sedimentación (Pérez-España *et al.*, 2015) y no están sometidos a la presión por las actividades portuarias y descargas de aguas residuales que en la zona norte.

El balance de carbonatos en el SAV fue similar entre los sitios someros y profundos. Sin embargo, la producción bruta y erosión sí fueron mayores en los sitios someros. Lo anterior fue debido a que la cobertura coralina estuvo relacionada positivamente con la producción de carbonato, pero el efecto se contrarrestó por la alta densidad de erizos y, por ende, una mayor tasa de erosión. La alta cobertura en los sitios someros se puede deber al factor de la luz (Bosscher y Schlager, 1992), sobre todo en un ambiente como el SAV con altas tasas de sedimentos que limitan la cantidad de luz rápidamente en la columna de agua. De hecho, las tasas de sedimentación parecen ser mayores en las zonas profundas del SAV (Pérez-España y Vargas-Hernández, 2008). No obstante, en un estudio previo se ha reportado en el SAV que para los sitios profundos, 7-15 m, tienen una mayor cobertura coralina (Pérez-España *et al.*, 2015). Por otro lado, la densidad poblacional de

erizos en los sitios someros es congruente con lo reportado por otros autores para Veracruz y el SAV (González-Gándara *et al.*, 2019; Pérez-España *et al.*, 2015). Sumado a esto las especies registradas de erizos, se asocian a ambientes de aguas poco profundas (Durán-González *et al.*, 2005; Solís-Marín *et al.*, 2013; Pérez-España *et al.*, 2015), principalmente, la densidad poblacional de *D. antillarum* es mayor a profundidades someras y con actividad de oleaje (Bauer, 1980). Se ha reportado que la diversidad de equinodermos se relaciona positivamente con bajas concentraciones de sedimentos, ya que su hábitat depende de una mayor complejidad en el sustrato arrecifal (Vázquez-Domínguez, 2003). Por último, se considera que la cobertura coralina límite para que un arrecife sea productivo es de 10% (Perry *et al.*, 2013). Lo encontrado en este estudio fue que los sitios someros presentaron coberturas superiores al 10%, mientras que en algunos sitios profundos presentaron coberturas coralinas menores a 10%, los cuales generaron una producción bruta  $\sim 1 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ .

El balance de carbonato de calcio en el Sistema Arrecifal Veracruzano ( $1.99 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ ,  $ES \pm 0.27$ ) estuvo por debajo de lo que se considera son las tasas óptimas para arrecifes coralinos, es decir de 5 a  $10 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$  (Vecsei, 2004). Sin embargo, si se compara a nivel del Atlántico Occidental Tropical, el SAV se encuentra muy cerca de la media actual para esta región ( $2.55 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ , Perry *et al.*, 2018). E inclusive es mucho mayor a la recientemente reportada para los arrecifes de Florida ( $0.16 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ , Perry *et al.*, 2018) y el Caribe mexicano ( $0.6 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$ , Molina-Hernández *et al.*, 2020). En los arrecifes de los Cayos Florida la situación es contrastante cuando se compara con el SAV, ya que para el arrecife *Hen* y *Chicken* el balance de carbonato promedio es de  $0.5 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$  (Kuffner *et al.*, 2019). Mientras que en arrecifes resilientes como *Cheeca Rocks* el balance de carbonato es  $3.6 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$  a pesar de dos eventos de blanqueamiento (Manzello *et al.*, 2018). Incluso el balance de carbonato del SAV sigue las tendencias recientes a nivel global,  $1.41\text{-}2.55 \text{ kgCaCO}_3/\text{m}^2/\text{año}$  para el Océano Índico y el Atlántico, respectivamente (Perry *et al.*, 2018). En términos del balance de carbonato, los arrecifes del SAV se encuentran aún en un proceso de crecimiento; es decir los corales producen más carbonato de calcio del que se bioerosiona. Esto se puede observar en que la mayoría de los sitios presentaron un balance de carbonato positivo (Figura 33), mientras que dos sitios tuvieron un balance neutro (Galleguilla 9m y Sacrificios 7m), es decir cercano a cero, y sólo Enmedio 9m tuvo un balance negativo, pero no fue significativo. Los arrecifes del SAV son de reciente formación geológica (Cenozoico tardío; Freeland, 1971) en el cual hubo una sucesión de dunas costeras y posteriormente, el establecimiento de arrecifes coralinos (Liddell y Tunnell, 2011). Por otro lado, lo que se deduce que, estos sistemas no están en el óptimo de potencial de crecimiento, pero sí mantienen una tendencia positiva que aun favorece la acreción de la estructura arrecifal y por lo tanto, la provisión de importantes servicios a la biodiversidad (*e.g.* provisión de hábitat) y a los humanos (*e.g.* protección costera). Los resultados obtenidos en el presente estudio para el SAV contrastan, por ejemplo con el del Caribe mexicano, en donde aproximadamente, la mitad de los 34 sitios evaluados por Molina-Hernández y colaboradores (2020) se encontraban en un estado neto de erosión (*i.e.* tasas negativas de presupuesto de carbonato de calcio).

La composición coralina puede ser una explicación de la alta productividad del SAV en comparación con el Caribe mexicano y Florida. Las especies que registraron mayor cobertura en el SAV (*C. natas*, *M. cavernosa*, *O. franksi*, *P. strigosa*, *P. astreoides*, *O. faveolata*, *S. siderea* y *M.*

*decactis*; Figura 4), presentan altas tasas de producción de carbonato. De acuerdo con González-Barríos y Álvarez-Filip (2018), estas especies se consideran como constructoras de arrecifes y tienen relativamente altas tasas de calcificación. De 4.47 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año para *C. natans* y un máximo de 11.49 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año para *O. faveolata*; e incluso la especie *M. decactis*, considerada como maleza, que fue dominante en el sitio de Blanca 15m, presenta una tasa de 13.29 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año. En contraste, el Caribe está crecientemente dominado por especies de pequeño tamaño, como *Undaria* spp. y *P. astreoides*, que proporcionan poca funcionalidad al arrecife, destacando la baja producción de carbonato (González-Barríos y Álvarez-Filip, 2018). Por otro lado, las estrategias de vida de los corales del SAV (generalistas y tolerantes al estrés) muestran que históricamente están mejor adaptadas a las condiciones subóptimas, como sedimentación y turbidez. A comparación con el Caribe, que anteriormente estaba conformado por *Acropora* spp. y *Orbicella* spp., sus poblaciones han disminuido debido a distintas enfermedades (Alvarez-Filip *et al.*, 2019) y actualmente, otras especies consideradas importantes como *C. natans*, *M. cavernosa*, *P. strigosa*, también han experimentado declives poblacionales producto de la nueva enfermedad de pérdida de tejido de coral pétreo (Estrada-Saldívar *et al.*, 2020, 2021). Esta enfermedad ha causado la muerte coralina y un cambio en la dinámica del arrecife, ya que provocó una rápida disminución en la producción de carbonato de las especies constructoras y aumento de cobertura de algas (Estrada-Saldívar *et al.*, 2020, 2021). Las amenazas naturales (enfermedades) pueden actuar sinérgicamente con las amenazas antropogénicas en los arrecifes, influyendo en la producción de carbonato coralino, ya que el desarrollo costero y el turismo están relacionados con baja cobertura coralina y aumento en la cobertura de macroalgas por el aporte de nutrientes y estrés por sedimentación (Bégin *et al.*, 2016; Hernández-Terrones *et al.*, 2015).

En el presente estudio se observó que las tasas de producción bruta y erosión fueron altas (3.17 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año y 1.17 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, respectivamente). Esta tendencia, de nuevo contrasta con lo encontrado en otras regiones como el Caribe mexicano, Seychelles y Maldivas (Océano Índico), donde estos valores se deben a la disminución de producción de carbonatos a causa de la pérdida de coral; y en algunos casos, a las bajas tasas de bioerosión que mantienen un balance de carbonato positivo, pero bajo (Molina-Hernández *et al.*, 2020; Perry *et al.*, 2018). En el Caribe mexicano por ejemplo, presenta tasas bajas de producción bruta y de erosión, relacionadas con la disminución de cobertura de especies constructoras de arrecifes, así como con la baja biomasa y densidad poblacional de peces loro (Molina-Hernández *et al.*, 2020). Sin embargo, una tendencia similar a la del SAV, es decir altas tasas de producción y erosión, ocurren en sitios considerados en muy buen estado de salud ecosistémica como los arrecifes Bonaire (IUCN, 2011; Kramer, 2003; Perry *et al.*, 2014, 2018), los cuales presentan consistentemente tasas más altas de producción y bioerosión (8.12 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año y 4.6 kgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, respectivamente) así como uno de los balances de carbonato más altos del Atlántico (Perry *et al.*, 2018). Esta relación puede indicar que aún se mantiene cierta integridad ecológica, es decir, una dinámica entre producción de carbonato y bioerosión en los arrecifes, donde el balance neto es positivo (Perry *et al.*, 2014).

De acuerdo con Pérez-España y colaboradores (2022), en promedio el SAV se encuentra en un estado de conservación regular, ya que presentan una cobertura coralina media asociada a una biomasa de peces herbívoros buena y con una baja cobertura de macroalgas. Sin embargo, en el SAV se han identificado 17 problemas ambientales donde las causas antropogénicas son considerablemente más importantes en comparación con las naturales (Ortiz-Lozano, 2012). Las

amenazas humanas locales como el desarrollo costero, la contaminación y los daños marinos son un factor importante en la reducción de cobertura coralina y conservación de los arrecifes (Suchley, 2018). Entre las principales amenazas humanas sobre el SAV están el desarrollo costero, las actividades portuarias, aporte de materia orgánica y la contaminación por metales pesados, que son potencialmente tóxicos para la biota marina (Aguilera-Arias, 2012; Mapel-Hernández *et al.*, 2021; Rosales-Hoz *et al.*, 2009), así como las enfermedades coralinas causadas por las bacterias patógenas, las cuales pueden tener un efecto negativo en la cobertura coralina (Castañeda-Chávez *et al.*, 2015). Otro factor estresante y con influencia en la distribución de especies coralinas es la sedimentación en los arrecifes del suroeste del Golfo de México (Jordán-Garza *et al.*, 2017). De esta forma, las fuentes de estrés por sedimentación en el SAV son las descargas de los ríos Jamapa, Antigua y Papaloapan, cambio de uso de suelo, así como por las actividades portuarias, *e.g.* dragado (Ortiz-Lozano, 2012; Rosales-Hoz *et al.*, 2009). Aunque es complicado comprender los efectos del estrés por sedimentación en los corales ya que depende de diferentes factores, se ha reportado que pueden presentar estrategias para el rechazo de sedimento como la eliminación de partículas sin embargo implica un gasto metabólico y que por la baja disponibilidad de luz puede ser complicado de reponer (Rogers, 1990). Así mismo, la sedimentación afecta en el crecimiento del coral y a la reducción en la producción de carbonato (Rogers, 1990). Si bien las principales especies constructoras de arrecifes están adaptadas a las condiciones subóptimas del SAV, el estrés por sedimentos puede inducir que los corales respondan creciendo esqueléticamente pero con una baja tasa de calcificación (Carricart-Gavinet y Merino, 2001). Igualmente, los sedimentos están asociados al contenido de metales pesados (Mapel-Hernández *et al.*, 2021; Rosales-Hoz *et al.*, 2009), nutrientes (Fabricius, 2005), así como a patógenos transmisores de enfermedades coralinas (Bruno *et al.*, 2003; Rosales *et al.*, 2020).

Asimismo, se ha observado que en los sitios con desarrollo costero en crecimiento, presentan una reducción de la zona de arrecifes (Ortiz-Lozano *et al.*, 2015), mayores tasas de sedimentación, cambios en la comunidad de especies coralinas y crecimiento coralino limitado debido a la baja disponibilidad de luz (Acevedo *et al.*, 1989; Rogers, 1990; Zweifler *et al.*, 2021). De hecho, la sedimentación puede aumentar en proporción con el desarrollo costero, si esta actividad persiste podría incrementar el número de arrecifes con altas tasas de sedimentación, aunque aún no se conocen con certeza las respuestas de resiliencia de los arrecifes, se reporta menor presupuesto de carbonato a comparación de un arrecife adaptado naturalmente al aporte de sedimentos (Zweifler *et al.*, 2021). Así mismo el desarrollo masivo del turismo junto con la infraestructura por tiempo prolongado pueden acrecentar los asentamientos humanos, la urbanización y con ello, descargas de agua residuales sin tratar (Hernández-Terrones *et al.*, 2015), cambios en la estructura y función de los arrecifes coralinos, como aumentos en la cobertura de macroalgas y reducción de la cobertura coralina y baja diversidad funcional de peces herbívoros, *e.g.* norte del Caribe mexicano (Bozec *et al.*, 2008). Las amenazas locales pueden hacer sinergia con los escenarios futuros a largo plazo del cambio climático (aumento de temperatura y del nivel del mar), pues se tiene previsto que incrementen los eventos de blanqueamiento y la mortalidad coralina, esto traería como consecuencia tasas bajas de acreción arrecifal y la reducción los balances de carbonato (Perry *et al.*, 2018). De acuerdo con McClanahan (2002) la tendencia futura de los arrecifes coralinos son cambios en la comunidad bentónica (*e.g.* pérdida de cobertura coralina y biodiversidad, disminución de biomasa y densidad de herbívoros), disminución del crecimiento arrecifal y de la complejidad del sustrato. Así mismo, es importante recalcar que la respuesta de

los arrecifes ante las amenazas locales y globales dependen de diversos factores, entre ellos la ubicación geográfica (McClanahan, 2002) y de la ecología, funcionalidad y resiliencia del sitio (Zweifler *et al.*, 2021). Esto es porque el SAV es un sitio con aportes de sedimentos naturales (fluviales) y antropogénicos (descargas de agua y dragado), actividades portuarias y de turismo, por lo cual se deben implementar estrategias para estas amenazas locales (Ortiz-Lozano, 2012), ya que se obtuvo que la zona norte presentó un balance de carbonato menor que la zona sur y pudo estar relacionado con las actividades humanas de la zona. Históricamente el Sistema Arrecifal Veracruzano ha sido de importancia económica, social y recreativa dejando derramas económicas locales (Ortiz-Lozano, 2012). Sin embargo, el desarrollo del Puerto de Veracruz ha contribuido con la degradación total del arrecife La Caleta y la fragmentación parcial de otros tres arrecifes (Ortiz-Lozano *et al.*, 2015). La degradación en la complejidad estructural tienen efectos negativos en los servicios ecosistémicos del SAV como de protección costera y el turismo (Graham y Nash, 2012). Entre los servicios ecosistémicos que ofrece el SAV está el de protección a la zona costera y ante procesos de erosión (Reyna-González, 2014), mientras que los servicios de dejan derramas económicas están la pesca, las actividades recreativas (turismo y buceo), igualmente la venta de productos marinos y recolección de peces ornamentales para la exportación (Arceo y Granados-Barba, 2010). En el caso de la pesca, se ha reportado una reducción en la talla de peces comerciales relacionada con la pesca selectiva, donde la zona sur se concentra la mayor parte de la actividad pesquera (Ortiz-Lozano, 2012; Reyna-González, 2014). De esta forma la conservación de los arrecifes del SAV es importante tanto biológica como económicamente para la poblacional local que depende de los recursos naturales que ofrece el SAV.

También, se ha observado que las Áreas Marinas Protegidas junto con la implementación eficiente de estrategias de gestión pueden tener un efecto positivo en el estado de conservación de los arrecifes, relacionado con un aumento de cobertura y densidad poblacional de peces herbívoros (Suchley y Alvarez-Filip, 2018). Desde 1992 se denominó al SAV como Área Natural Protegidas y se declararon como zonas núcleo sujetas a protección a Blanca y Santiaguillo, basado en el mantenimiento o mejora de estos sitios (DOF, 2012). En ambos sitios hasta 2014, no se reportaba algún tipo de actividad como lo es la pesca, buceo, investigación, turismo y recreación (Reyna-González, 2014). En los resultados se pudo observar que, en los sitios ubicados en estos arrecifes, en promedio tuvieron altas coberturas coralinas y se relacionaron con balances de carbonato positivos. En el caso de Santiaguillo, hubo presencia de organismos herbívoros como peces loro y erizos.

La estimación del balance de carbonato en los arrecifes es una métrica que permite evaluar y conocer el estado de conservación de los arrecifes, es decir, muestra si los arrecifes crecen o se degradan (Lange *et al.*, 2020; Perry *et al.*, 2013). Además el balance de carbonato no sólo se basa en la cobertura coralina sino en la contribución de cada especie a la complejidad estructural arrecifal (Alvarez-Filip *et al.*, 2013; Perry *et al.*, 2015). Se considera que la información proporcionada puede servir para el manejo de protección de los arrecifes principalmente aquellos con balances de carbonato cercanos a cero o negativos. Igualmente, es importante mencionar que existe poca información disponible de las especies productoras (*e.g.* tasas de crecimiento y de densidad esquelética) y bioerosionadoras (*e.g.* tasas de bioerosión) para la región del Golfo de México y específicamente para Veracruz, ya que podría ayudar a una estimación sobre el balance de carbonato a nivel local. Asimismo, es una contribución al conocimiento sobre el balance de

carbonatos en el SAV, el cual puede ayudar a realizar comparación temporales y espaciales sobre el estado de conservación relacionados con la acreción o degradación arrecifal.

## Conclusiones

En este estudio se estimó y comparó el balance de carbonato de calcio en 12 sitios arrecifales del Sistema Arrecifal Veracruzano. De esta forma, se concluyó que los controladores biológicos de los procesos de producción de carbonato de calcio en el SAV fueron los corales escleractinos, donde las especies coralinas con alta productividad de carbonato de calcio fueron las de mayor cobertura (*C. natas*, *M. cavernosa*, *O. franksi*, *P. strigosa*, *P. astreoides*, *O. faveolata*, *S. siderea* y *M. decactis*; Figura 4 y 23). Mientras que los principales grupos bioerosionadores fueron los erizos de mar (*D. antillarum* y *E. viridis*) y de manera secundaria, los peces loro, *Sp. viride* y *Sc. vetula* (Figura 30). Asimismo, a partir de estimar el balance de carbonato de calcio del SAV, se concluyó que el estado actual de conservación de los arrecifes estudiados es de crecimiento. Las tasas de producción bruta y de bioerosión se mantuvieron altas, esto demuestra que existe un balance ecológico en la región. Asimismo, el balance de carbonato del SAV está cerca del promedio para la región del Atlántico Occidental Tropical y es mayor al del Caribe mexicano. A pesar de que las condiciones ambientales del SAV son subóptimas, se observa que los sitios estudiados se mantienen resilientes. Sin embargo, el desarrollo costero y las actividades portuarias son las principales amenazas, sobre todo en los arrecifes de la zona norte. Por lo cual se sugiere que el desarrollo e implementación de planes de conservación estratégicos que tomen en cuenta la parte ecológica y funcional de las especies arrecifales, sobre todo en los sitios con impacto antropogénico directo.

## Referencias

- Abarca-Arenas, L. G. y Valero-Pacheco, E. (2007). Ecología Trófica de la Comunidad Íctica de las Lagunas Arrecifales de Sacrificios y Enmedio. In A. A. Granados-Barba, L. G. Abarca-Arenas, & Vargas-Hernández, J. M. (Eds.), *Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano* (pp. 197–208). Universidad Autónoma de Campeche. [https://epomex.uacam.mx/view/download?file=14/Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano .pdf&tipo=paginas](https://epomex.uacam.mx/view/download?file=14/Investigaciones+Científicas+en+el+Sistema+Arrecifal+Veracruzano.pdf&tipo=paginas)
- Acevedo, R., Morelock, J. y Olivieri, R. A. (1989). Modification of Coral Reef Zonation by Terrigenous Sediment Stress on JSTOR. *PALAIOS*, 4(1), 92–100. <https://doi.org/10.2307/3514736>
- Adam, T. C., Duran, A., Fuchs, C. E., Roycroft, M. V., Rojas, M. C., Ruttenberg, B. I. y Burkepile, D. E. (2018). Comparative analysis of foraging behavior and bite mechanics reveals complex functional diversity among Caribbean parrotfishes. *Marine Ecology Progress Series*, 597, 207–220. <https://doi.org/10.3354/MEPS12600>
- Aguilera-Arias, J. (2012). *Caracterización estructural y dinámica del paisaje en lagunas arrecifales: estudio de caso Sistema Arrecifal Veracruzano* [Universidad Veracruzana]. [https://www.uv.mx/veracruz/mep/files/2012/10/TESIS\\_Maestria\\_Jonathan\\_A\\_Arias.pdf](https://www.uv.mx/veracruz/mep/files/2012/10/TESIS_Maestria_Jonathan_A_Arias.pdf)
- Allemand, D., Tambutté, É., Zoccola, D. y Tambutté, S. (2011). Coral Calcification, Cells to Reefs. In Dubinsky Z. & Stambler N. (Eds.), *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition* (pp. 119–150). Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4\\_9](https://doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4_9)
- 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* 2013 3:1, 3(1), 1–5. <https://doi.org/10.1038/srep03486>
- Alvarez-Filip, L., Estrada-Saldívar, N., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A. y González-Barrios, F. J. (2019). A rapid spread of the stony coral tissue loss disease outbreak in the Mexican Caribbean. *PeerJ*, 2019(11), e8069. <https://doi.org/10.7717/PEERJ.8069/SUPP-3>
- Arceo, P. y Granados-Barba, A. (2010). Evaluating sustainability criteria for a marine protected area in Veracruz, Mexico. *Ocean & Coastal Management*, 53(9), 535–543. <https://doi.org/10.1016/J.OCECOAMAN.2010.06.005>
- Baird, A. H., Bhagooli, R., Ralph, P. J. y Takahashi, S. (2009). Coral bleaching: the role of the host. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(1), 16–20. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2008.09.005>
- Bak, R. P. M. (1994). Sea urchin bioerosion on coral reefs: place in the carbonate budget and relevant variables. *Coral Reefs*, 13, 99–103. <https://link-springer-com.pbidi.unam.mx:2443/content/pdf/10.1007/BF00300768.pdf>
- Bauer, J. C. (1980). Observations on Geographical Variations in Population Density of ...: Ingenta Connect. *Bulletin of Marine Science*, 30(2), 509–515. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/1980/00000030/00000002/art00011#>
- Bégin, C., Schelten, C. K., Nugues, M. M., Hawkins, J., Roberts, C. y Côté, I. M. (2016). Effects of Protection and Sediment Stress on Coral Reefs in Saint Lucia. *PLOS ONE*, 11(2), e0146855. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0146855>
- Berger, W. H., Pätzold, J., & Wefer, G. (2002). Times of Quiet, Times of Agitation: Sverdrup's Conjecture and the Bermuda Coral Record. *Climate Development and History of the North Atlantic Realm*, 89–99. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-04965-5\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-662-04965-5_7)
- Birkeland, C. (2019). Global Status of Coral Reefs: In Combination, Disturbances and Stressors Become Ratchets. In C. Sheppard (Ed.), *World Seas: An Environmental Evaluation: Vol.*



- Volume III: Ecologi...* (2nd ed., pp. 35–56). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805052-1.00002-4>
- Bosscher, H. y Schlager, W. (1992). Computer simulation of reef growth. *Sedimentology*, 39(3), 503–512. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3091.1992.TB02130.X>
- Bozec, Y. M., Acosta-González, G., Núñez-Lara, E. y Arias-González, J. E. (2008). Impacts of coastal development on ecosystem structure and function of Yucatan coral reefs, Mexico. In *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium* (Vol. 2, pp. 691–695). <https://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.708.266&rep=rep1&type=pdf>
- Bruggemann, J. H., Kuyper, M. W. M. y Breeman, A. M. (1994). Comparative analysis of foraging and habitat use by the sympatric Caribbean parrotfish *Scarus vetula* and *Sparisoma viride* (Scaridae). *Marine Ecology Progress Series*, 112, 51–66. <https://doi.org/10.3354/meps112051>
- Bruggemann, J. H., Van Kessel, A. M., Van Rooij, J. M. y Breeman, A. M. (1996). Bioerosion and sediment ingestion by the Caribbean parrotfish *Scarus vetula* and *Sparisoma viride*: implications of fish size, feeding mode and habitat use. *Marine Ecology Progress Series*, 134(1–3), 59–71. <https://doi.org/10.3354/MEPS134059>
- Bruno, J. F., Petes, L. E., Harvell, C. D. y Hettinger, A. (2003). Nutrient enrichment can increase the severity of coral diseases. *Ecology Letters*, 6(12), 1056–1061. <https://doi.org/10.1046/J.1461-0248.2003.00544.X>
- Bryant, D. ., Burke, L. ., McManus, J. y Spalding, M. (1998). *Reefs at risk: A Map-Based Indicator of Threats to the World's Coral Reefs*. <http://pdf.wri.org/reefs.pdf>
- Burke, L., Reyntar, K., Spalding, M. y Perry, A. (2011). *Reefs at Risk*. <https://digitalarchive.worldfishcenter.org/bitstream/handle/20.500.12348/1107/Reefs-At-Risk-Revisited.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Burkepile, D. E. y Hay, M. E. (2008). Coral Reefs. *Encyclopedia of Ecology*, 2, 426–438. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63768-0.00323-1>
- Carmona-Islas, C., Morales-García, A., Gama-Villasana, H., Colmenares-Campos, C. y Cruz-Gutiérrez, R. (2019). Invertebrados bentónicos en diez arrecifes del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90. <http://132.248.13.2/index.php/bio/article/view/2741/1805>
- Carricart-Ganivet, J. P. (2004). Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 302(2), 249–260. <https://doi.org/10.1016/J.JEMBE.2003.10.015>
- Carricart-Ganivet, J. P. (2007). Annual density banding in massive coral skeletons: result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity? *Marine Biology*, 153(1), 1–5. <https://doi.org/10.1007/S00227-007-0780-3>
- Carricart-Ganivet, J. P., Horta-Puga, G., Ruiz-Zárata, M. A. y Ruiz-Zárata, E. (1994). Tasas retrospectivas de crecimiento del coral hermatípico *Montastrea annularis* (Scleractinia: Faviidae) en arrecifes al sur del Golfo de México | Revista de Biología Tropical. *Rev. Biol. Trop.*, 42(3), 515–521. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/23253>
- 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. *Bulletin of Marine Science*, 68(1), 133–146. <https://www.ingentaconnect.com/contentone/umrsmas/bullmar/2001/00000068/00000001/art00013#>
- Carvajal-Hinojosa, E. (2004). *Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar (FIR) : Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano*. <http://siaversedema.org.mx/wp-content/uploads/2018/04/Parque-Nacional-Sistema-Arrecifal-Veracruzano.pdf>

- Castañeda-Chávez, M. R., Lango-Reynoso, F., Galaviz-Villa, I. y García-Fuentes, J. L. (2015). *Vibrio* spp. en corales del Sistema Arrecifal Veracruzano. In A. Granados-Barba, L. Ortiz-Lozano, D. Salas-Monreal y C. González-Gándara (Eds.), *Aportes al conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México* (pp. 267–280). Universidad Autónoma de Campeche. [https://www.researchgate.net/publication/284548248\\_Vibrio\\_spp\\_en\\_corales\\_del\\_Sistema\\_Arrecifal\\_Veracruzano](https://www.researchgate.net/publication/284548248_Vibrio_spp_en_corales_del_Sistema_Arrecifal_Veracruzano)
- Castillo, K. (2018). Annual growth chronologies of *Siderastrea siderea* and *Pseudodiploria strigosa* on the Florida Keys Reef Tract, 2015-2016. *Biological and Chemical Oceanography Data Management Office (BCO-DMO)*. (Version 1) Version Date 2018-04-30. . <https://www.bco-dmo.org/dataset/734706>
- Celaya-Hernández, E. V. (2006). *Erizos regulares (Echinodermata : Echinoidea) de la parte Sur de la laguna arrecifal de Isla Verde, Veracruz Ver., Mexico* [UNAM]. [https://repositorio.unam.mx/contenidos/erizos-regulares-echinodermata-echinoidea-de-la-parte-sur-de-la-laguna-arrecifal-de-isla-verde-veracruz-ver-mexico-436202?c=BxKQvN&d=true&q=\\*&i=1&v=1&t=search\\_0&as=0](https://repositorio.unam.mx/contenidos/erizos-regulares-echinodermata-echinoidea-de-la-parte-sur-de-la-laguna-arrecifal-de-isla-verde-veracruz-ver-mexico-436202?c=BxKQvN&d=true&q=*&i=1&v=1&t=search_0&as=0)
- Céspedes-Rodríguez, E. C. y Londoño-Cruz, E. (2021). Gross calcium carbonate production in Eastern Tropical Pacific coral reefs (Gorgona Island, Colombia). *Marine Ecology Progress Series*, 665, 37–46. <https://doi.org/10.3354/MEPS13643>
- Chávez, E. A., Tunnell, J. W. y Withers, K. (2007). Reef Zonation and Ecology: Veracruz Shelf and Campeche Bank. In J. W. Tunnell, E. A. Chávez, & K. Withers (Eds.), *Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico* (pp. 88–129). Texas A&M University Press. <https://ebookcentral.proquest.com/lib/unam/reader.action?docID=1132627>
- Chisholm, J. R. M. (2000). Calcification by crustose coralline algae on the northern Great Barrier Reef, Australia. *Limnology and Oceanography*, 45(7), 1476–1484. <https://doi.org/10.4319/LO.2000.45.7.1476>
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). (2015). *Reporte del Clima en México*. [https://smn.conagua.gob.mx/tools/DATA/Climatología/Diagnóstico Atmosférico/Reporte del Clima en México/Anual2015.pdf](https://smn.conagua.gob.mx/tools/DATA/Climatología/Diagnóstico%20Atmosférico/Reporte%20del%20Clima%20en%20México/Anual2015.pdf)
- Cornwall, C. E., Comeau, S., Kornder, N. A., Perry, C. T., van Hooidek, R., DeCarlo, T. M., Pratchett, M. S., Anderson, K. D., Browne, N., Carpenter, R., Diaz-Pulido, G., D’Olivo, J. P., Doo, S. S., Figueiredo, J., Fortunato, S. A. V., Kennedy, E., Lantz, C. A., McCulloch, M. T., González-Rivero, M., ... Lowe, R. J. (2021). Global declines in coral reef calcium carbonate production under ocean acidification and warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(21). <https://doi.org/10.1073/PNAS.2015265118/-/DCSUPPLEMENTAL>
- 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. *Marine Biology* 2003 143:3, 143(3), 491–500. <https://doi.org/10.1007/S00227-003-1127-3>
- Darling, E. S., Alvarez-Filip, L., Oliver, T. A., McClanahan, T. R. y Côté, I. M. (2012). Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. *Ecology Letters*, 15(12), 1378–1386. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2012.01861.X>
- Davies, P. J. y Hutchings, P. A. (1983). Initial colonization, erosion and accretion of coral substrate. *Coral Reefs*, 2(1), 27–35. <https://doi.org/10.1007/BF00304729>
- Diario Oficial. (1992). *Decreto por el que se declara área natural protegida con el carácter de Parque Marino Nacional, la zona conocida como Sistema Arrecifal Veracruzano, ubicada*

- frente a las costas de los municipios de Veracruz, Boca del Río y Alvarado del Estado de Veracruz Llave, con una superficie de 52,238-91-50 hectáreas. [https://simec.conanp.gob.mx/pdf\\_decretos/135\\_decreto.pdf](https://simec.conanp.gob.mx/pdf_decretos/135_decreto.pdf)
- DOF - Diario Oficial de la Federación. (2012). *DECRETO que modifica al diverso por el que se declara Area Natural Protegida, con el carácter de Parque Marino Nacional, la zona conocida como Sistema Arrecifal Veracruzano, ubicada frente a las costas de los municipios de Veracruz, Boca del Río y Alvarad.* [https://www.dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5280548&fecha=29/11/2012](https://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5280548&fecha=29/11/2012)
- Durán-González, A., Laguarda-Figueras, A., Solís-Marín, F. A., Sánchez, B. E. B., Ahearn, C. G. y Torres-Vega, J. (2005). Equinodermos (Echinodermata) de las aguas mexicanas del Golfo de México. *Revista de Biología Tropical*, 53(3), 53–68. <https://doi.org/10.15517/RBT.V53I3.26666>
- Eakin, C. M. (1996). Where have all the carbonates gone? A model comparison of calcium carbonate budgets before and after the 1982–1983 El Niño at Uva Island in the eastern Pacific. *Coral Reefs*, 15(2), 109–119. <https://doi.org/10.1007/BF01771900>
- Elizalde-Rendón, E. M., Horta-Puga, G., González-Díaz, P., Carricart-Ganivet, J. P., Elizalde-Rendón, E. M., Horta-Puga, G., González-Díaz, P. y Carricart-Ganivet, J. P. (2010). Growth characteristics of the reef-building coral *Porites astreoides* under different environmental conditions in the Western Atlantic. *Coral Reefs*, 29(3), 607–614. <https://doi.org/10.1007/S00338-010-0604-7>
- Emslie, M. J. y Pratchett, M. S. (2018). Differential Vulnerabilities of Parrotfishes to Habitat Degradation. *Biology of Parrotfishes*, 355–382. <https://doi.org/10.1201/9781315118079-15>
- Estrada-Saldívar, N., Molina-Hernández, A., Pérez-Cervantes, E., Medellín-Maldonado, F., González-Barrios, F. J. y Alvarez-Filip, L. (2020). Reef-scale impacts of the stony coral tissue loss disease outbreak. *Coral Reefs* 2020 39:4, 39(4), 861–866. <https://doi.org/10.1007/S00338-020-01949-Z>
- Estrada-Saldívar, 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. *Frontiers in Marine Science*, 8, 306. <https://doi.org/10.3389/FMARS.2021.632777/BIBTEX>
- Fabricius, K. E. (2005). Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis. *Marine Pollution Bulletin*, 50(2), 125–146. <https://doi.org/10.1016/J.MARPOLBUL.2004.11.028>
- Fabry, V. J., Seibel, B. A., Feely, R. A. y Orr, J. C. (2008). Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES Journal of Marine Science*, 65(3), 414–432.
- Feely, R., Sabine, C., Wanninkhof, R., Alin, S., Jewett, E., Gledhill, D., Dunne, J., McElhany, P., Sutton, A., Busch, D., Arzayus, F., Sunda, B., Geubtner, J., Hare, J., Vetter, O. y Hankin, S. (2010). Rationale and Strategy for a National Ocean Acidification Program. In NOAA Ocean Acidification Steering Committee (Ed.), *NOAA Ocean and Great Lakes Acidification Research Plan* (pp. 1–29). <http://www.ntis.gov>
- Florida Department of Environmental Protection (FDE). (2021). *Stony Coral Tissue Loss Disease Response | Florida Department of Environmental Protection.* <https://floridadep.gov/rcp/coral/content/stony-coral-tissue-loss-disease-response>
- Freeland, G. L. (1971). *Carbonate sediments in a terrigenous province: the reefs of Veracruz, Mexico.* Rice University. <https://scholarship.rice.edu/bitstream/handle/1911/14720/7126285.PDF?sequence=1&isAllowed=y>

- García-Pichel, F. (2006). Plausible mechanisms for the boring on carbonates by microbial phototrophs. *Sedimentary Geology*, 185(3–4), 205–213. <https://doi.org/10.1016/J.SEDGEO.2005.12.013>
- 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. *American Zoologist*, 39(1), 160–183. <https://doi.org/10.1093/ICB/39.1.160>
- Gil-Agudelo, D. L., Cintra-Buenrostro, C. E., Brenner, J., González-Díaz, P., Kiene, W., Lusic, C. y Pérez-España, H. (2020). Coral Reefs in the Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem: Conservation Status, Challenges, and Opportunities. *Frontiers in Marine Science*, 0, 807. <https://doi.org/10.3389/FMARS.2019.00807>
- Gladfelter, W. B. (1982). White-band Disease in *Acropora palmata*: Implications for the Structure and Growth of Shallow Reefs. *Bulletin of Marine Science*, 32(2), 639–643. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/1982/00000032/00000002/art00024#>
- Glynn, P. W. (1984). Widespread Coral Mortality and the 1982–83 El Niño Warming Event. *Environmental Conservation*, 11(2), 133–146. <https://doi.org/10.1017/S0376892900013825>
- Glynn, P. W. y Manzello, D. P. (2015). Bioerosion and Coral Reef Growth: A Dynamic Balance. In C. Birkeland (Ed.), *Coral Reefs in the Anthropocene* (pp. 67–97). Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-7249-5\\_4](https://doi.org/10.1007/978-94-017-7249-5_4)
- Gómez, P. (2007). Inventario de las Esponjas del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, con Nuevos Registros de Especies (Porifera: Demospongiae). In A. Granados Barba, L. G. Abarca Arenas y M. Vargas Hernández (Eds.), *Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano* (pp. 51–72). Universidad Autónoma de Campeche. [https://epomex.uacam.mx/view/download?file=14/Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano .pdf&tipo=paginas](https://epomex.uacam.mx/view/download?file=14/Investigaciones+Científicas+en+el+Sistema+Arrecifal+Veracruzano+.pdf&tipo=paginas)
- González-Barrios, F. J. y Álvarez-Filip, L. (2018). A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Ecological Indicators*, 95, 877–886. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2018.08.038>
- González-Gándara, C., Jordán-Garza, A. G., Ortiz-Lozano, L. D., Salas-Pérez- J. J. y Domínguez-Barradas, C. (2019). Las Comunidades de Erizos Regulares en Dos Bancos Sumergidos de Veracruz, México. In A. Granados-Barba, L. Ortiz-Lozano, C. González-Gándara y D. Salas-Moreno (Eds.), *Estudios Científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*. (pp. 99–112). Universidad Autónoma de Campeche. [https://www.researchgate.net/publication/337227917\\_Estudios\\_Cientificos\\_en\\_el\\_Corredor\\_Arrecifal\\_del\\_Suroeste\\_del\\_Golfo\\_de\\_Mexico\\_Las\\_Comunidades\\_de\\_Erizos\\_Regulares\\_en\\_Dos\\_Bancos\\_Sumergidos\\_de\\_Veracruz\\_Mexico](https://www.researchgate.net/publication/337227917_Estudios_Cientificos_en_el_Corredor_Arrecifal_del_Suroeste_del_Golfo_de_Mexico_Las_Comunidades_de_Erizos_Regulares_en_Dos_Bancos_Sumergidos_de_Veracruz_Mexico)
- González-Rivero, M., Ferrari, R., Schönberg, C. H. L. y Mumby, P. J. (2012). Impacts of macroalgal competition and parrotfish predation on the growth of a common bioeroding sponge. *Marine Ecology Progress Series*, 444, 133–142. <https://doi.org/10.3354/MEPS09424>
- Grafeld, S., Oleson, K. L. L., Teneva, L. y Kittinger, J. N. (2017). Follow that fish: Uncovering the hidden blue economy in coral reef fisheries. *PLOS ONE*, 12(8), e0182104. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0182104>
- Graham, N. A. J. y Nash, K. L. (2013). The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 2013 32:2, 32(2), 315–326. <https://doi.org/10.1007/S00338-012-0984-Y>
- Griffin, S. P., García, R. P. y Weil, E. (2003). Bioerosion in coral reef communities in southwest

- Puerto Rico by the sea urchin *Echinometra viridis*. *Marine Biology* 2003 143:1, 143(1), 79–84. <https://doi.org/10.1007/S00227-003-1056-1>
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *https://Doi-Org.Pbidi.Unam.Mx:2443/10.1086/283244*, 111(982), 1169–1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Hernández-Landa, R. C., Acosta-González, G., Núñez-Lara, E. y Arias-González, J. E. (2015). Spatial distribution of surgeonfish and parrotfish in the north sector of the Mesoamerican Barrier Reef System. *Marine Ecology*, 36(3), 432–446. <https://doi.org/10.1111/MAEC.12152>
- Hernández-Terrones, L. M., Null, K. A., Ortega-Camacho, D. y Paytan, A. (2015). Water quality assessment in the Mexican Caribbean: Impacts on the coastal ecosystem. *Continental Shelf Research*, 102, 62–72. <https://doi.org/10.1016/J.CSR.2015.04.015>
- Hildebrand, J. (2017). *Status and trends of the coral reef ecosystem around Saba 2016-Netherlands Antilles*. [https://www.dcbd.nl/sites/default/files/documents/Project report Saba.pdf](https://www.dcbd.nl/sites/default/files/documents/Project%20report%20Saba.pdf)
- Hill, R., Larkum, A. W. D., Prášil, O., Kramer, D. M., Szabó, M., Kumar, V. y Ralph, P. J. (2012). Light-induced dissociation of antenna complexes in the symbionts of scleractinian corals correlates with sensitivity to coral bleaching. *Coral Reefs*, 31(4), 963–975. <https://doi.org/10.1007/S00338-012-0914-Z>
- Hoegh-Guldberg, O. (2011). *The current and future impacts of climate change and ocean acidification on the Great Barrier Reef Report prepared for an objections hearing in the Land Court of Queensland regarding the proposed Wandoan Coal Mine Professor Ove Hoegh-Guldberg*. <http://legacy.envlaw.com.au/wandoan13.pdf>
- Hoegh-Guldberg, O., Andréfouët, S., Fabricius, K. E., Diaz-Pulido, G., Lough, J. M., Marshall, P. A. y Pratchett, M. S. (2011). Vulnerability of coral reefs in the tropical Pacific to climate change. In J. D. Bell, J. E. Johnson y A. J. Hobday (Eds.), *Vulnerability of tropical Pacific fisheries and aquaculture to climate change* (pp. 251–296). SPC FAME Digital Library. <https://coastfish.spc.int/component/content/article/412-vulnerability-of-tropical-pacific-fisheries-and-aquaculture-to-climate-change.html>
- Horta-Puga, G. y Carriquiry, J. D. (2008). View of Growth of the hermatypic coral *Montastraea cavernosa* in the Veracruz Reef System. *Ciencias Marinas*, 34(1), 107–112. <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarias/article/view/1251/1861>
- Horta-Puga, G., Tello-Musi, J. L., Beltrán-Torres, A., Carricart-Ganivet, J. P., Carriquiry, J. D. y Villaescusa-Celaya, J. (2015). Veracruz Reef System: a hermatypic coral community thriving in a sedimentary terrigenous environment. In A. Granados-Barba, L. Ortiz-Lozano, D. Salas-Monreal y C. González-Gándara (Eds.), *Aportes al conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México* (pp. 181–207). Universidad Autónoma de Campeche. [https://www.researchgate.net/publication/282649366\\_Veracruz\\_Reef\\_System\\_a\\_hermatypic\\_coral\\_community\\_thriving\\_in\\_a\\_sedimentary\\_terrigenous\\_environment](https://www.researchgate.net/publication/282649366_Veracruz_Reef_System_a_hermatypic_coral_community_thriving_in_a_sedimentary_terrigenous_environment)
- Horta-Puga, G., Tello-Musi, J. L., Córdova-Morales, A. D., Gutiérrez-Carrillo G. A., Gutiérrez-Martínez, J. F. y Morales-Aranda, A. A. (2017). *Sistema Arrecifal Veracruzano: condición actual y programa permanente de monitoreo: Segunda etapa*. <http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfGM005.pdf>
- Horta-Puga, G., Vargas-Hernández, J. M. y Carricart-Ganivet, J. P. (2007). Reef Corals. In J. W. Tunnell, E. A. Chávez y K. Withers (Eds.), *Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico* (pp. 181–192). ProQuest Ebook Central. <https://ebookcentral.proquest.com/lib/unam/reader.action?docID=1132627>

- Horta-Puga, G. (2003). Condition of selected reef sites in the Veracruz Reef System (stony corals and algae). *Atoll Research Bulletin*, 20, 360. <https://doi.org/10.5479/SI.00775630.20.360>
- Horta-Puga, G. y Carriquiry, J. D. (2014). The last two centuries of lead pollution in the southern Gulf of Mexico recorded in the annual bands of the scleractinian coral *Orbicella faveolata*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 92(5), 567–573. <https://doi.org/10.1007/S00128-014-1222-9>
- Horta-Puga, G. y Tello-Musi, J. L. (2009). *Sistema Arrecifal Veracruzano: condición actual y programa permanente de monitoreo: Primera Etapa*. <http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfDM005.pdf>
- Hubbard, D. K. (2015). Reef Biology and Geology – Not Just a Matter of Scale. In C. Birkeland (Ed.), *Coral Reefs in the Anthropocene* (pp. 43–66). Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-7249-5\\_3](https://doi.org/10.1007/978-94-017-7249-5_3)
- Hughes, T. P. (1987). Skeletal density and growth form of corals. *Marine Ecology*, 35, 259–266. <http://www.int-res.com/articles/meps/35/m035p259.pdf>
- Hunter, J. (1977). Sediment production of *Diadema antillarum* in Barbados fringing reefs. In D. L. Taylor (Ed.), *Proc 3rd Int Coral Reef Symp* (pp. 105–110). University of Miami.
- Hutchings, P. (2011). Bioerosion. In D. Hopley (Ed.), *Encyclopedia of Modern Coral Reefs: Structure, Form and Process* (pp. 139–156). Springer Science & Business Media. [https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=5umXDDmqxwIC&oi=fnd&pg=PR1&dq=bioerosion+pat+hutchings,+Encyclopedia+of+Modern+Coral+Reefs:+Structure,+Form+and+Process&ots=uaFD4nL685&sig=Wfv1wly9iRvnwya2-6XyTxQoaug&redir\\_esc=y#v=onepage&q=bioerosion+pat+hutchings%2C+Encyclopedia+of+Modern+Coral+Reefs%3A+Structure%2C+Form+and+Process&f=false](https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=5umXDDmqxwIC&oi=fnd&pg=PR1&dq=bioerosion+pat+hutchings,+Encyclopedia+of+Modern+Coral+Reefs:+Structure,+Form+and+Process&ots=uaFD4nL685&sig=Wfv1wly9iRvnwya2-6XyTxQoaug&redir_esc=y#v=onepage&q=bioerosion+pat+hutchings%2C+Encyclopedia+of+Modern+Coral+Reefs%3A+Structure%2C+Form+and+Process&f=false)
- Iluz, D. y Dubinsky, Z. (2015). Coral photobiology: New light on old views. *Zoology*, 118(2), 71–78. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2014.08.003>
- Instituto Nacional de Ecología (INECC). (2007). *Parque Marino Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano*. <http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones2/libros/2/sav.html>
- IUCN. (2011). *Coral Reef Resilience Assessment of the Bonaire National*. [https://reefresilience.org/pdf/Bonaire\\_Resilience\\_IUCN.pdf](https://reefresilience.org/pdf/Bonaire_Resilience_IUCN.pdf)
- Jackson, J., Donovan, M., Cramer, K., Lam, V., Bak, R. P. M., Chollett, I., Connolly, S. R., Dustan, P. J. G., Eakin, C. M. y Friedlander, A. M. (2014). Overview and synthesis for the wider caribbean region. In Jeremy Jackson, M. Donovan, K. Cramer y V. Lam (Eds.), *Status and Trends of Caribbean Coral Reefs*. Global Coral Reef Monitoring Network, IUCN. [https://sustainabledevelopment.un.org/content/documents/1891-Status and Trends of Caribbean Coral Reefs- 1970-2012-2014Caribbean Coral Reefs - Status Report 1970-2012 \(1\).pdf](https://sustainabledevelopment.un.org/content/documents/1891-Status+and+Trends+of+Caribbean+Coral+Reefs+-+1970-2012-2014Caribbean+Coral+Reefs+-+Status+Report+1970-2012+(1).pdf)
- Johnston, M. A., Sterne, T. K., Eckert, R. J., Nuttall, M. F., Embesi, J. A., Walker, R. D., Hu, X., Hickerson, E. L. y Schmahl, G. P. (2017). *Long-term monitoring at East and West Flower Garden Banks : 2016 Annual Report. Marine Sanctuaries Conservation Series ONMS-17-09*. <https://repository.library.noaa.gov/view/noaa/16332>
- Johnston, Michelle A., Embesi, J. A., Eckert, R. J., Nuttall, M. F., Hickerson, E. L. y Schmahl, G. P. (2016). Persistence of coral assemblages at East and West Flower Garden Banks, Gulf of Mexico. *Coral Reefs*, 35(3), 821–826. <https://doi.org/10.1007/S00338-016-1452-X>
- Johnston, Michelle A., Nuttall, M. F., Eckert, R. J., Blakeway, R. D., Sterne, T. K., Hickerson, E. L., Schmahl, G. P., Lee, M. T., MacMillan, J. y Embesi, J. A. (2019). Localized coral reef mortality event at East Flower Garden Bank, Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 95(2), 239–250. <https://doi.org/10.5343/BMS.2018.0057>

- Jones, J., Withers, K. y Tunnell Jr., J. W. (2008). Comparison of Benthic Communities on Six Coral Reefs in the Veracruz Reef System (Mexico). *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*, 18, 757–760. [https://www.researchgate.net/publication/266241078\\_Comparison\\_of\\_Benthic\\_Communities\\_on\\_Six\\_Coral\\_Reefs\\_in\\_the\\_Veracruz\\_Reef\\_System\\_Mexico](https://www.researchgate.net/publication/266241078_Comparison_of_Benthic_Communities_on_Six_Coral_Reefs_in_the_Veracruz_Reef_System_Mexico)
- Jordan-Dahlgren, E. y Rodriguez-Martinez, R. E. (2003). The Atlantic coral reefs of Mexico. In J. Cortés (Ed.), *Latin American Coral Reefs* (pp. 131–158). Elsevier Science. <https://doi.org/10.1016/B978-044451388-5/50007-2>
- Jordán-Garza, A. G., González-Gándara, C., Salas-Pérez, J. J. y Morales-Barragan, A. M. (2017). Coral assemblages are structured along a turbidity gradient on the Southwestern Gulf of Mexico, Veracruz. *Continental Shelf Research*, 138, 32–40. <https://doi.org/10.1016/J.CSR.2017.03.002>
- Kleypas, J. A., McManu, J. W. y Mene, L. A. B. (1999). Environmental Limits to Coral Reef Development: Where Do We Draw the Line? *American Zoologist*, 39(1), 146–159. <https://doi.org/10.1093/ICB/39.1.146>
- Kleypas, J. A., Buddemeier, R. W. y Gattuso, J. P. (2000). The future of coral reefs in an age of global change. *International Journal of Earth Sciences*, 90(2), 426–437. <https://doi.org/10.1007/S005310000125>
- Knowlton, N. (2001). The future of coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(10), 5419–5425. <https://doi.org/10.1073/PNAS.091092998>
- Kramer, P. A. (2003). Synthesis of coral reef health indicators for the western Atlantic: results of the AGRRA program (1997-2000). In J. C. Lang (Ed.), *Status of Coral Reefs in the western Atlantic: Results of initial Surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program* (pp. 1–55). Atoll Research Bulletin 496. <https://www.dcbd.nl/sites/default/files/documents/Kramer%25202003%2520Atoll%2520Res%2520Bul.pdf>
- Kuffner, I. B., Hickey, T. D. y Morrison, J. M. (2013). Calcification rates of the massive coral *Siderastrea siderea* and crustose coralline algae along the Florida Keys (USA) outer-reef tract. *Coral Reefs*, 32(4), 987–997. <https://doi.org/10.1007/S00338-013-1047-8/FIGURES/5>
- Kuffner, I. B. y Toth, L. T. (2016). A geological perspective on the degradation and conservation of western Atlantic coral reefs. *Conservation Biology*, 30(4), 706–715. <https://doi.org/10.1111/COBI.12725>
- Kuffner, Ilsa B., Toth, L. T., Hudson, J. H., Goodwin, W. B., Stathakopoulos, A., Bartlett, L. A. y Whitcher, E. M. (2019). Improving estimates of coral reef construction and erosion with in situ measurements. *Limnology and Oceanography*, 64(5), 2283–2294. <https://doi.org/10.1002/LNO.11184>
- Kühlmann, D. H. (1975). Charakterisierung der ko-rallenriffe vor Veracruz, Mexico. *Internationale Revue Gesamten Hydrobiologie*, 60, 495–521.
- 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. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2019.105857>
- Lara-Lara, J. R., Arreola-Lizárraga, J. A., Calderón-Aguilera, L. E., Camacho-Ibar, V. F., de la Lanza-Espino, G., Escofet-Giansone, A., Espejel-Carbajal, M. I., Guzmán-Arroyo, M., Ladah, L. B., López-Hernández, M., Meling-López, E. A., Casas-Barcelo, P. M., Reyes-Bonilla, H., Ríos-Lara, E. y Zertuche-González, J. A. (2008). Los ecosistemas costeros, insulares y epicontinentales. In et al. Sarukhán, J. (Ed.), *Capital natural de México: Vol. I: Conocim* (pp. 109–134). CONABIO.

- <https://bioteca.biodiversidad.gob.mx/janium/Documentos/13310.pdf>
- Lara-Pulido, J. A., Mojica, Á., Bruner, A., Guevara-Sanginés, A., Simon, C., Vásquez-Lavin, F., González-Baca, C. y Infanzón, M. J. (2021). A business case for marine protected areas: Economic valuation of the reef attributes of cozumel island. *Sustainability (Switzerland)*, 13(8), 4307. <https://doi.org/10.3390/SU13084307/S1>
- Lara, M., Padilla, C., García, C. y Espejel, J. J. (1992). Coral Reef of Veracruz Mexico I. Zonation and Community. *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium*, 1, 535–544.
- Larson, E. A., Gilliam, D. S., López-Padierna, M. y Walker, B. K. (2014). Posible recuperación de *Acropora palmata* (Scleractinia: Acroporidae) dentro del Sistema Arrecifal de Veracruz, Golfo de México: un estudio de 24 arrecifes para evaluar las comunidades bentónicas. *Revista de Biología Tropical*, 62(3), 299–308. [https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0034-77442014000700013&lng=en&tlng=en](https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442014000700013&lng=en&tlng=en)
- Lesser, M. P. ., Slattery, M. y Leichter, J. J. (2009). Ecology of mesophotic coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 375, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.05.009>
- Lessios, H. A. (2016). The Great *Diadema antillarum* Die-Off: 30 Years Later\*. <Http://Dx.Doi.Org/10.1146/Annurev-Marine-122414-033857>, 8, 267–283. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV-MARINE-122414-033857>
- Liddell, D. y Tunnell Jr. J. W. (2011). Mexican Coral Reefs. In A. B. Noreen y C. W. Holmes (Eds.), *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota: Vol. Volume 3, Geology* (pp. 341–354). Texas A&M University Press, ProQuest Ebook Central. <https://ebookcentral.proquest.com/lib/unam/reader.action?docID=3037977>
- López-Padierna, M. (2017). *Distribution and Condition of Stony Corals in The Veracruz Reef System National Park: A Management Perspective* [Nova Southeastern University]. [https://nsuworks.nova.edu/occ\\_stuetd/447](https://nsuworks.nova.edu/occ_stuetd/447).
- Lough, J. M. y Barnes, D. J. (2000). Environmental controls on growth of the massive coral Porites. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 245(2), 225–243. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00168-9](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00168-9)
- Loya, Y. (1976). Effects of Water Turbidity and Sedimentation on the Community Structure of Puerto Rican Corals. *Bulletin of Marine Science*, 26(4), 450–466. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/1976/00000026/00000004/art00003>
- Mallela, J. (2007). Coral reef encruster communities and carbonate production in cryptic and exposed coral reef habitats along a gradient of terrestrial disturbance. *Coral Reefs*, 26(4), 775–785. <https://doi.org/10.1007/S00338-007-0260-8>
- Mallela, Jennie. (2013). Calcification by Reef-Building Sclerobionts. *PLOS ONE*, 8(3), e60010. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0060010>
- Manzello, D. P., Enochs, I. C., Kolodziej, G., Carlton, R. y Valentino, L. (2018). Resilience in carbonate production despite three coral bleaching events in 5 years on an inshore patch reef in the Florida Keys. *Marine Biology*, 165(6), 1–11. <https://doi.org/10.1007/S00227-018-3354-7/FIGURES/7>
- 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*, 40(4), 1097–1111. <https://doi.org/10.1007/S00338-021-02108-8/TABLES/4>
- Mapel-Hernández, M. D., Armstrong-Altrin, J. S., Botello, A. V. y Lango-Reynoso, F. (2021).



- Bioavailability of Cd and Pb in sediments of the National Park Veracruz Reef System, Gulf of Mexico. *Applied Geochemistry*, 133, 105085. <https://doi.org/10.1016/J.APGEOCHEM.2021.105085>
- Martínez-Hernández, J. A. y Camacho-Olivares, B. (2007). Ictiofauna del arrecife artificial “Ex-Cañonero C-50, General Vicente Riva Palacio” en el Sistema Arrecifal Veracruzano, México. In A. Granados-Barba, L. G. Abarca-Arenas y J. M. Vargas-Hernández (Eds.), *Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano* (pp. 209–220). Universidad Autónoma de Campeche. [https://epomex.uacam.mx/view/download?file=14/Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano .pdf&tipo=paginas](https://epomex.uacam.mx/view/download?file=14/Investigaciones+Científicas+en+el+Sistema+Arrecifal+Veracruzano+.pdf&tipo=paginas)
- Martos-Fernández, F. J., Rodríguez-Luna, E., Canales-Espinosa, D. y Liaño-Carrera, F. (2018). Ampliación del puerto de Veracruz, México : una oportunidad de mejora ambiental. In E. Rodríguez-Luna, T. Pontón-Aricha y M. Vázquez-Fariñas (Eds.), *Cádiz: del Floreciente S.XVIII al Port of the Future del S.XXI*. (pp. 343–354). Dykinson, S. L. <https://www.torrossa.com/en/resources/an/4398960>
- McClanahan, T. R. (2002). The near future of coral reefs. *Environmental Conservation*, 29(4), 460–483. <https://doi.org/10.1017/S0376892902000334>
- Medellín-Maldonado, F., Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Calderón-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, C. O., Chapa-Balcorta, C., Zepeta-Vilchis, R. C., Medellín-Maldonado, F., Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Calderón-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, C. O., Chapa-Balcorta, C. y Zepeta-Vilchis, R. C. (2016). Calcificación de las principales especies de corales constructoras de arrecifes en la costa del Pacífico del sur de México. *Ciencias Marinas*, 42(3), 209–225. <https://doi.org/10.7773/CM.V42I3.2650>
- Molina-Hernández, A., González-Barrios, F. J., Perry, C. T. y Álvarez-Filip, L. (2020). Two decades of carbonate budget change on shifted coral reef assemblages: are these reefs being locked into low net budget states? *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1940), 20202305. <https://doi.org/10.1098/RSPB.2020.2305>
- Morelock, J. y Koenig, K. J. (1967). Terrigenous sedimentation in a shallow water coral reef environment. *Journal of Sedimentary Research*, 37(4), 1001–1005. <https://doi.org/10.1306/74D71811-2B21-11D7-8648000102C1865D>
- Morgan, K. M. y Kench, P. S. (2012). Skeletal extension and calcification of reef-building corals in the central Indian Ocean. *Marine Environmental Research*, 81, 78–82. <https://doi.org/10.1016/J.MARENRES.2012.08.001>
- Murphy, G. N., Perry, C. T., Chin, P. y McCoy, C. (2016). New approaches to quantifying bioerosion by endolithic sponge populations: applications to the coral reefs of Grand Cayman. *Coral Reefs* 2016 35:3, 35(3), 1109–1121. <https://doi.org/10.1007/S00338-016-1442-Z>
- National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). (2018). *Case definition: Stony Coral Tissue Loss Disease (SCTLD)*. Administración Nacional Oceánica y Atmosférica. <https://nmsfloridakeys.blob.core.windows.net/floridakeys-prod/media/docs/20181002-stony-coral-tissue-loss-disease-case-definition.pdf>
- Neuman, C. A. (1966). Observations on coastal erosion in Bermuda and Measurements of the boring rate of the sponge, *Cliona lampa*1,2. *Limnology and Oceanography*, 11(1), 92–108. <https://doi.org/10.4319/LO.1966.11.1.0092>
- Norzagaray-López, C. O., Calderón-Aguilera, L. E., Álvarez-Filip, L., Barranco-Servín, L. M., Cabral-Tena, R. A., Carricat-Ganivet, J. P., Cupul-Magaña, A., Horta-Puga, G., López-López, A., Pérez-España, H., Reyes-Bonilla, H., Rodríguez-Troncoso, A. P. y Tortolero-Langarica, A. (2018). Base de datos de almacenes de carbonato de calcio en arrecifes coralinos de México. *Elementos Para Políticas Públicas*, 2(3), 147–163.

- [https://www.researchgate.net/publication/333644958\\_BASE\\_DE\\_DATOS\\_DE\\_ALMACENES\\_DE\\_CARONATO\\_DE\\_CALCIO\\_EN\\_ARRECIFES\\_CORALINOS\\_DE\\_MEXICO](https://www.researchgate.net/publication/333644958_BASE_DE_DATOS_DE_ALMACENES_DE_CARONATO_DE_CALCIO_EN_ARRECIFES_CORALINOS_DE_MEXICO)
- Ortiz-Lozano, L. (2012). Identification of priority conservation actions in marine protected areas: Using a causal networks approach. *Ocean & Coastal Management*, 55, 74–83. <https://doi.org/10.1016/J.OCECOAMAN.2011.10.013>
- Ortiz-Lozano, L., Valadez-Rocha, V. y Hayasaka-Ramírez, S. (2015). Influencia histórica de la ciudad y puerto de Veracruz sobre el Sistema Arrecifal Veracruzano. In A. Granados-Barba, L. Ortiz-Lozano, D. Salas-Monreal y González-Gándara C. (Eds.), *Aportes al conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México* (pp. 1–18). Universidad Autónoma de Campeche. [https://www.researchgate.net/publication/291331443\\_Influencia\\_historica\\_de\\_la\\_ciudad\\_y\\_puerto\\_de\\_Veracruz\\_sobre\\_el\\_Sistema\\_Arrecifal\\_Veracruzano](https://www.researchgate.net/publication/291331443_Influencia_historica_de_la_ciudad_y_puerto_de_Veracruz_sobre_el_Sistema_Arrecifal_Veracruzano)
- Ortiz-Lozano, Leonardo, Pérez-España, H., Granados-Barba, A., González-Gándara, C., Gutiérrez-Velázquez, A., Martos, J. y Río, D. (2013). The Reef Corridor of the Southwest Gulf of Mexico: Challenges for its management and conservation. *Ocean & Coastal Management*, 86, 22–32. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.10.006>
- Osinga, R., Schutter, M., Griffioen, B., Wijffels, R. H., Verreth, J. A. J., Shafir, S., Henard, S., Taruffi, M., Gili, C. y Lavorano, S. (2011). The Biology and Economics of Coral Growth. *Marine Biotechnology*, 13(4), 671. <https://doi.org/10.1007/S10126-011-9382-7>
- Pérez-España, H., Ávila-Gutiérrez, P. S., Melo-Merino, S. y Berumen--Solorzano, P. (2015). Patrones interanuales e interarrecifales de las comunidades de peces, corales y equinodermos en el Sistema Arrecifal Veracruzano. In A. Granados-Barba, L. D. Ortiz-Lozano, D. Salas-Monreal y C. González-Gándara (Eds.), *Aportes al conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México* (pp. 159–178). Universidad Autónoma de Campeche. [https://www.researchgate.net/publication/286418589\\_Patrones\\_interanuales\\_e\\_interarrecifales\\_de\\_las\\_comunidades\\_de\\_peces\\_corales\\_y\\_equinodermos\\_en\\_el\\_Sistema\\_Arrecifal\\_Veracruzano](https://www.researchgate.net/publication/286418589_Patrones_interanuales_e_interarrecifales_de_las_comunidades_de_peces_corales_y_equinodermos_en_el_Sistema_Arrecifal_Veracruzano)
- Pérez-España, H., Bello-Pineda, J., Ávila-Santiago, P., Berumen-Solorzano, P., Melo-Merino, S., Flores-Arévalo, R. R., Santander-Monsalvo, J., Gómez-Villada, R. S., Román-Vives, M. A., Ruiz-Lozano, C., Alvarado-Tejeda, M., Roldán-Ubano, A. A. y Cabrera-Valenzuela, A. (2015). *Monitoreo del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: Segunda Etapa*. <http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfGM004.pdf>
- Pérez-España, H. y Vargas-Hernández, J. M. (2008). *Caracterización ecológica y monitoreo del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: Primera Etapa*. <http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfDM002.pdf>
- Pérez-España, H., Vargas-Hernández, J. M., Horta-Puga, G., Miranda-Zacarias, J., Vázquez-Machorro, A., Tello-Musi, J. L., Sánchez-Castro, J. L. y González-Baca, C. A. (2022). *Estado de la salud de los arrecifes del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano*. Sea & Reef, Universidad Veracruzana, UNAM, Coordinación General de Puertos y Marina Mercante, CONANP. <http://seareef.org/wp-content/uploads/2021/08/Report-Card-SOLO-Mapa.pdf>
- Perry, C. T., Edinger, E. N., Kench, P. S., Murphy, G. N., Smithers, S. G., Steneck, R. S. y Mumby, P. J. (2012). Estimating rates of biologically driven coral reef framework production and erosion: a new census-based carbonate budget methodology and applications to the reefs of Bonaire. *Coral Reefs* 2012 31:3, 31(3), 853–868. <https://doi.org/10.1007/S00338-012-0901-4>
- Perry, C. T. y Lange, I. D. (2019). *ReefBudget: Methodology Caribbean Version 2*. <http://geography.exeter.ac.uk/reefbudget/>

- Perry, Chris T. (2011). Carbonate Budgets and Reef Framework Accumulation. *In* D. Hopley (Ed.), *Encyclopedia of Earth Sciences Series: Vol. Part 2* (pp. 185–190). Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-2639-2\\_53](https://doi.org/10.1007/978-90-481-2639-2_53)
- Perry, Chris T., Alvarez-Filip, L., Graham, N. A. J., Mumby, P. J., Wilson, S. K., Kench, P. S., Manzello, D. P., Morgan, K. M., Slangen, A. B. A., Thomson, D. P., Januchowski-Hartley, F., Smithers, S. G., Steneck, R. S., Carlton, R., Edinger, E. N., Enochs, I. C., Estrada-Saldívar, N., Haywood, M. D. E., Kolodziej, G., ... MacDonald, C. (2018). Loss of coral reef growth capacity to track future increases in sea level. *Nature* 2018 558:7710, 558(7710), 396–400. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0194-z>
- Perry, Chris T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Edinger, E. N., Smithers, S. G., Steneck, R. S. y Mumby, P. J. (2014). Changing dynamics of Caribbean reef carbonate budgets: emergence of reef bioeroders as critical controls on present and future reef growth potential. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1796). <https://doi.org/10.1098/RSPB.2014.2018>
- Perry, Chris 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 Communications* 2013 4:1, 4(1), 1–7. <https://doi.org/10.1038/ncomms2409>
- Perry, Chris T., Steneck, R. S., Murphy, G. N., Kench, P. S., Edinger, E. N., Smithers, S. G. y Mumby, P. J. (2015). Regional-scale dominance of non-framework building corals on Caribbean reefs affects carbonate production and future reef growth. *Global Change Biology*, 21(3), 1153–1164. <https://doi.org/10.1111/GCB.12792>
- Rangel-Avalos, M. A., Jordan, L. K. B., Walker, B. K., Gilliam, D. S., Carvajal-Hinojosa, E. y Spieler, R. E. (2007). Fish and Coral Reef Communities of the Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (Veracruz Coral Reef System National Park) Veracruz, Mexico: Preliminary Results. *Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 60, 427–435. [https://www.academia.edu/746808/Fish\\_and\\_Coral\\_Reef\\_Communities\\_of\\_the\\_Parque\\_Nacional](https://www.academia.edu/746808/Fish_and_Coral_Reef_Communities_of_the_Parque_Nacional)
- Rannefeld, J. M. (1972). *The Stony corals of Enmedio reef off Veracruz, Mexico*. Texas A&M University.
- Reaka-Kudla, M. L. (2005). Biodiversity of Caribbean coral reefs. *In* P. Miloslavich & E. Klein (Eds.), *Caribbean Marine Biodiversity* (pp. 259–276). Des Tech Publishers, Lancaster, PA. [https://www.researchgate.net/publication/304216525\\_Biodiversity\\_of\\_Caribbean\\_coral\\_reefs](https://www.researchgate.net/publication/304216525_Biodiversity_of_Caribbean_coral_reefs)
- Reyes-Bonilla, H., del Castillo Cárdenas, A., Calderón Aguilera, L., Erosa Ricárdez, C., Frausto, T., Luna Salguero, B., Moreno Sánchez, X., Mozqueda Torres, M., Norzagaray López, C. y Petatán Ramírez, D. (2014). Servicios ambientales de arrecifes coralinos: el caso del Parque Nacional Cabo Pulmo. *In* J. I. Urciaga-García (Ed.), *Una perspectiva de los servicios ecosistémicos: UABCS, La Paz* (pp. 38–63).
- Reyes-Nivia, C., Diaz-Pulido, G., Kline, D., Guldborg, O. H. y Dove, S. (2013). Ocean acidification and warming scenarios increase microbioerosion of coral skeletons. *Global Change Biology*, 19(6), 1919–1929. <https://doi.org/10.1111/GCB.12158>
- Reyna-González, P. (2014). *Modelo de soporte para la toma de decisiones en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano* [Universidad Veracruzana]. [https://www.uv.mx/veracruz/dep/files/2012/10/Tesis\\_Dcotoral\\_Pedro\\_Cesar\\_Reyna\\_Gonzalez.pdf](https://www.uv.mx/veracruz/dep/files/2012/10/Tesis_Dcotoral_Pedro_Cesar_Reyna_Gonzalez.pdf)
- Rinkevich, B. y Loya, Y. (1984). Does light enhance calcification in hermatypic corals? *Marine Biology*, 80(1), 1–6. <https://doi.org/10.1007/BF00393120>
- Rogers, C. S. (1990). Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Mar. Ecol.*

- Prog. Ser., 62, 185–202. [http://www.int-res.com/articles/meps/62/m062p185.pdf?origin=publication\\_detail&sa=U&ei=jsohVITbOJXXoAS184DADQ&ved=0CEcQFjAJ&usg=AFQjCNE80wJFFt5dhebBkxkWlxL7r0h1rw](http://www.int-res.com/articles/meps/62/m062p185.pdf?origin=publication_detail&sa=U&ei=jsohVITbOJXXoAS184DADQ&ved=0CEcQFjAJ&usg=AFQjCNE80wJFFt5dhebBkxkWlxL7r0h1rw)
- Rogers, Caroline S., Muller, E., Spitzack, T. y Miller, J. (2009). Extensive coral mortality in the US Virgin Islands in 2005/2006: A review of the evidence for synergy among thermal stress, coral bleaching and disease. *https://Doi.Org/10.18475/Cjos.V45i2.A8*, 45(2–3), 204–214. <https://doi.org/10.18475/CJOS.V45I2.A8>
- Roik, A., Röthig, T., Pogoreutz, C., Saderne, V. y Voolstra, C. R. (2018). Coral reef carbonate budgets and ecological drivers in the central Red Sea - A naturally high temperature and high total alkalinity environment. *Biogeosciences*, 15(20), 6277–6296. <https://doi.org/10.5194/BG-15-6277-2018>
- Rojas-Ramírez, V. H. (2020). *Relación entre las métricas del paisaje y la diversidad de peces y corales en el arrecife de enmedio del sistema arrecifal veracruzano, sureste del Golfo de México* [Universidad Nacional Autónoma de México]. [https://tesiumam.dgb.unam.mx/F/9U4BEIQMHURTUXUJCC6EPJTNJSPR3V1B1NYSQNQVU24T9TQ657-05138?func=find-b&local\\_base=TESO1&request=relación+entre+las+métricas+del+paisaje+y+la+diversidad+de+peces&find\\_code=WRD&adjacent=N&filter\\_code\\_2=WYR&filter\\_request\\_2=&filter\\_code\\_3=WYR&filter\\_request\\_3=](https://tesiumam.dgb.unam.mx/F/9U4BEIQMHURTUXUJCC6EPJTNJSPR3V1B1NYSQNQVU24T9TQ657-05138?func=find-b&local_base=TESO1&request=relación+entre+las+métricas+del+paisaje+y+la+diversidad+de+peces&find_code=WRD&adjacent=N&filter_code_2=WYR&filter_request_2=&filter_code_3=WYR&filter_request_3=)
- Rosales-Hoz, L., Carranza-Edwards, A., Sanvicente-Añorve, L., Alatorre-Mendieta, M. A. y Rivera-Ramirez, F. (2009). Distribution of Dissolved Trace Metals Around the Sacrificos Coral Reef Island, in the Southwestern Gulf of Mexico. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 2009 83:5, 83(5), 713–719. <https://doi.org/10.1007/S00128-009-9813-6>
- Rosales, S. M., Clark, A. S., Huebner, L. K., Ruzicka, R. R. y Muller, E. M. (2020). Rhodobacterales and Rhizobiales Are Associated With Stony Coral Tissue Loss Disease and Its Suspected Sources of Transmission. *Frontiers in Microbiology*, 11, 681. <https://doi.org/10.3389/FMICB.2020.00681/BIBTEX>
- Russell, M. P., Gibbs, V. K. y Duwan, E. (2018). Bioerosion by pit-forming, temperate-reef sea urchins: History, rates and broader implications. *PLOS ONE*, 13(2), e0191278. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0191278>
- Ruttenberg, B. I., Adam, T. C., Duran, A. y Burkpile, D. E. (2019). Identity of coral reef herbivores drives variation in ecological processes over multiple spatial scales. *Ecological Applications*, 29(4), e01893. <https://doi.org/10.1002/eap.1893>
- Salas-Pérez, J. J. y Arenas-Fuentes, V. (2011). Winter water mass of the Veracruz Reef System. *Atmósfera*, 24(2), 221–231. <http://www.scielo.org.mx/pdf/atm/v24n2/v24n2a5.pdf>
- Salas-Pérez, J. J. y Granados-Barba, A. (2008). Caracterización oceanográfica del sistema arrecifal de Veracruz. *Atmósfera*, 21(3), 281–301. [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0187-62362008000300005#f2](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0187-62362008000300005#f2)
- Sarkis, S., Beukering, P. J. H. van, McKenzie, E., Brander, L., Hess, S., Bervoets, T., Putten, L. L. der y Roelfsema, M. (2013). Total Economic Value of Bermuda's Coral Reefs: A Summary. In Sheppard C. (Ed.), *Coral Reefs of the United Kingdom Overseas Territories*. (Vols. 4, Coral Reefs of the World, pp. 201–211). Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-5965-7\\_15](https://doi.org/10.1007/978-94-007-5965-7_15)
- Schmitter-Soto, J. J., Aguilar-Perera, A., Cruz-Martínez, A., Herrera-Pavón, R. L., Morales-Aranda, A. A. y Cobián-Rojas, D. (2018). Interdecadal trends in composition, density, size, and mean trophic level of fish species and guilds before and after coastal development in the Mexican Caribbean. *Biodiversity and Conservation*, 27(2), 459–474. <https://doi.org/10.1007/s10531->

- Scholle, P. A. y Ulmer-Scholle. (1978). Cements and cementation. *In Sedimentology. Encyclopedia of Earth Science* (pp. 174–190). Springer. [https://doi.org/10.1007/3-540-31079-7\\_40](https://doi.org/10.1007/3-540-31079-7_40)
- Schönberg, C. H. L., Fang, J. K. H., Carreiro-Silva, M., Tribollet, A. y Wisshak, M. (2017). Bioerosion: the other ocean acidification problem. *ICES Journal of Marine Science*, 74(4), 895–925. <https://doi.org/10.1093/ICESJMS/FSW254>
- SEMARNAT y CONANP. (2017). *Programa de Manejo Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano*. [https://simec.conanp.gob.mx/pdf\\_libro\\_pm/135\\_libro\\_pm.pdf](https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/135_libro_pm.pdf)
- Sheppard, C. R. C., Davy, S. K., Pilling, G. M. y Graham, N. A. J. (2018a). The abiotic environment. *In* C. R. C. Sheppard, S. K. Davy, G. M. Pilling y N. A. J. Graham (Eds.), *The Biology of Coral Reefs* (2nd ed., pp. 1–370). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198787341.001.0001>
- Sheppard, C. R. C., Davy, S. K., Pilling, G. M. y Graham, N. A. J. (2018b). The main reef builders and space occupiers. *In The Biology of Coral Reefs* (2nd ed., pp. 35–67). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198787341.001.0001>
- Sheppard, C. R. C., Spalding, M., Bradshaw, C. y Wilson, S. (2002). Erosion vs. Recovery of Coral Reefs after 1998 El Niño: Chagos Reefs, Indian Ocean. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-31.1.40>, 31(1), 40–48. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-31.1.40>
- Solís-Marín, F. A., Honey-Escandón, M. B. I., Herrero-Perezrul, M. D., Benitez-Villalobos, F., Díaz-Martínez, J. P., Buitrón-Sánchez, B. E., Palleiro-Nayar, J. S. y Durán-González, A. (2013). The Echinoderms of Mexico: Biodiversity, Distribution and Current State of Knowledge. *In* Alvarado J & Solis-Marin F (Eds.), *Echinoderm Research and Diversity in Latin America* (pp. 11–65). Springer, Berlin, Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-20051-9\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-642-20051-9_2)
- Spalding, M. D. y Brown, B. E. (2015). Warm-water coral reefs and climate change. *Science*, 350(6262), 769–771. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.AAD0349>
- Spalding, M. D., Corinna, R. y Green, E. P. (2001). *World Atlas of Coral Reefs*. UNEP World Conservation Monitoring Centre, University of California Press. <http://fnad.org/Documentos/worldatlasofcora01spal.pdf>
- Stearn, C. W., Scoffin, T. P. y Martindale, W. (1977). Calcium Carbonate Budget of a Fringing Reef on the West Coast of Barbados. *Bulletin of Marine Science*, 27(3), 479–510. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/1977/00000027/00000003/art00008>
- Steiner, Z., Erez, J., Shemesh, A., Yam, R., Katz, A. y Lazar, B. (2014). Basin-scale estimates of pelagic and coral reef calcification in the Red Sea and Western Indian Ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(46), 16303–16308. <https://doi.org/10.1073/PNAS.1414323111>
- Suchley, A. y Alvarez-Filip, L. (2018). Local human activities limit marine protection efficacy on Caribbean coral reefs. *Conservation Letters*, 11(5), e12571. <https://doi.org/10.1111/CONL.12571>
- Suchley, A. W. (2018). *¿Cuál es el efecto de la herbivoría y la protección en el Arrecife Mesoamericano?* [Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM]. [https://tesiunam.dgb.unam.mx/F/S889M9DL4AQTKEP322XCBRP4IPUBPTH2CQGD5Q4SYGUEEYVXDY-21252?func=find-b&local\\_base=TESO1&request=Suchley&find\\_code=WAT&adjacent=N&filter\\_code\\_2=WYR&filter\\_request\\_2=2018&filter\\_code\\_3=WYR&filter\\_request\\_3=](https://tesiunam.dgb.unam.mx/F/S889M9DL4AQTKEP322XCBRP4IPUBPTH2CQGD5Q4SYGUEEYVXDY-21252?func=find-b&local_base=TESO1&request=Suchley&find_code=WAT&adjacent=N&filter_code_2=WYR&filter_request_2=2018&filter_code_3=WYR&filter_request_3=)
- Sutherland, K. P., Porter, J. W. y Torres, C. (2004). Disease and immunity in Caribbean and Indo-Pacific zooxanthellate corals. *Marine Ecology Progress Series*, 266, 273–302. <https://www.int->

res.com/articles/meps2004/266/m266p273.pdf

- Toth, L. T., Stathakopoulos, A., Kuffner, I. B., Ruzicka, R. R., Colella, M. A. y Shinn, E. A. (2019). The unprecedented loss of Florida's reef-building corals and the emergence of a novel coral-reef assemblage. *Ecology*, 100(9), e02781. <https://doi.org/10.1002/ECY.2781>
- Tribollet, A., Godinot, C., Atkinson, M. y Langdon, C. (2009). Effects of elevated pCO<sub>2</sub> on dissolution of coral carbonates by microbial euendoliths. *Global Biogeochemical Cycles*, 23(3). <https://doi.org/10.1029/2008GB003286>
- Tunnell, J. W. (1988). Regional comparison of southwestern Gulf of Mexico to Caribbean sea coral reefs. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Australia*, 3, 303–308. [https://www.researchgate.net/profile/John-Tunnell-Jr/publication/284039102\\_Regional\\_comparison\\_of\\_southwestern\\_Gulf\\_of\\_Mexico\\_to\\_Caribbean\\_Sea\\_coral\\_reefs/links/569912b608ae6169e551678c/Regional-comparison-of-southwestern-Gulf-of-Mexico-to-Caribbean-Sea-coral-reefs.pdf](https://www.researchgate.net/profile/John-Tunnell-Jr/publication/284039102_Regional_comparison_of_southwestern_Gulf_of_Mexico_to_Caribbean_Sea_coral_reefs/links/569912b608ae6169e551678c/Regional-comparison-of-southwestern-Gulf-of-Mexico-to-Caribbean-Sea-coral-reefs.pdf)
- Tunnell Jr., J. W. (2007). Reef Distribution. In J. W. Tunnell, E. A. Chávez y K. Withers (Eds.), *Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico* (pp. 45–51). ProQuest Ebook Central. <https://ebookcentral.proquest.com/lib/unam/reader.action?docID=1132627>
- Vaughn, T. W. (1915). Growth rate of the Floridian and Bahaman shoal water corals. *Carnegie Institution of Washington Yearbook*, 14, 221–231.
- Vázquez-Domínguez, E. (2003). Diversidad y distribución de crustáceos y equinodermos y su relación con niveles de sedimentación en arrecifes coralinos. *Rev. Biol. Trop.*, 51(1), 183–194. [https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0034-77442003000100015](https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442003000100015)
- Vecsei, A. (2004). A new estimate of global reefal carbonate production including the fore-reefs. *Global and Planetary Change*, 43(1–2), 1–18. <https://doi.org/10.1016/J.GLOPLACHA.2003.12.002>
- Veron, J. E. N., Hoegh-Guldberg, O., Lenton, T. M., Lough, J. M., Obura, D. O., Pearce-Kelly, P., Sheppard, C. R. C., Spalding, M., Stafford-Smith, M. G. y Rogers, A. D. (2009). The coral reef crisis: The critical importance of <350 ppm CO<sub>2</sub>. *Marine Pollution Bulletin*, 58(10), 1428–1436. <https://doi.org/10.1016/J.MARPOLBUL.2009.09.009>
- Ward-Paige, C. A., Risk, M. J., Sherwood, O. A. y Jaap, W. C. (2005). Clionid sponge surveys on the Florida Reef Tract suggest land-based nutrient inputs. *Marine Pollution Bulletin*, 51(5–7), 570–579. <https://doi.org/10.1016/J.MARPOLBUL.2005.04.006>
- Weinstein, D. K., Maher, R. L. y Correa, A. M. S. (2019). Bioerosion. In: Loya Y., Puglise K. y Bridge T. (Eds.), *Mesophotic Coral Ecosystems* (Vol. 12, pp. 829–847). Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0\\_43](https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_43)
- 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(6), 1023–1034. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13331>
- Zundelovich, A., Lazar, B. y Ilan, M. (2007). Chemical versus mechanical bioerosion of coral reefs by boring sponges - lessons from Pione cf. vastifica. *Journal of Experimental Biology*, 210(1), 91–96. <https://doi.org/10.1242/JEB.02627>
- Zweifler, A., O'leary, M., Morgan, K. y Browne, N. K. (2021). Turbid coral reefs: Past, present and future—a review. *Diversity*, 13(6), 251. <https://doi.org/10.3390/D13060251/S1>