

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

UNIDAD ACADÉMICA MAZATLÁN (BIOLOGÍA MARINA)

CALCIFICACIÓN Y COBERTURA DE CALCIFICADORES SECUNDARIOS EN ECOSISTEMAS ARRECIFALES Y ROCOSOS DEL PACÍFICO ESTE.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE: MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA:

B.P. JESSICA MARIA ORRANTE ALCARAZ

TUTOR:

Dr. JUAN JOSÉ LUIS CARBALLO CENIZO

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNIDAD ACADÉMICA MAZATLÁN, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. DENÍ CLAUDIA RODRÍGUEZ VARGAZ

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

Dr. FEDERICO PÁEZ OSUNA

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNIDAD ACADÉMICA MAZATLÁN, UNAM

Dra. MARÍA JULIA OCHOA IZAGUIRRE

POSGRADO EN CIENCIAS DEL CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

Dr. GUSTAVO HINOJOSA ARANGO

CIIDIR-OAXACA, INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

CIUDAD DE MÉXICO, SEPTIEMBRE 2017.



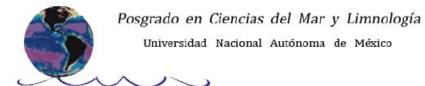


UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

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.





CALCIFICACIÓN Y COBERTURA DE CALCIFICADORES SECUNDARIOS EN ECOSISTEMAS ARRECIFALES Y ROCOSOS DEL PACÍFICO ESTE

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE: MAESTRA EN CIENCIAS (BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA

B.P. JESSICA MARIA ORRANTE ALCARAZ

DIRECTOR DE TESIS: Dr. JUAN JOSÉ LUIS CARBALLO CENIZO

COMITÉ TUTORAL: Dra. DENÍ CLAUDIA RODRÍGUEZ VARGAZ

Dr. FEDERICO PÁEZ OSUNA

Dra. MARÍA JULIA OCHOA IZAGUIRRE

Dr. GUSTAVO HINOJOSA ARANGO

Ciudad de México septiembre 2017

Este trabajo se realizó en el laboratorio de ecología del bentos (ECOBENTOS) de la Unidad Académica Mazatlán del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

La investigación contó con el financiamiento de la Universidad Nacional Autónoma de México a través del proyecto institucional del Dr. José Luis Carballo Cenizo.

© Queda prohibida la reproducción parcial y/o total del contenido de esta tesis, si previa autorización del autor y/o del director de la tesis.

La autorización deberá solicitarla a las siguientes direcciones electrónicas:

jessica.orrante@hotmail.com y/o jlcarballo@ola.icmyl.unam.mx

Favor de otorgar el crédito correspondiente y citar la fuente de la siguiente manera:

Orrante, J. 2017. Calcificación y cobertura de calcificadores secundarios en ecosistemas arrecifales y rocosos del Pacífico Este. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. 93 pp.

AGRADECIMIENTOS

- -Al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología UA-Mazatlán, UNAM, por el apoyo académico durante el tiempo que llevé a cabo mi investigación.
- -Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico para realizar mi maestría.
- -Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología que mediante el Proyecto Institucional del Dr. José Luis Carballo financió los fondos necesarios para esta investigación.
- -A mi director de tesis, el Dr. José Luis Carballo Cenizo por darme la oportunidad de trabajar en su laboratorio, por compartirme de sus extensos conocimientos. Gracias por su paciencia y disponibilidad y por todo el apoyo en mi preparación académica. Pero más que nada, muchas gracias por su calidad humana, por su alegría y por ese gusto por la naturaleza que siempre transmite.
- -A los miembros de mi comité Tutor: Dra. Dení C. Rodríguez Vargas, Dr. Federico Páez Osuna, Dra. M. Julia Ochoa Izaguirre y Dr. Gustavo Hinojosa Arango, por compartir sus conocimientos, por la disponibilidad, sus críticas, correcciones y sugerencias durante el desarrollo de esta tesis.
- -Al Dr. Rafael Riosmena Rodríguez que e.p.d., por participar como tutor en los inicios de esta investigación, y por el apoyo durante mi estancia de investigación en la UABC en La Paz, B. C. S.
- -Al personal del ICMyL UA-Mazatlán, en especial a Margarita Cordero por su amabilidad al realizar los trámites en cada ocasión. A la Lic. Herlinda Rojas y al Lic. Daniel Oviedo por su ayuda en la obtención de bibliografía. Al Mat. German Ramírez y Lic. Carlos Suárez por su ayuda en el centro de cómputo y transmisión de videoconferencias.
- -Al personal del Posgrado en la Cd. de México, especialmente a la Dra. Gloria Vilaclara, a la Dra. Cecilia Vanegas, a Gabriela Almaraz, Diana Juárez, Chantal G. Ruiz y Guadalupe Godoy, por su disposición y colaboración en los trámites del posgrado.
- -A Dios, por la magia de la vida y por permitirme lograr este sueño.
- -A mis padres, Gloria y Fidel, por su amor infinito, por los consejos, por confiar en mí y en mis decisiones, por emocionarse conmigo en los momentos de gozo, pero sobre todo, gracias por el apoyo incondicional y por amortiguar mi caída cuando tropiezo.

-A mis hermanos, Fidel y Danna, gracias por apoyarme siempre, por ser mis cómplices y por hacerme reír hasta del estrés. Hermano, eres mi faro en medio de una tormenta. Hermana, eres mi motor, lo que me motiva a ser mejor cada día.

-A mis sobrinas, Nicol, Alexia y Kenia, por la alegría que le dan a mi vida.

-A toda mi familia, en especial mamá Nena, a mi cuñada Ana, a mis tíos, mis primos y a, por todo el apoyo y por creer en mí.

-A Paula, por acompañarme en cada aventura, por ser mi cómplice y por no dudar nunca que podía lograrlo. Gracias por estar siempre.

-A mis compañeros de ECOBENTOS: Mateo, Benja, Christian, Julio, Cinthya y Teresita por ayudarme en los muestreos y por la agradable compañía. Mateo gracias por la confianza, por tu amistad y por esas tardes de tertulia. Al Dr. Benjamín, sin ti no lo hubiera logrado, gracias por compartirme de tus conocimientos desde que llegué al laboratorio y muchas gracias por tu amistad y tus consejos. Al Dr. Eric Bautista, por el apoyo en los muestreos y por su confianza.

-A Victor y Aurora por el calor de hogar durante los muestreos en la Isla Isabel.

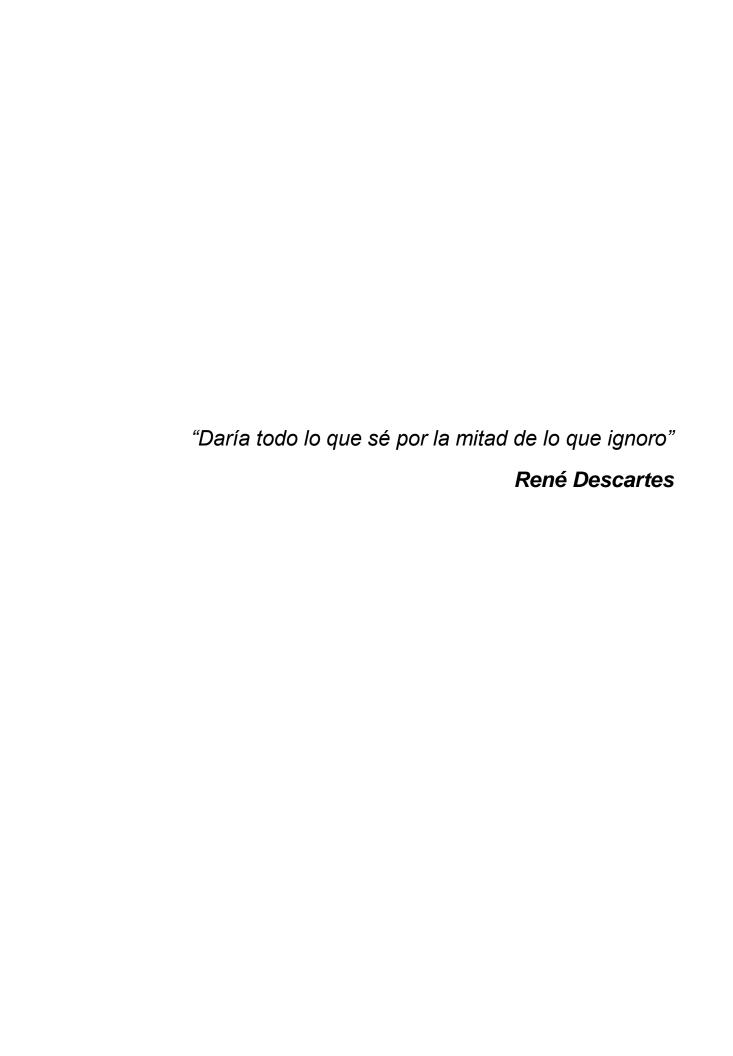
-A mis amigos y a mis colegas de la Facimar que están ansiosos por festejar conmigo este logro.

-A mis compañeros y amigos, en especial a Brianda, Mateo y Nancy por su amistad y alentarme a llegar.

-A todos los que de alguna manera formaron parte de esta aventura ¡Muchas Gracias!

"El agradecimiento es la memoria del corazón"

Lao Tse



DEDICATORIA

A mi abuelo,

por transmitirme esa sed de conocimiento y por hacerme creer que yo podía lograrlo.

A mis papás, mi abuela y mis hermanos, que con su amor y confianza me incitan a ser mejor cada día.

A Paula,

por acompañarme siempre y motivar mis sueños.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	4
LISTADO DE FIGURAS	1
LISTADO DE TABLAS	2
LISTADO DE ANEXOS	3
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
ANTECEDENTES	6
BIOLÓGICOS	6
Calcificación y cobertura	6
AMBIENTALES	11
Ciclo del carbono en el medio marino.	11
Fijación de carbonatos, ΩCa y ΩAr	12
Factores que regulan la pCO2	14
Factores que regulan el pH en el medio marino	16
Acidificación	17
JUSTIFICACIÓN	18
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	19
OBJETIVOS	20
Objetivo General	20
Objetivos Particulares	20
ÁREA DE ESTUDIO	21
Descripción de área de estudio	21
Isla Isabel	22
Bahía de Mazatlán	24
MATERIAL Y MÉTODOS	26
Objetivo 1. Caracterización ambiental de las zonas de estudio	26
Objetivo 2. Calcular parámetros del sistema del CO ₂	30
Objetivo 3. Determinar la producción de carbonato.	31
Instalación de UEA	34
Procesamiento de muestras para determinar la producción de carbonato	36
Análisis de datos (de los tres sitios: LM, BT y BM)	38

Objetivo 4. Determinar el porcentaje de cobertura.	40
Estructura de los grupos morfo-funcionales de la comunidad de calcificadores	41
RESULTADOS	42
Caracterización ambiental de las zonas de estudio.	42
Calcificación	49
Tasas de calcificación	49
Cobertura	54
Porcentaje de cobertura	54
Sitios coralinos	55
Sitio no coralino	57
Estructura de la Comunidad	60
Porcentaje de similitud (SIMPER)	60
DISCUSIÓN	61
Parámetros ambientales.	61
Calcificación y cobertura	68
Sitios coralinos	69
Sitio no coralino BM	75
CONCLUSIONES	79
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	81
ANEXOS	91

LISTADO DE FIGURAS

FIG. 1 UBICACIÓN DE LOS SITIOS DE MUESTREO EN SINALOA: BM (BAHÍA MAZATLÁN) Y NAYARIT: BT (BAHÍA TIBURÓN) Y LM	•
Monas), México. BE corresponde a la "boca exterior" del Golfo de California	
Fig. 2 Registro de luz en diferentes microhábitats mediante HOBO Pendant en las superficies experimentales	
Fig. 3 Proceso de Instalación de Superficies experimentales en el sustrato	
Fig. 4 (A) Superficie experimental y los diferentes hábitats. Superficies expuestas (A1 y B2) y superficies crípticas (A2 y B1); (B) Unidad Experimental de Acreción (UEA).	
Fig. 5 Unidad Experimental de Acreción (UEA). Composición y orden de instalación del material	34
FIG. 6 UNIDADES EXPERIMENTALES DE ACRECIÓN (UEA) AL MOMENTO DE SER INSTALADAS Y AL MOMENTO DE SER COLECTADA	
	35
Fig. 7 Metodología para determinar las tasas de calcificación.	36
Fig. 8 Metodología para determinar porcentaje de cobertura de grupos taxonómicos	40
Fig. 9 Máximos y mínimos mensuales de temperatura (2013-2015) en los 3 sitios de muestreo: BM = Bahía	
MAZATLÁN, LM = LAS MONAS Y BT = BAHÍA TIBURÓN. EL RECTÁNGULO VERDE REPRESENTA EL PERIODO MUESTREO	
BIOLÓGICO.	44
Fig. 10 Promedio de luz en los diferentes sitios (LM, BT Y BM) y microhábitats (A1, A2, B1 Y B2). Los datos	
EQUIVALEN AL PROMEDIO DE TODAS LAS MEDICIONES, DESDE DICIEMBRE DE 2013 HASTA MAYO DE 2016	45
Fig. 11 Promedio por años en cada sitio de parámetros ambientales relacionados con el sistema de CO ₂ , desde	
AGOSTO DE 2013 HASTA NOVIEMBRE DE 2015. LA PCO $_2$ ES EN μ ATM Y LA ALCALINIDAD TOTAL (AT) ES EN μ MOL·KG $^{-1}$.	46
Fig. 12Tasas de Calcificación (g CaCO $_3$ ·m $^{-2}$ ·día $^{-1}$) en diferentes microhábitats (crípticos y expuestos), en los tres	
PERIODOS DE 6 MESES (MAY14: SECAS, NOV14: LLUVIAS Y JUN15: SECAS) Y EN UN PERIODO ANUAL NOV13-NOV14 (12	
EN LOS DIFERENTES SITIOS DE MUESTREO: BM, BT y LM.	
FIG. 13 PROMEDIO DE PORCENTAJES DE COBERTURA TOTAL Y POR GRUPOS TAXONÓMICOS EN DIFERENTES MICROHÁBITATS: A1	. ,
A2, B1 y B2; EN DIFERENTES PERIODOS DE MUESTREO: 3 PERIODOS DE 6 MESES (I = SECAS 2014, II = LLUVIAS Y III = SE	ECAS
2015) Y 1 PERIODO DE 12 MESES (1V); EN LOS DIFERENTES SITIOS DE MUESTREO: LM=LAS MONAS, BT=BAHÍA TIBURI	ÓN Y
BM =BAHÍA MAZATLÁN. EL 100% EQUIVALE A UN ÁREA DE 100 CM ² . S/COBERTURA = SIN COBERTURA (N=2)	58
FIG. 14 PROMEDIO DE PORCENTAJES DE COBERTURA TOTAL Y POR GRUPOS TAXONÓMICOS EN DIFERENTES MICROHÁBITATS: A	1,
A2, B1 y B2; EN DIFERENTES PERIODOS DE MUESTREO: 3 PERIODOS DE 6 MESES (I = SECAS 2014, II = LLUVIAS Y III = SE	ECAS
2015) Y 1 PERIODO DE 12 MESES (1V); EN LOS DIFERENTES SITIOS DE MUESTREO: LM=LAS MONAS, BT=BAHÍA TIBURI	ÓN Y
BM =Bahía Mazatlán. El 100% equivale a un área de 100 cm² (n=2).	
Fig. 15 Porcentaje de Similitud entre los diferentes hábitats (LM, BT y BM), microhábitats (A1, A2, B1 y B2) y	
PERIODOS DE MUESTREO (I, II Y III)	60

LISTADO DE TABLAS

Tabla 1 Descripción de los sitios.	22
Tabla 2 Promedios anuales de los parámetros ambientales por sitio	43
Tabla 3 Temperatura promedio (°C) en los diferentes periodos de muestreo de 6 y de 12 meses. El sombreado gf	RIS
CORRESPONDE AL PERIODO DE SECAS DONDE SE DETECTÓ EL FENÓMENO "LA MANCHA" (2014), EL SOMBREADO AZUL	AL
PERIODO DE SECAS DONDE SE DETECTÓ "EL NIÑO" (2015)	48
Tabla 4 Promedios de tasas de calcificación (g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) por calcificadores secundarios	50
Tabla 5 Promedio del porcentaje de cobertura (%) por calcificadores secundarios	54

LISTADO DE ANEXOS

ANEXO 1 EFECTO DE LA DISMINUCIÓN DEL PH MARINO OBSERVADO: DISMINUCIÓN DE LA CONCENTRACIÓN DEL IÓN CARBONATO)
CO ₃ ²⁻	. 91
ANEXO 2 HORIZONTE DE SATURACIÓN DE CARBONATOS EN LA COLUMNA DE AGUA.	. 91
ANEXO 3 ESPECIACIÓN QUÍMICA DEL CICLO DEL CARBONO EN EL MEDIO MARINO.	. 92
ANEXO 4 NIVELES DE ACIDIFICACIÓN VISTOS Y PREVISTOS A NIVEL MUNDIAL.	. 92
ANEXO 5 SUPERFICIE EXPERIMENTAL EN PROGRAMA CORAL POINT COUNT PARA DETERMINAR PORCENTAJE DE COBERTURA	. 93
ANEXO 6 MATERIAL Y EQUIPO PARA INSTALACIÓN DE UEA.	. 94
ANEXO 7 TASAS DE CALCIFICACIÓN Y COBERTURA EN ORGANISMOS INCRUSTANTES SEGÚN DIFERENTES AUTORES (E=EXPUESTO,	
C=CRÍPTICO).	. 95
ANEXO 8 COEFICIENTE DE VARIACIÓN PARA EL PROTÓN H+ EN DIFERENTES SALINIDADES Y RANGOS DE PH DETERMINADOS POR	
Anderson y Robbins (1946)	. 96

RESUMEN

Los calcificadores secundarios (algas calcáreas, briozoos, serpúlidos, bivalvos, foraminíferos, gasterópodos, balanos, entre otros) contribuyen a la producción de carbonato, refuerzan las estructuras coralinas y estabilizan el sustrato, permitiendo el anclaje de otros organismos. Las tasas de calcificación de los organismos coralinos son utilizadas como un indicador de salud de los ecosistemas arrecifales, sin embargo, no hay registros del aporte de carbonato de calcificadores secundarios en otros ecosistemas acuáticos. En el presente trabajo se determinó la calcificación y cobertura de calcificadores secundarios en ecosistemas coralino y rocoso, mediante Unidades Experimentales de Acreción (UEA's) en periodos de 6 y 12 meses. La calcificación y cobertura variaron temporal y espacialmente. El promedio de calcificación en el área de estudio fue 2.56 ± 4.14 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹; en sitios coralinos varió de 0.53 a 2.5 g CaCO₃·m⁻ ²·día⁻¹ (dominados por algas calcáreas y briozoos), mientras que en el sitio rocoso (BM) varió de 1.44 a 10.88 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹ (dominado por balanos). Se observó una gran influencia de la estacionalidad en la calcificación, con valores generalmente más altos en lluvias, en los sitios coralinos. Además, se caracterizó el área de estudio mediante parámetros ambientales (pH, Alcalinidad Total, temperatura, luz y salinidad), y se calcularon parámetros relacionados con el CO₂ (pCO₂, ΩCa y ΩAr). El incremento anormal de la temperatura (aprox. 2 °C) durante diciembre 2013 – junio 2015, se relacionó con la disminución de la calcificación en sitios coralinos (de 1.51 a 0.97 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) y con el incremento de la misma (de 3.94 a 10.84 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) en el no coralino (BM). La presión parcial del CO₂ mostró una variación tanto espacial como temporal (de 262 a 846 μatm) y se observó que el área de estudio participa más como una fuente de CO₂ hacia la atmósfera; sin embargo, los carbonatos presentan niveles de sobresaturación (la calcita osciló de 3.4 a 7.4, y la aragonita de 2.3 a 5.0).

ABSTRACT

Secondary calcifiers (calcareous algae, briozoans, serpulids worms, bivalves, foraminifera, gastropods, barnacles and others) contribute to carbonate production, reinforce coral structures and stabilize patches of the substrate, and allow other organisms to settle. Their calcification rates are used as a health indicator of reef ecosystems, however, there is no record of the carbonate production by secondary calcifiers in other aquatic ecosystems. In this paper, calcification rate and coverage of secondary calcifiers were determined in coralline and rocky ecosystems by Experimental Accretion Units (EAU's) in periods of 6 and 12 months. Calcification and coverage varied temporal and spatially. The calcification average in the study area was 2.56 ± 4.14 g CaCO₃ m⁻² day⁻¹; at coral sites ranged from 0.53 to 2.5 g CaCO₃ m⁻² day ⁻¹ (dominated by calcareous algae and bryozoans), while at the rocky site (BM) ranged from 1.44 to 10.88 g CaCO3 m⁻² day⁻¹ (dominated by barnacles). Calcification rate varied seasonality, with the highest values generally during rainy season in the coralline sites. As well as, study area was characterized by environmental parameters (pH, total alkalinity, temperature, light and salinity), and parameters related to CO_2 system (pCO₂, Ω Ca and Ω Ar) were calculated. An abnormal increase of temperature of 2° C during December 2013 - June 2015, matched with the decrease of calcification in coralline sites (from 1.51 to 0.97 g CaCO₃ m⁻² day⁻¹) and with the increase (from 3.94 to 10.84 g CaCO₃ m⁻² day⁻¹) in the non-coralline site (BM). The CO₂ partial pressure showed a spatial and temporal variation (from 262 to 846 µatm) and it was observed that the study area participates more as a CO₂ source to atmosphere; however the carbonates report supersaturation levels (calcite oscillated from 3.4 to 7.4, and aragonite from 2.3 to 5.0).

INTRODUCCIÓN

La producción biológica de carbonato o biocalcificación es un componente importante del ciclo del carbono que refleja la cantidad de carbonato que se produce por unidad de tiempo, y representa un importante papel en el proceso de almacenamiento del CO₂ que proviene principalmente de la atmósfera (Bádenas y Aurell 1999; Álvarez-Borrego 2007; Mallela 2013).

La calcificación es un proceso clave en los arrecifes coralinos, los cuales se consideran como uno de los ecosistemas más productivos y de mayor diversidad en el planeta, y es gracias a la capacidad de las especies coralinas de construir estructuras a base de carbonato de calcio que les sirven de anclaje y protección a una gran variedad de organismos (Odum y Odum 1955; Connell 1978; Moberg y Folk 1999; Bádenas y Aurell 1999; Sylvan 2006; Mulhall 2007; Mallela 2013).

Existen calcificadores o productores primarios y secundarios, de acuerdo al aporte global de carbonato de calcio (Vecsei 2004; Sheppard *et al.* 2010; Uddin *et al.* 2012; Mallela 2013). Los primarios son exclusivamente los corales, que calcifican desde <2.74 g CaCO₃ m⁻² día⁻¹ en los arrecifes degradados, hasta 39.18 g CaCO₃ m⁻² día⁻¹ en los mejores conservados (Eakin 1996; Edinger *et al.* 2000; Mallela 2013), mientras que los secundarios están integrados por grupos taxonómicos muy diversos como las algas calcáreas, los briozoos, los foraminíferos, los bivalvos, los gasterópodos, los gusanos serpúlidos, los balanos, entre otros, que en conjunto calcifican desde 0.05 a 9.86 g CaCO₃ m⁻² día⁻¹ (Chave *et al.* 1972; Stearn et al. 1977; Davies y Hutchings 1983; Payri 1997; Mallela y Perry 2007). Algunos calcificadores secundarios, además de contribuir a la producción de carbonatos, refuerzan la estructura esquelética del arrecife al rellenar las cavidades que resultan de la erosión física o biológica, y también ayudan a fijar los fragmentos de coral originados de los procesos físicos destructivos (Scoffin y Garret 1974; Martindale 1976; Taylor 1990; Scoffin 1992; Perry 1999; Bádenas y Aurell 1999).

Los diferentes grupos taxonómicos que calcifican están compuestos por diferentes formas de carbonato cálcico, ya sea por calcita, aragonita o combinaciones de estas con magnesio u otros elementos. Por ejemplo, la calcita está presente en foraminíferos, cocolitofóridos, equinodermos, balanos y bivalvos; mientras que la aragonita se encuentra presente en las conchas de algunos moluscos (pterópodos libres), en esqueletos de coral y en algas calcáreas. La aragonita y la calcita con magnesio son un 50% más solubles que la calcita (Orr *et al* 2005; Álvarez-Borrego 2007; Harrould-Kolieb y Savitz 2009).

Los calcificadores secundarios a diferencia de los primarios, que habitan en microhábitats expuestos, también viven en hábitats crípticos, como cavidades, grietas, parte inferior de colonias de coral, etc., y por consiguiente, varían en relación a la incidencia que los factores ambientales ejercen sobre estos microhábitats, como la sedimentación, la luz y el movimiento del agua (Buss y Jackson 1979; Gischler y Ginsburg 1996; Mallela 2007). Por ejemplo, los hábitats crípticos están menos expuestos a la luz y a la sedimentación y comúnmente son dominados por serpúlidos, bivalvos y foraminíferos, seguidos de los briozoos cheilostomados, balanos y algas calcáreas, que en conjunto pueden producir de 1 a 1.5 g CaCO₃ m⁻² día⁻¹. Mientras que las mayores tasas de calcificación y cobertura suelen producirse en los microhábitats expuestos, que están dominados por las algas calcáreas, las cuales calcifican hasta 9.86 g CaCO₃ m⁻² día⁻¹ (Payri 1997; Mallela 2007; Mallela y Perry 2007; Mallela 2013; Hepburn *et al.* 2014).

Durante los últimos años se ha venido presentando una disminución en la saturación de carbonatos, tanto en aguas superficiales como en aguas profundas en los diferentes océanos (RUG 2010). Se piensa que esto afectará el proceso de calcificación biológica y ocasionará pérdidas netas de CaCO₃ (Yates y Halley 2006; Manzello *et al.* 2008; Silverman *et al.* 2009; Anderson *et al.* 2009; De'ath *et al.* 2009).

En efecto, el aumento de pCO₂ en los últimos años ha sido alarmante, pasando el promedio global de ~380 ppm en 2007 a 399.47 ppm en 2015 (era pre-industrial = 280 ppm) (Álvarez-Borrego 2007; Feely *et al.* 2009; NOAA ESRL 2015), pero la capacidad que tienen los océanos de soportar los aportes de CO₂ no es permanente ni infinita, y como

consecuencia se ha observado una disminución en el pH del agua de mar (OA Reference User Group 2010). Los niveles de disminución del pH pronosticados para los próximos 100 años van desde 0.1 hasta 0.4 unidades (Caldeira y Wickett 2003; Sabine *et al.* 2004; IPCC 2007), lo cual está provocando el proceso conocido como acidificación del océano (AO). La disminución del pH repercute negativamente en la concentración de calcita y aragonita en el océano (Kleypas *et al.* 1999; Orr *et al.* 2005), y experimentalmente se ha comprobado que las especies calcificadoras responden negativamente al proceso de acidificación (Kroeker *et. al* 2010; Price *et al.* 2012). Incluso se predice que cuando la pCO₂ llegue a las 560 ppm todos los arrecifes de coral dejarán de crecer y comenzaran a disolverse (Silverman *et al.* 2009).

El calentamiento y la acidificación pueden "afectar" individual o sinérgicamente a un gran número de especies, principalmente en procesos biológicos y fisiológicos, como en las tasas de crecimiento, reproducción, resistencia a enfermedades, capacidad de supervivencia, adaptabilidad, entre otros (Harrould-Kolieb y Savitz 2009; Kroeker *et. al* 2010). Por lo cual, la temperatura y el pH son los principales agentes de estrés que contribuyen a la pérdida de la biodiversidad en ecosistemas marinos (Sheppard *et al*. 2010).

El objetivo principal del presente trabajo fue cuantificar la cantidad de $CaCO_3$ producido por los calcificadores secundarios en diferentes microhábitats (crípticos y expuestos), y determinar la variedad y abundancia de estos grupos taxonómicos con la finalidad de establecer las bases de un programa de monitoreo a largo plazo de estas variables. Además, se monitoreó una serie de variables relacionadas con el cambio climático (T, pH, pCO₂, Ω Ca y Ω Ar), para realizar un seguimiento de las mismas que nos permita en el futuro conocer mejor los efectos de éstas variables ambientales y fisicoquímicas sobre las variables biológicas.

ANTECEDENTES

BIOLÓGICOS

Calcificación y cobertura

Debido a la importancia de los arrecifes de coral y a la función que desempeñan los calcificadores secundarios en estos ecosistemas, se han llevado a cabo estudios para determinar la influencia de factores ambientales sobre la producción de carbonato de los calcificadores secundarios.

Uno de los factores con mayor influencia es la sedimentación. En un estudio en las costas de Tobago, con un gradiente de sedimentación de 1.2 a 15.9 mg·cm⁻²·día⁻¹ (0.012 a 0.159 kg m⁻² día⁻¹), se encontró que la producción de carbonato promedio es de 2.10 ± $0.90 \text{ g CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$, con un promedio de $2.80 \pm 0.80 \text{ y } 1.70 \pm 0.60 \text{ g CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ en microhábitats expuestos y crípticos respectivamente. En los expuestos, la calcificación osciló desde ~4.10 hasta ~1.10 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹ en un gradiente de menor a mayor sedimentación (-3.5 a 9 mg·cm⁻²·día⁻¹). Las algas calcáreas dominaron en microhábitats expuestos y presentaron tasas de calcificación promedio de 0.29 ± 0.19 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹, oscilando desde 0.88 hasta 0.10 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹ en un gradiente de menor a mayor sedimentación (-3.5 a 9 mg·cm⁻²·día⁻¹). Los bivalvos, los serpúlidos y los foraminíferos contribuyeron en conjunto en un rango de ~1 a 3.50 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹ en ambos microhábitats; los heterótrofos como los serpúlidos y los balanos, que estuvieron presentes en microhábitats expuestos, no se correlacionaron con la sedimentación. Mientras que en los microhábitat crípticos (menor o nula exposición a sedimentos) se registró una importante contribución de bivalvos, serpúlidos y foraminíferos (~1.00 -3.50 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot d(a^{-1})$, y los briozoos calcificaron 0.04 ± 0.10 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot d(a^{-1})$ siendo mayores significativamente que las algas calcáreas y los balanos (0.01±0.01 g·m⁻²·día⁻¹) (Mallela 2013).

En el mismo estudio, la cobertura total fue de 79 ± 21%; dominando las algas calcáreas (54%), después los serpúlidos (17%), los cheilostomados (11%), los balanos (7%) y los foraminíferos (2%) (Mallela 2013). La cobertura promedio es de 99% en microhábitats expuestos, en los cuales las algas calcáreas presentaron una cobertura promedio de 98%, mientras que la cobertura promedio en los crípticos fue de 81%, y fueron dominados por los gusanos serpúlidos (21.5%), cheilostomados (21%), algas calcáreas (9%) y balanos (8.8%) (Mallela 2013). Los gusanos serpúlidos presentan mayor cobertura en sitios de baja sedimentación pero son dominantes en sitios con alta sedimentación (Mallela 2007) y los briozoos están presentes en microhábitats crípticos y están ausentes en microhábitats expuestos en áreas de alta sedimentación (Martindale 1992; Hepburn *et al.* 2014). Fabricius y De´ath en 2001 notaron también la reducción de algas calcáreas en ecosistemas con elevados aportes de sedimentos. Las algas calcáreas son sensibles a los aportes de sedimentos (Kendrick 1991), por lo cual, la presencia de éstas se ve afectada en sitios con elevados aportes fluviales (Mallela 2007; Mallela y Perry 2007; Mallela 2013).

Las tasas de calcificación y la cobertura de calcificadores secundarios varían también en relación a las variables físicas y químicas controladas por el Río Bueno (Jamaica). En los sitios de menor influencia del río (sedimentación, nutrientes y agua dulce), las tasas de calcificación son mayores en los microhábitats expuestos (0.40 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) que en los crípticos (0.20 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹), mientras que, en los sitios de mayor influencia, son mayores en los microhábitats crípticos (0.08 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) que en los expuestos (0.05 g·m⁻²·día⁻¹). En estos ecosistemas, la cobertura promedio de calcificadores secundarios es de 21 ± 20%. Los microhábitats crípticos presentan mayor cobertura (16-43%) que los microhábitats expuestos (2-16%) en un gradiente de mayor a menor cercanía a las descargas fluviales. Los microhábitats expuestos están dominados por algas calcáreas (11%) y serpúlidos (1%) en sitios de menor y mayor impacto respectivamente. En general, en estos sitios la cobertura está dominada por serpúlidos, algas calcáreas coralinas, briozoos y foraminíferos (Mallela 2007; Mallela y Perry 2006).

También se ha estudiado la calcificación y cobertura en relación a la topografía de los arrecifes (Price *et al.* 2012; Hepburn *et al.* 2014) y concluyeron que varían respecto a las

diferentes zonas. En el Caribe mexicano, se registraron mayores tasas de calcificación (de 1.00 a 1.30 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) y cobertura (65 y 85%) en microhábitats expuestos y crípticos en la zona de la laguna del arrecife "lagoon reef", mientras que en la espalda del arrecife "back reef" se registraron las menores tasas de calcificación (de 0.20 a 0.60 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) y porcentaje de cobertura (30 y 55%) en microhábitats expuestos y crípticos (Hepburn *et al.* 2014). Las tasas de calcificación entre microhábitats no fueron significativas, pero entre zonas de un mismo arrecife sí. La cobertura sin embargo, si muestra diferencias significativas entre microhábitats, sitios y diferentes orientaciones del sustrato. Al aumentar el tiempo de exposición, aumenta la cobertura, pero la riqueza disminuye en algunos hábitats (Hepburn et al. 2014).

La calcificación es diferente entre los grupos taxonómicos y entre especies (Mallela 2013; Hepburn 2014). Las algas calcáreas y los briozoos presentan un crecimiento lineal, mientras que los organismos solitarios como los bivalvos y serpúlidos pueden presentar un rápido crecimiento pero que disminuye con el tiempo (Jackson 1977; Mallela 2013). En un estudio en Tobago, los organismos solitarios como los bivalvos y serpúlidos presentaron menores porcentajes de cobertura (<20%) pero excedieron por mucho las tasas de calcificación (~1.00 a 3.50 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) que se registraron para las algas calcáreas (0.28 ± 0.19 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹), los briozoos cheilostomados (0.04 ± 0.1 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot d(a^{-1})$ y los balanos (0.01 ± 0.01 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot d(a^{-1})$ (Mallela 2013). En otros estudios, se observó que el grupo de algas calcáreas puede llegar a ser el más abundante (Costa et al. 2002), produciendo hasta 9.86 g CaCO₃ m⁻² día⁻¹ (Payri 1997; Harney y Fletcher 2003; Mallela y Perry 2007). Otras investigaciones demuestran que con el paso del tiempo, las algas calcáreas tienden a ser las más abundantes; por ejemplo, en superficies artificiales son el grupo dominante después de 300 días (Jackson y Winston 1982; Mariath et al. 2013). Las algas calcáreas se encuentran presentes en todos los microhábitats (expuestos, crípticos y parcialmente crípticos) (Mallela 2007). Hay registros de que alcanzan una cobertura promedio (todos los microhábitats) de 54%, mientras que en microhábitats expuestos se reporta una cobertura de hasta 98% (Mallela 2013).

Por otro lado, la fluctuación de los parámetros ambientales y microambientales también determinan la variación en la calcificación y la estructura de la comunidad (Mallela 2007; Mallela y Perry 2007; Mallela 2013; Price et al. 2012; Hepburn et al. 2014). El grado de fluctuación de éstos parámetros ambientales varía entre sitios o zonas de un mismo arrecife; la estructura de la comunidad y calcificación en ecosistemas arrecifales se relacionan con la fluctuación del pH a lo largo del día; en el Pacífico central se estimaron tasas de calcificación de 1.92, 2.45 y 5.32 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹ en las islas Palmyra, Kingman Reef y Jarvis respectivamente; el porcentaje de cobertura total (algas calcáreas = 36% y briozoos = 33%) fluctuó de 55 a 90% entre las 3 islas (Price et al. 2012). Se registraron mayores tasas de calcificación en zonas donde el pH permanece alto mayor cantidad de horas (5.32 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) que en sitios donde permanece alto menor cantidad de tiempo (1.92 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) (Price et al. 2012). En sitios donde la fluctuación diaria del pH es amplia (>0.2), el crecimiento es lento y los organismos bentónicos no calcificadores (macroalgas, tunicados y esponjas) dominan espacialmente (Price et al. 2012). Hay evidencia que sugiere que los cambios en la dominancia relativa serán intensificados (mayor cobertura de algas blandas, menor cobertura de calcificadores) por la acidificación del océano, debido a la poca tolerancia que tienen algunas especies a los cambios del pH (Price et al. 2012).

Entre otras variables ambientales, la saturación de carbonatos y la temperatura también se relacionan de una manera importante, se espera una menor calcificación neta de la comunidad bentónica cuando disminuyen tanto la saturación de carbonatos como la temperatura (Ohde y Van Woesik 1999; Silverman *et al.* 2007).

Generalmente, los microhábitats expuestos presentan una mayor cobertura (64-99%) que los crípticos (65-88%) (Mallela 2013), excepto en ecosistemas muy perturbados, con elevados aportes de sedimentos y aguas turbulentas, donde la cobertura de los microhábitats expuestos disminuye (Mallela y Perry 2006; Mallela 2007; Mallela 2013; Hepburn *et al.* 2014). Los microhábitats crípticos en cambio, presentan mayor riqueza de especies (Mallela 2007; Mallela 2013; Hepburn *et al.* 2014), y están dominados por serpúlidos, bivalvos y foraminíferos, seguidos de los cheilostomados, balanos y algas

calcáreas (Martindale 1992; Mallela 2013; Hepburn *et al.* 2014). Existen mayor cantidad de microhábitats crípticos, y por lo tanto, se estima que la biomasa total en microhábitats crípticos excede la biomasa de los expuestos (Buss y Jackson 1979; Gischler y Ginsburg 1996).

AMBIENTALES

Ciclo del carbono en el medio marino.

La producción de carbonato y abundancia de calcificadores secundarios, están íntimamente relacionadas al ciclo del carbono, saturación de carbonatos, la presión parcial del CO₂ y la acidificación en el medio marino (Álvarez-Borrego 2007; Price *et al.* 2012).

El ciclo del carbono en el ambiente marino es controlado por procesos físicos y biológicos. Estos procesos son conocidos como bomba física y bomba biológica respectivamente; ambas incrementan las concentraciones de CO₂ en el ambiente. La bomba física es conducida por la interacción atmósfera-océano y por la circulación oceánica, que transporta CO₂ a diferentes regiones y profundidades. La bomba biológica es conducida por la interacción de organismos con el O₂ y el CO₂ (respiración y fotosíntesis) (Álvarez-Borrego 2007; Rodriguez-Ibañez et al. 2013).

El aporte de CO₂ en el medio marino genera un ciclo, el cual desencadena una serie de reacciones y diversidad de especies químicas del carbono. Las principales reacciones son las siguientes:

1.
$$CO_2(g) \leftrightarrow H_2O(aq)$$

2.
$$CO_2 + H_2O \leftrightarrow H_2CO_3$$

3.
$$H_2CO_3 \leftrightarrow H^+ + HCO_3^-$$

4.
$$HCO_3^- \longleftrightarrow H^+ + CO_3^{2-}$$

5.
$$Ca^{2+} + CO_3^{2-} \leftrightarrow CaCO_3^+ (s)$$

Las reacciones ocurren simultáneamente y en ambos sentidos, la primera es la reacción de equilibrio entre el agua y la atmósfera. En la reacción 2 se describe la formación del

ácido carbónico (H_2CO_3), la reacción 3 tiene como producto iones de hidrógeno (H^+) e iones de bicarbonato (HCO_3^-) y la reacción 4 los iones de carbonato (HCO_3^-). La última reacción describe la unión de los carbonatos (HCO_3^-) con el calcio (HCO_3^-) formando carbonato de calcio (HCO_3^-) ($HCO_$

$$Ca^{2+} + 2HCO_3^- \leftrightarrow 2 CaCO_3 + 2H^+$$

(Ambiente ácido) (Ambiente básico)

La fórmula anterior detalla cómo se encuentra el calcio (Ca^{2+}) y el carbonato (CO_3 $^-$) en ambientes ácido y básico.

Las proporciones de estas especies químicas en el agua de mar son: 88.6% del CO_2 en el agua de mar es convertido en HCO_3 , el 10.9% a CO_3 -2 y 0.5% permanece como CO_2 (Millero *et al.* 2002; Fabry *et al.* 2008; Wicks y Murray 2012) (Anexo 1). Esta porción "excedente" ocasiona una disminución en el pH de agua de mar y estados de saturación de calcita y aragonita (Price *et al.* 2012) participando así, como agente corrosivo en estructuras calcáreas (Yates y Halley 2006; Manzello *et al.* 2008).

Fijación de carbonatos, Ω Ca y Ω Ar

La fijación de carbonatos en el ciclo del carbono se lleva a cabo principalmente por organismos calcificadores, pues la precipitación espontánea es muy poco frecuente debido a que los iones son fácilmente secuestrados por iones inhibidores (Browlee y Taylor 2002).

El carbonato de calcio presenta diferentes estructuras o variedades morfológicas, la calcita y la aragonita son un ejemplo de estas variedades, ambas presentan una misma

composición química (CaCO₃) pero diferente estructura cristalina (Álvarez-Borrego 2007). Los carbonatos, también suelen asociarse con otros iones metálicos y formar mezclas que presentan la misma estructura que la calcita pero diferente composición química, como la dolomita (Ca Mg (CO₃)₂), que es frecuente en algas incrustantes y briozoos Los foraminíferos, bivalvos y balanos están comúnmente formados por calcita, mientras que los gasterópodos y gusanos serpúlidos son comúnmente formados a base de aragonita, que presenta mayor dureza pero es menos estable (Rucker y Carver 1969; Milliam 1974; Álvarez-Borrego 2007; Hernández *et al.* 2015).

El estado de saturación del carbonato de calcio se describe con el símbolo omega (Ω) :

$$\Omega = [Ca^{2+}] \times [CO_3^{-2}] / K*sp$$

Donde K*sp es el producto de la solubilidad aparente y se ve afectado principalmente por la temperatura, la salinidad y la presión, y en el caso del producto de solubilidad del CaCO₃, la estructura cristalina (Pytkowicz 1969; Kleypas *et al.* 1999; McNeil *et al.* 2004). A diferencia de muchos solutos, los carbonatos presentan mayor solubilidad en ambientes fríos (Tahakashi *et al.* 2014). Las aguas marinas frías y profundas, suelen encontrarse en estado de insaturación de carbonatos (Ω <1), mientras que las aguas superficiales se encuentran comúnmente sobresaturadas (Ω >1) (Takahashi *et al.* 2014). El límite entre ambos ambientes es conocido como el horizonte de saturación (Ω =1), debajo de éste, el carbonato cálcico se disuelve (Zeebe y Wolf-Gladrow 2001). El horizonte de la calcita se encuentra a mayor profundidad que el de la aragonita (Anexo 2) (Feely *et al.* 2002; OA Reference User Group 2010).

A nivel global, se calcula el promedio anual superficial (Ω ± DE) de aragonita y calcita, respectivamente de 2.98 ± 0.90 y 4.58 ± 1.30; en el Pacífico Norte (0-59°N) 3.0 ± 0.7 y

 5.04 ± 0.90 ; el mayor promedio calculado en esta misma fuente fue en la región Norte del Océano Índico (0-24°N) 3.94 ± 0.20 y 5.93 ± 0.30 que coincidió con las temperaturas promedio anuales más cálidas (28.11 ± 0.80 °C) (Feely *et al.* 2009). En las aguas cálidas tropicales y subtropicales se encontraron valores de 4.2 y 6.3, mientas que en las aguas polares y subpolares fueron menores, con valores de 1.2 y 2.0, para aragonita y calcita respectivamente (Takahashi *et al.* 2014). En verano, se observa un aumento de saturación de carbonatos (Opdyke y Wilkinson 1993). Modelos predictivos indican que los valores de saturación en el Océano Pacífico y el Atlántico (tropical y subtropical) son similares, pero son menores para el Océano Índico, el cual tiene numerosos eventos de surgencias, alta salinidad y aportes de aguas de origen industrial (Takahashi *et al.* 2014). Los niveles más bajos de saturación de carbonatos, se asocian directamente a las aguas de baja salinidad y alcalinidad (Alarcón *et al.* 2015; Manzello *et al.* 2007).

Factores que regulan la pCO₂

El océano, por su gran potencial para absorber grandes cantidades de CO₂ de la atmósfera funciona como un gran sumidero, la atmósfera es enriquecida por emisiones biológicas, físicas y en su mayoría antropogénicas (Takahashi *et al.* 1993, 2002; Sabine *et al.* 2004; Álvarez-Borrego 2007). En los últimos siglos, las emisiones de CO₂ antropogénico han aumentado a un ritmo desmedido, rebasando los límites advertidos de 350 ppm (Verón *et al.* 2009) y 400 ppm (NOAA/ESRL). Hace algunos años, el promedio global de la pCO₂ atmosférica era ~380-387 ppm (Álvarez-Borrego 2007; Feely *et al.* 2009), mientras que en 2015 el promedio global fue de 399.47 ppm (era pre-industrial = 280 ppm) (Álvarez 2007; NOAA ESRL 2015).

El dióxido de carbono se encuentra en estado gaseoso, por lo tanto, la solubilidad es menor a mayores temperaturas. En cambio, la pCO₂ aumenta 4.23% al aumentar un grado centígrado debido a la cinética molecular (Takahashi *et al.* 1993). En base a esto, las concentraciones de CO₂ y la pCO₂ en el medio marino varían respecto a la latitud (Bádenas

y Aurell 1999; Takahashi *et al.* 1993, 2002; Chen y Borges 2009). Cuando la atmósfera se encuentra en equilibrio con el océano, la concentración es equivalente, pero en algunas regiones el CO₂ está súper-saturado o sub-saturado con respecto a la atmósfera (Baber y Chavez 1983; Takahashi *et al.* 1993, 2002; De la Cruz-Orozco *et al.* 2007). Se tienen registros de pCO₂ en aguas superficiales de hasta 610 (Hood *et al.* 1963) y 1200 (Borges 2005, Torres *et al.* 2011) en la superficie del agua en áreas con surgencias a lo largo de la costa de Chile y Perú. En latitud 24 S° se han registrado variaciones de 369 a 605 (Torres *et al.* 2001; Torres *et al.* 2011b). En el Golfo de California se registraron presiones parciales de CO₂ de 560 en 1985 (Zirino *et al.* 1997); 446 en 1990 (Hidalgo-González *et al.* 1997); 560 en 1996 (Hernández-Ayón *et al.* 2007a); y 1200 en Marzo de 2002 (Hernández-Ayón *et al.* 2007b; Rodríguez-Ibáñez *et al.* 2013).

En cuanto al equilibrio océano-atmósfera, la costa oeste de Baja California presentó menor variabilidad en invierno en los meses de octubre (340-420μatm) y diciembre (360-390μatm) y mayor variabilidad en verano en los meses de abril (180-580μatm) y julio (230-630μatm) (De la Cruz-Orozco *et al.* 2007). El Golfo de California está casi en equilibrio con la atmósfera durante condiciones de verano, con excepción de la región de las islas grandes, y durante el invierno, cuando se generan surgencias principalmente del lado este (Rodríguez-Ibáñez *et al.* 2013).

En el Océano Pacífico, frente a Baja California, se realizó un estudio de las variación de la concentración del CO₂ océano-atmósfera, en donde las aguas frías y menos salinas resultaron con menor concentración en condiciones de post-surgencia, mientras que las zonas con surgencias costeras resultaron con valores más altos con respecto a la atmósfera (De la Cruz-Orozco *et al.* 2007). En otro estudio, en el Pacífico se sugiere que, los valores de CO₂ mayores en el agua son ocasionados principalmente por dilución del agua de mar por aportes ribereños, la inducción del viento y las surgencias generadas por los vientos del norte a lo largo de la costa (Kelley y Hood 1971).

Factores que regulan el pH en el medio marino

En la actualidad el pH del agua de mar, en equilibrio con el CO₂ atmosférico es ligeramente alcalino (con un promedio de 8.1), pero puede variar en ambos sentidos, por factores biológicos principalmente, como la fotosíntesis aumentando el pH y la respiración disminuyéndolo (Álvarez-Borrego 2007). El pH es diferente según las características regionales, temporales y de las diferentes capas que componen la columna de agua (Friederich et al. 2002). En aguas superficiales con mucha actividad fotosintética el pH puede aumentar, aunque sin exceder 8.4, a excepción de ciertas condiciones en lagunas costeras o estuarios (Álvarez-Borrego 2007). Hay lugares donde la fluctuación diaria de pH es mayor a 0.2, similar a la magnitud de "acidificación" que se espera para los próximos cien años (desde -0.1 hasta en latitudes cercanas al ecuador, hasta -0.4 unidades en el polo norte) (Anexo 4) (Kleypas et al. 1999; Caldeira y Wickett 2003; Sabine et al. 2004; Orr et al. 2005; IPCC 2007; OA Reference User Group 2010; Price et al. 2012). Por lo regular, los datos promedio anuales del pH, pCO₂ y grados de saturación de carbonatos, hacen referencia a datos de superficie oceánica, donde se excluyen las zonas costeras, debido a su alta variabilidad en comparación con regiones oceánicas (Friederich et al. 2002; Takahashi et al. 2014). Los valores de pH más bajos se localizan comúnmente en regiones costeras con muchas surgencias como en el Pacífico Tropical, en el Pacífico subtropical, en el Mar Arábigo y en el Mar de Bering. Los valores de pH más altos se encuentran en las aguas subpolares y polares durante la temporada de primavera-verano; la mayoría de las áreas de los océanos subtropicales tienen altas variaciones temporales de pH y varían desde 8.05 a 8.15 los meses fríos (Takahashi et al. 2014). Muchos sitios en las aguas superficiales del Pacífico Tropical Este presentan valores bajos tanto de pH como de grados de saturación de carbonatos, y valores altos de pCO2 debido a las zonas de altas surgencias, y su intensidad varía regionalmente (Cortés 1997). Muchas veces los datos de pH no son globalmente comparables (Marion et al. 2011), ya que existen diferencias metodológicas en la obtención de éstos, además, frecuentemente se presenta una gran variabilidad espacial y temporal en base a las características particulares de cada región, un ejemplo de esto son las variaciones ocasionadas por la mezcla de diferentes masas de agua o el caso del Pacífico ecuatorial afectado por el fenómeno "El Niño" (Feely et al. 2002).

Acidificación

Las emisiones antropogénicas del CO₂ que se han presentado los últimos años, han alterado las condiciones de "equilibrio" en el planeta, que además de producir el efecto invernadero, provoca cambios en la composición química del océano mediante un proceso conocido como acidificación (Harrould-Kolieb y Savitz 2009; OA Reference User Group 2010; Uddin *et al.* 2012; IPCC 2007; Bates *et al.* 2014).

Para el año 2100 distintos escenarios proyectan una disminución en el pH desde 0.1 en latitudes cercanas al ecuador, hasta 0.4 en latitudes cercanas a los polos (Anexo 4) (Kleypas *et al.* 1999; Caldeira y Wickett 2003; Orr *et al.* 2005; OA Reference User Group 2010).

Entre otros cambios en la química del océano, los límites de saturación de la aragonita y calcita se han desplazado hacia la superficie en los últimos años; mediante el proceso de circulación y surgencias, la zona costera es enriquecida por aguas profundas sobresaturadas de CO₂ y por lo tanto más ácidas (Anexo 2) (Feely 1988; Kleypas *et al.* 1999; Orr *et al.* 2005; Zeebe y Wolf-Gladrow 2001; Álvarez-Borrego 2007; OA Reference User Group 2010). Existen proyecciones de un escenario donde los valores de subsaturación de carbonatos se pueden llegar a observar las próximas décadas en las latitudes al sur del océano, lo que puede ocasionar un ambiente de vulnerabilidad para organismos biocalcificadores (Orr *et al.* 2005).

JUSTIFICACIÓN

Los organismos calcificadores secundarios juegan un papel fundamental en los ecosistemas marinos, debido a que almacenan carbonato de calcio, facilitan el crecimiento del arrecife, ayudan a fijar los fragmentos de coral y dan firmeza a las estructuras arrecifales.

Algunos procesos relacionados con el cambio climático, como la acidificación del medio marino, está ocasionando el desequilibrio de algunas especies químicas del ciclo del carbono, como la disminución de carbonatos, lo cual podría tener efectos en la comunidad de calcificadores a largo plazo. Sin embargo, hasta el momento, no existe información en México sobre la producción de carbonatos por organismos calcificadores secundarios, así como tampoco de los grupos que intervienen en este proceso.

Por ello, es importante comenzar un estudio dirigido a la obtención de datos sobre la producción de carbonato y la diversidad de los grupos que intervienen en esta producción, con el objeto de sentar posteriormente las bases para establecer un programa de monitoreo a largo plazo. De manera que se genere información del ecosistema en condiciones climáticas normales y los cambios que se presenten durante eventos climáticos extremos o por impactos antropogénicos, lo cual puede ser un factor determinante en estudios relacionados con las áreas de manejo ambiental y la conservación de la biodiversidad.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

- ¿Cuál es la producción de CaCO₃ de los calcificadores secundarios en los diferentes hábitats y microhábitats de sitios seleccionados del Pacífico Este?
- ¿Cuáles grupos taxonómicos son los más importantes como calcificadores secundarios en los diferentes hábitats y microhábitats de sitios seleccionados del Pacífico Este?
- ¿Existen diferencias entre la producción de CaCO₃ de 6 y 12 meses de exposición?
- ¿Existen diferencias entre la producción de CaCO₃ durante la época de lluvias y secas?
- ¿Existen diferencias entre la producción de CaCO₃ durante la época de secas de 2014 y la de 2015?

OBJETIVOS

Objetivo General

Determinar la producción biológica de carbonato de calcio, la diversidad de grupos taxonómicos y el porcentaje de cobertura de los calcificadores secundarios en tres ecosistemas del Pacífico este.

Objetivos Particulares

- **1.** Caracterizar las aguas del área de estudio mediante mediciones periódicas de pH, alcalinidad total, temperatura, luz y salinidad.
- 2. Calcular los parámetros relacionados con el sistema del CO_2 (p CO_2 , ΩCa y ΩAr) en el área de estudio.
- **3.** Determinar la producción de CaCO₃ en diferentes hábitats y microhábitats, épocas climáticas y con diferente tiempo de exposición (6 y 12 meses).
- **4.** Determinar el porcentaje de cobertura de los diferentes grupos taxonómicos de calcificadores secundarios en los diferentes hábitats y microhábitats, épocas climáticas y con diferente tiempo de exposición (6 y 12 meses).

ÁREA DE ESTUDIO

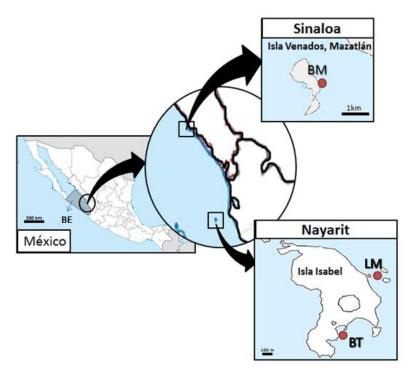


Fig. 1 Ubicación de los sitios de muestreo en Sinaloa: BM (Bahía Mazatlán) y Nayarit: BT (Bahía Tiburón) y LM (Las Monas), México. BE corresponde a la "boca exterior" del Golfo de California.

Descripción de área de estudio

El área de estudio abarca la zona costera del Océano Pacífico este, a la altura de los estados de Sinaloa y Nayarit. Se seleccionaron tres sitios: dos en Isla Isabel, ubicada en el municipio de Santiago Ixcuintla (Nayarit), y uno en Bahía Mazatlán (Isla Venados) en el estado de Sinaloa (Tabla 1).

En los tres sitios se presentan dos temporalidades muy definidas: temporada de lluvias (Junio-Noviembre) y temporada de secas (Diciembre-Mayo).

Los tres sitios se encuentran en la boca exterior del Golfo de California, descrito por Lavín y Marinone en 2003, dentro del triángulo formado entre El Dorado (Sinaloa), Cabo San

Lucas (BCS) y Cabo Corrientes (Jalisco). La boca exterior o "entrance zone" está continuamente en comunicación con el Pacífico Este y se crea una zona de mezcla, resultado de tres masas de agua superficiales (150-200m de profundidad): agua superficial tropical, agua superficial de la corriente de California (CC) y agua superficial del Golfo de California (CGC) (Fig. 1) (Lavín et al. 2006, 2009).

El Golfo de California es un mar marginal del océano Pacífico con alta productividad primaria (Álvarez-Borrego 2007 y Lara-Lara 1991). En el área de estudio (costa oriental), los vientos del noroeste generan surgencias en temporada de invierno (diciembre-mayo) y los vientos del sureste generan surgencias en la costa de la península de Baja California en verano (julio-octubre), siendo junio y noviembre periodos de transición (Roden 1964).

Tabla 1 Descripción de los sitios.

Sitio	Sitio	Región	Profundidad	Sustrato	Hábitat	Tasa de sedimentación/ Re-suspensión (kg·m ⁻² ·día ⁻¹)
LM	Las Monas	Isla Isabel	4-6 m	Mixto	Matriz coralina	.25*
ВТ	Bahía Tiburón	Isla Isabel	5-7 m	Coralino	Rocoso con comunidades coralinas	.24**
вм	Bahía Mazatlán	Mazatlán	4-5 m	Rocoso	Rocoso/arenoso	1.04-1.55***

^{*}Los datos de sedimentación en LM se obtuvieron de Ávila y Carballo 2009 (Mar-2007).

Isla Isabel

La Isla Isabel fue decretada Parque Nacional en 1980 y como Área Natural Protegida desde el año 2000, en ella se realizan actividades de investigación científica y recreación (CONANP 2005). Esta isla es de origen volcánico que se relaciona con los esfuerzos compresivos del borde de la placa Pacífico con la de América del Norte (Bocco 1997). La

^{**}Los datos de sedimentación en BT se obtuvieron de Bautista-Guerrero 2010 (2007-2008).

^{***}Los datos de tasas de sedimentación en BM se obtuvieron de Nava 2004.

superficie total es de 82.16 ha y está ubicada frente a las costas del estado de Nayarit (21° 52′ 30″ N y 105° 54′ 54″ O), a 28 km del continente, a la altura de las comunidades denominadas "El Colorado" y "La laguna de Mexcaltitán", y a 61.5 km de SW de las Islas Marías. Los principales poblados que tienen una influencia sobre el parque por la actividad pesquera son San Blas, a 70.3 km y Boca de Camichín a 35 km, ambos pertenecientes al estado de Nayarit y ubicados al SE de la isla, así como Teacapán, en el estado de Sinaloa, a

72 km al NE (CONANP 2005).

En esta región el clima es subhúmedo con lluvias en verano y sequías en invierno, con menos del 5% de lluvia invernal. La temporada de lluvias se inicia regularmente durante el mes de junio con 225 mm y termina en el mes de octubre con 150 mm, con precipitaciones esporádicas en el mes de enero. El mes más lluvioso es agosto y también corresponde al inicio de la temporada de huracanes, la cual se extiende hasta octubre y principios de noviembre. La temporada más seca del año queda comprendida entre los meses de marzo y mayo (CONANP 2005). El promedio anual de lluvia en la región es de 1429.6 mm. El mes más frío es enero, con una temperatura media mensual de 22.6°C y el más caliente corresponde a septiembre con 30.3°C (CONANP 2005). La temperatura atmosférica media anual es de 22.5°C (SEMAR, 1988). La temperatura del agua del mar alcanza los 31.7 °C durante el verano, y baja hasta 21.2°C durante el invierno con una temperatura media anual de 28.7 °C. Las mareas son mixtas y semi-diurnas con una pleamar media de 0.98 m y una bajamar media de 0.04 m. La media anual de salinidad superficial es de 34.54 UPS (SEMAR, 1988). Presentándose diferencias entre las estaciones de muestreo. La zona suroeste de la isla (rumbo a las Islas Marías) presenta salinidades verticalmente homogéneas entre 35 y 36‰, manifestando un carácter típicamente marino aislado de la influencia hidrológica continental, mientras que las zonas norte y noreste de la isla manifiestan un carácter marino con una influencia continental baja, con salinidades entre 33 y 35‰ (CONANP 2005).

En esta isla se ubicaron dos sitios:

Sitio 1: Bahía Tiburón (BT)

Se ubica en la parte sur de la Isla Isabel, es una bahía semi-cerrada conocida con el nombre de "Bahía Tiburoneros", llamada así por ser el lugar de desembarco de los pescadores, está formada principalmente por trozos de coral de diverso grosor y arena de tamaño mediano (Conanp 2005).

Sitio 2: Las Monas (LM)

Hacia el este de isla Isabel, se encuentran tres fragmentos rocosos que sobresalen del lecho marino; dos de ellos conocidos como Las Monas, que están rodeadas por fondos mixtos como rocas, arenas y formaciones coralinas dispersas (Conanp 2005).

Bahía de Mazatlán

El Clima del área es tropical y subtropical de tipo cálido subhúmedo. Las mayores precipitaciones se presentan durante el mes de septiembre. El periodo de lluvias va de verano a otoño con un promedio anual de 97.4 mm, con un marcado incremento de junio a octubre (CONAGUA). La zona es afectada por tormentas tropicales y huracanes provenientes del Pacífico noroeste, generalmente de julio a octubre (Secretaría de Marina, 1974).

La temperatura media anual del aire es de 24°C, siendo de julio a septiembre los meses más cálidos, con un promedio de 28°C. La humedad relativa media anual es de 76% siendo el mes de septiembre el que alcanza mayor humedad (79%). El promedio anual de la presión atmosférica es de 1004.7 mb. La temperatura media anual del agua de mar superficial en la bahía de Mazatlán es de 25 °C y la salinidad promedio anual es de 35 UPS (Calendario Gráfico de Mareas, 1988). Asimismo, el régimen de mareas queda comprendido en el intervalo (0.25, 1.5) que corresponde al tipo mixto semidiurno (Pond y Pickard, 1983); es decir generalmente se dan dos pleamares y dos bajamares.

En la Bahía de Mazatlán se seleccionó un sitio de muestreo.

Sitio 3: Bahía Mazatlán (BM)

El sitio está en la isla Venados, ubicada en las coordenadas 23° 13′ 49″ de latitud norte y 106° 27′ 43″ de longitud oeste. El sustrato es rocoso o rocoso con parches arenosos hasta los 5-6 m de profundidad. Por debajo de esta profundidad, el hábitat es principalmente arenoso con afloramientos rocosos pequeños y escasos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Objetivo 1. Caracterización ambiental de las zonas de estudio.

Para la caracterización ambiental de las zonas donde se llevó a cabo el estudio, se registró el pH, la temperatura, la salinidad, la luz y la alcalinidad cada 2 meses (2 días consecutivos).

<u>Temperatura del agua</u>: Para medir la temperatura se utilizaron sensores HOBO Water Temperature Pro v2 Data Logger-U22-001 instalados en Las Monas, Bahía Tiburón y Bahía Mazatlán, programados para registrar la temperatura cada hora, desde enero de 2013 hasta abril de 2016 (Fig. 9).

Además, se obtuvieron datos de temperatura *in situ* los días correspondientes a los muestreos biológicos mediante un sensor multiparamétrico Thermo Scientific Orion STAR serie A con una sonda Thermo Scientific Orion 8107UWMMD ROSS. Las mediciones de temperatura *in situ* se registraron 2 días cada 2 meses desde agosto de 2013 hasta noviembre de 2015 (la mayoría de los registros se hicieron alrededor de las 12:00 p.m.).

<u>Luz</u>: Para medir la intensidad de la luz se colocaron 4 sensores tipo HOBO Pendant Temperature/Light Data Logger 64K - UA-002-64 en cada una de las caras de la superficie experimental: superficies expuestas (A1 y B2), y superficies crípticas (A2 y B1) (Fig. 2). Se programaron para registrar la cantidad de luz (lux) cada hora durante 1 día (de 06:00 a 20:00) cada dos meses. Para los datos de luz promedio por sitio por microhábitat, se promediaron todos los registros obtenidos desde diciembre de 2013 hasta mayo de 2016. En BM se tienen registros de luz a partir de abril de 2015.



Fig. 2 Registro de luz en diferentes microhábitats mediante HOBO Pendant en las superficies experimentales.

<u>pH:</u> El pH se midió mediante la sonda Thermo Scientific Orion 8107UWMMD ROSS, la cual determina variaciones de pH en la escala de milésimas. Antes de cada medición se calibraron los sensores utilizando buffers de Thermo Scientific Electrode Rinse Solution con estándares NIST. Las mediciones de pH se registraron 2 días cada 2 meses desde agosto de 2013 hasta noviembre de 2015 (la mayoría de los registros se hicieron alrededor de las 12:00 p.m.).

<u>Salinidad</u>: La salinidad se midió *in situ* con la sonda multiparamétrica marca YSI Professional Series. Modelo Pro 30. Las mediciones de salinidad se registraron 2 días cada 2 meses desde agosto de 2013 hasta noviembre de 2015 (la mayoría de los registros se hicieron alrededor de las 12:00 pm).

Alcalinidad total (A_T): Para determinar la alcalinidad del agua de mar se usó el método de Strikland y Parsons (1972), Rosales-Hoz (1980) y Grasshoff *et al.* (1983), el cual en esencia consiste en acidificar una muestra de 100 ml de agua de mar hasta un pH dentro del intervalo de 2.8 a 4.0 según el coeficiente de variación de H^+ con respecto a la salinidad calculado por Anderson y Robbins (1946).

En cada sitio de muestreo se extrajeron tres réplicas de 1 L, las cuales fueron inmediatamente trasladadas al laboratorio, donde se dejaron enfriar a una temperatura entre 20 y 25 °C. A continuación se midió la salinidad con la sonda multiparamétrica marca YSI Professional Serie, modelo Pro 30, pH (pH₁) y temperatura.

De cada una de las tres réplicas de 1 L, se obtuvieron 5 muestras de 100 ml, y a cada una se le agregaron 25 ml de ácido clorhídrico al 0.01N. El volumen del agua y el HCl se midió con un dosificador Dispensette III Easy Calibration Brand de 10 ml. Posteriormente el agua y HCl se pesaron en una balanza Ohaus Adventurer modelo AR-3130 para obtener mayor precisión. Después, se registró de nuevo el pH (pH₂) y la alcalinidad se calculó a partir de la diferencia entre la cantidad de ácido añadido y el exceso de ácido presente según la fórmula:

$$A_T = [(1000 \times V_{HCl} \times N)/x] - [1000 (x + V_{HCl})/x] 10^{-pH}/f_{H^+}$$

Donde:

A_T = Alcalinidad Total

10-pH = Antilogaritmo de pH

f_{H+}= Coeficiente de variación.

x = 100 ml de agua

N=0.01

V_{HCI} = Volumen de HCl = 25 ml

Tenemos que:

$$A_T = [2.5] - [(1250) \times Antilog pH]/f_{H^+}$$
*El resultado se expresa en **µmol/L**

En el laboratorio, la salinidad se midió con la sonda multiparamétrica marca YSI Professional Series, modelo Pro 30, calibrada con la solucion YSI 3169 Conductivity Calibrator (50, 000 microsiemens/cm +/- 1% at 25°C). El pH y la temperatura se midieron con el sensor multiparamétrico Thermo Scientific Orion STAR serie A con una sonda Thermo Scientific Orion 8107UWMMD ROSS para determinar la alcalinidad en condiciones de temperatura de 20 a 25°C.

Las mediciones de alcalinidad se llevaron a cabo 2 días consecutivos cada 2 meses, desde agosto de 2013 hasta noviembre de 2015 (las muestras de agua se tomaron alrededor de las 12:00 pm).

Objetivo 2. Calcular parámetros del sistema del CO₂.

Variables relacionadas con el sistema CO_2 : Para calcular la presión parcial (pCO₂), la saturación de calcita (Ω Ca) y aragonita (Ω Ar) se utilizó el programa CO_2 System Calculations (1998), el cual utiliza dos de cuatro parámetros medibles del sistema CO_2 ; Alcalinidad Total (TA), CO_2 Total Inorgánico (TCO₂), pH y ya sea la fugacidad (fCO₂) ó la presión parcial (pCO₂). Combinando cualquier par de variables se puede resolver todo el sistema del CO_2 (Park 1969). En el presente estudio, las variables que se utilizaron fueron la alcalinidad y el pH, con las constantes de equilibrio (K) recomendadas por Dickson *et al.* (2007).

Las mediciones de pH y alcalinidad se registraron 2 días cada 2 meses desde agosto de 2013 hasta noviembre de 2015 (la mayoría de los registros de pH *in situ* se hicieron alrededor de las 12:00 p.m.).

Objetivo 3. Determinar la producción de carbonato.

<u>Diseño experimental</u>: Para cuantificar el CaCO₃ producido por los organismos calcificadores secundarios se siguió la metodología propuesta por la NOAA en su programa de monitoreo en arrecifes del Océano Pacífico denominado Pacific RAMP ("Pacific Reef Assessment and Monitoring Program") (Prince *et al.* 2012; Oliver *et al.* 2015). Para ello, se usaron unidades experimentales de acreción (UEA), que consisten en dos cuadrados de PVC de 10 cm x 10 cm, los cuales se insertan en una varilla de acero que se ancla al sustrato (Fig. 3 (1). Los dos cuadrados de PVC se disponen separados 1 cm entre sí (Fig. 3 (4.1)), de tal manera que conforma una unidad con cuatro microhábitats diferentes, dos iluminados y dos menos iluminados (Fig. 4).

A1 = mayor exposición a luz, sedimentación, depredación y oleaje.

A2 = poca exposición a la luz, depredación y oleaje (exento de sedimentación).

B1 = poca exposición a la luz, depredación, oleaje y sedimentación.

B2 = moderada exposición a la luz, depredación y oleaje (exento de sedimentación).

Se colocaron 15 unidades por sitio, con el fin de asegurar 10 réplicas por sitio al final de cada muestreo, y los excedentes se guardaron en alcohol al 96% para la identificación taxonómica, de tal manera que al final del estudio se analizaron 480 superficies: 10 placas x 4 muestreos (3 de 6 meses y 1 periodo de 12 meses) x 3 sitios (LM, BT, BM) y x 4 microhábitats (A1, A2, B1 y B2).

El estudio abarcó desde diciembre de 2013 hasta junio de 2015, e incluyó dos periodos de secas y uno de lluvia:

Secas 2014 = Desde diciembre de 2013 hasta mayo 2014.

Secas 2015 = Desde noviembre de 2014 hasta junio 2015.

Lluvias 2014 = Desde mayo de 2014 hasta noviembre de 2014.

La variación temporal se analizó siguiendo el siguiente esquema:

I = Semestral, desde diciembre de 2013 hasta mayo 2014 (secas 2014).

II = Semestral, desde mayo de 2014 hasta noviembre de 2014 (Iluvias).

III = Semestral, desde noviembre de 2014 hasta junio 2015 (secas 2015).

IV = Anual, desde diciembre de 2013 hasta noviembre de 2014.

Promedio (I y II)= promedio de los periodos de muestreo I y II.

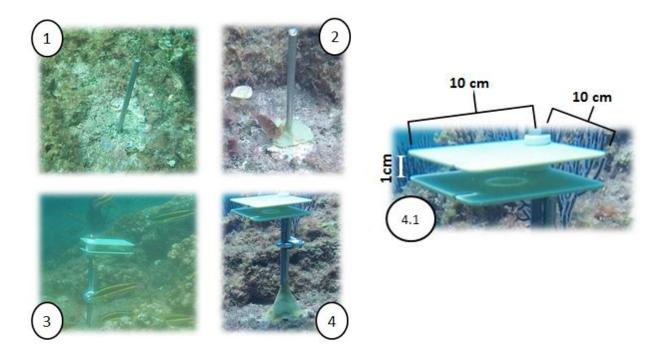


Fig. 3 Proceso de Instalación de Superficies experimentales en el sustrato.

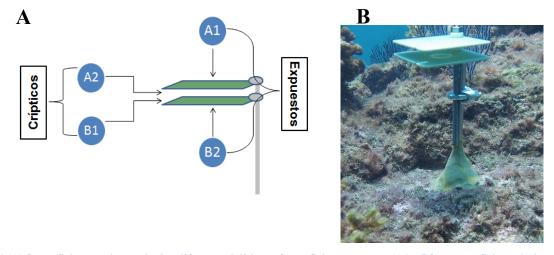


Fig. 4 (A) Superficie experimental y los diferentes hábitats. Superficies expuestas (A1 y B2) y superficies crípticas (A2 y B1); (B) Unidad Experimental de Acreción (UEA).

Instalación de UEA.

- 1. Para la instalación de las UEA, en primer lugar, se clavó sobre el sustrato una varilla de acero de 20 cm (Fig. 3 (1)), la cual se aseguró con una resina compuesta marca PRO-LINE 4545 Splash Zone Yellow mezclado con PRO-LINE 4545 Splash Zone Black (Fig. 3 (2)), la cual una vez realizada la mezcla se endureció en pocos minutos, estabilizando la unidad experimental.
- 2. Posteriormente, se tomó una varilla con rosca de 15 cm y en ella se colocó una tuerca de ½ ", un separador de PVC, una superficie de PVC de 10 x 10 cm, un separador de PVC, una superficie de PVC, un separador de PVC y una tuerca de ½ " (véase figura 5).
- **3.** Posteriormente se agregó la Unidad Experimental de Acreción a la varilla del sustrato y se ajustó con un grillete de metal y una llave de ½ "(Fig. 3).
- **4.** Finalmente se colocó una etiqueta de lona ajustada con una brida, que a su vez ajusta las dos varillas (véase fig. 4 (B)).

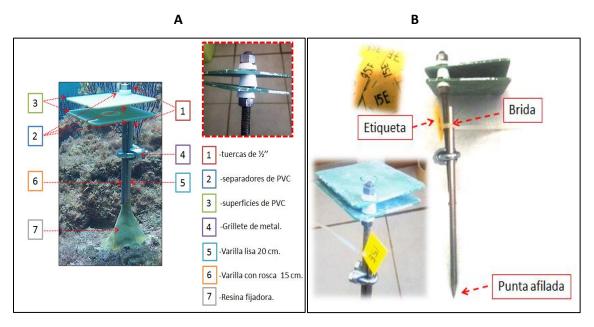


Fig. 5 Unidad Experimental de Acreción (UEA). Composición y orden de instalación del material.

Una vez que pasó el tiempo determinado se procede a colectar las UEA (Fig. 6). Se aflojó el grillete de metal con una llave de ½" y la brida con una navaja de la varilla adherida al sustrato (la cual se dejó instalada) y se extrajo para posteriormente colocar una nueva UEA.



Fig. 6 Unidades Experimentales de Acreción (UEA) al momento de ser instaladas y al momento de ser colectadas.

Procesamiento de muestras para determinar la producción de carbonato.

Para determinar la producción de carbonato (tasas de calcificación) se llevó a cabo el siguiente procedimiento:



Fig. 7 Metodología para determinar las tasas de calcificación.

- Una vez desprendidas de su punto de anclaje se enjuagaron in situ para eliminar todo el sedimento posible, y se trasladaron sumergidas en agua de mar al laboratorio donde se enjuagaron con agua destilada.
- 2. A continuación se colocaron en recipientes *tupperware* y se sumergieron completamente en cloro comercial "cloralex" durante 24 horas. El cloro "cloralex" tiene una concentración de 5.4% (Cárdenas *et al.* 2012) y se diluyó al 2.7% (1:1 cloro:agua).
- **3.** Pasadas las 24 horas y una vez removida la materia orgánica, se enjuagaron nuevamente con agua destilada, y se pusieron a secar al aire libre. Los restos de organismos blandos más resistentes, como las túnicas de algunos tunicados, que no desaparecieron con el tratamiento del cloro fueron removidos cuidadosamente sin remover organismos calcáreos.
- **4.** Una vez seca la placa, se rasparon cuidadosamente para obtener todo el carbonato el cual se colocó en una bolsa ziploc con su respectiva etiqueta.

- **5.** Las bolsas ziploc se colocaron abiertas en la estufa a ~30°C durante ~24 horas para eliminar la humedad que pudiera guardar cada una de las muestras.
- **6.** Se pesaron cada una de las muestras en la balanza de precisión y la cantidad en gramos se registró en la bitácora.

Las tasas de calcificación se obtuvieron con la siguiente fórmula:

$$Tasa\ de\ Calcificaci\'on = \frac{\left(\frac{Peso\ total\ (g.)}{\#\ d\'as\ de\ exposici\'on}\right)}{0.01\ m^2}$$

Dónde:

Peso total = cantidad carbonato en gramos obtenidas del raspado de esqueletos calcáreos de cada muestra.

Días de exposición = número de días que estuvieron expuestas las muestras en el medio acuático.

 $\mathbf{m^2}$ = es la superficie de las placas y es para expresar la tasa de calcificación en $\mathbf{m^2}$.

Análisis de datos (de los tres sitios: LM, BT y BM)

Para el análisis de los datos se realizaron análisis de varianza en relación a las

siguientes variables:

ANOVA de una vía para determinar si había diferencias en las tasas de

calcificación entre sitios (LM, BT y BM), entre microhábitats (A1, A2, B1y

B2), entre periodos de muestreo (I, II, III y IV) y entre épocas climáticas

(Iluvias y secas).

Análisis 1:

Factor 1: Sitio (3 niveles).

Análisis 2:

Factor 1: microhábitats (4 niveles).

Análisis 3:

Factor 1: Periodos de muestreo (4 niveles).

Análisis 4:

Factor 1: época climática (2 niveles).

> ANOVA multifactorial para determinar las diferencias de tasas de

calcificación entre microhábitats y grados de exposición.

Análisis 5:

Factor 1: Sitio (3 niveles).

38

Factor 2: microhábitats (4 niveles).

Análisis 6:

Factor 1: Sitio (3 niveles).

Factor 2: Grados de exposición (2 niveles).

ANOVA multifactorial para determinar las diferencias de tasas de calcificación entre periodos de tiempo (I, II, III y IV) y épocas climáticas

(Iluvias y secas).

Análisis 7:

Factor 1: Sitio (3 niveles).

Factor 2: Periodos (4 niveles).

Análisis 8:

Factor 1: Sitio (3 niveles).

Factor 2: época climática (2 niveles).

Se realizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov (d=0.2687, p<0.01; Lilliefors p<0.01)

en el programa Statistica y los datos no fueron normales. Posteriormente se

transformaron (logaritmo natural) y fueron normales (d=0.04304 p>0.2; Lilliefors p<0.05).

También se probó la homogeneidad de varianzas mediante la prueba C de Cochran (Krebs

1989). Cuando se determinaban diferencias en los análisis de varianza, se realizó una

prueba post hoc Newman-Keuls para determinar los contrastes significativos entre las

varianzas.

39

Objetivo 4. Determinar el porcentaje de cobertura.

Una vez que las UEA´s son recolectadas, se fotografían antes y después de ser sumergidas en cloro. Posteriormente, las imágenes de las superficies tratadas en cloro se analizan con el software CPCe (Coral Point Count with Excel extensions) para determinar el porcentaje de área ocupada (cobertura) por los diferentes grupos taxonómicos, calcular el porcentaje de cobertura de los calcificadores. Los datos de cada superficie (sitio, fecha, microhábitat, periodo, código de especie morfológica, etc.) se registraron en una base de datos de Microsoft Excel para realizar las gráficas de cobertura por calcificadores secundarios.

El porcentaje de cobertura se calculó con 2 UEA's de cada variación (antes descritas), con un total de 96 fotografías: 2 placas x 4 muestreos (3 de 6 meses y 1 periodo de 12 meses) x 3 sitios (LM, BT, BM) y x 4 microhábitats (A1, A2, B1 y B2).

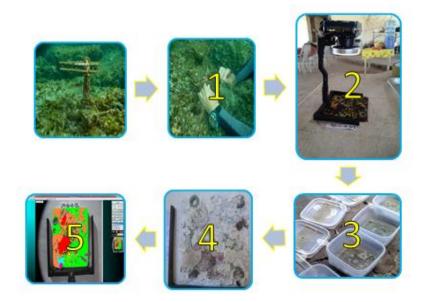


Fig. 8 Metodología para determinar porcentaje de cobertura de grupos taxonómicos.

Estructura de los grupos morfo-funcionales de la comunidad de calcificadores.

La estructura de las comunidades también fue analizada por medio de métodos multivariantes mediante el programa Primer 6. Se utilizó el análisis de clasificación jerarquizada, el análisis de ordenación nMDS (Non-Metric Multi-Dimensional Scaling) y el análisis ANOSIM (Kruscal y Wish 1978).

Análisis de clasificación jerarquizada

La matriz para el análisis de clasificación jerarquizada se generó a partir de los datos de cobertura de cada unidad de acreción, con una transformación previa por raíz cuadrada (Warwick y Clarke 1991) a la cual se le aplicó el índice de Bray-Curtis (Bray y Curtis 1957), el cual no considera las dobles ausencias. Posteriormente, se determinaron los grupos taxonómicos que más contribuyeron a la separación de los diferentes grupos representados en el dendrograma mediante el análisis SIMPER (Similarity Percentage) (Warwick *et al.* 1990, Clarke y Ainsworth 1993).

RESULTADOS

Caracterización ambiental de las zonas de estudio.

La temperatura varió desde 16.4 °C en BM (mar-2013) hasta 33 °C en BT y BM (ago-2015). Los máximos fueron similares en los tres sitios, pero los mínimos son más bajos en BM. El resto de las variables mostraron diferencias, sobre todo entre los ambientes coralinos (LM y BT) frente al no coralino (BM). De forma específica, la temperatura siguió una variación estacional característica con valores máximos en la época de Iluvias (julio y agosto) y mínimos en la época de secas (marzo, mayo). Los valores máximos y mínimos en los tres sitios son más altos en los años 2014 y 2015 que en el 2013 (en LM se tiene registro a partir del 2014) (Fig. 9).

Los registros de pH muestran que los sitios coralinos se caracterizan por tener aguas más alcalinas que BM. Lo cual se ve reflejado en los promedios anuales, que van desde 8.17 hasta 8.28 en los sitios coralinos y, desde 8.10 hasta 8.14 en BM. El valor puntual más bajo fue de 7.90, registrado en agosto de 2013 en BM, y el más alto fue de 8.49, detectado en julio de 2014 en LM. En los tres sitios, el menor promedio anual del pH fue en 2015 (Tabla 2).

Los promedios anuales de salinidad y de alcalinidad total (AT) fueron de menos a más de 2013 a 2015 en los tres sitios (en BT de 2195 a 2274 µmol·kg⁻¹, en LM de 2206 a 2297 µmol·kg⁻¹ y en BM de 2233 a 2263 µmol·kg⁻¹). Los promedios de Alcalinidad oscilaron desde 2154 µmol·kg⁻¹ en LM (oct-13) hasta 2323 µmol·kg⁻¹ en BM (feb-2015). En BM los promedios anuales de salinidad y AT fueron más estables; en BT los promedios anuales de salinidad oscilaron desde 33.1 en 2013 hasta 34.8 en 2015 mientras que en BM oscilaron de 34.4 a 34.6 (Tabla 2).

Respecto a la incidencia de luz, en general, el promedio que reciben las superficies experimentales es mayor en LM, seguido de BT y BM (Tabla 2). Mientras que el microhábitat que recibe más luz es el A1, después el B2, seguido de los dos microhábitats crípticos A2 y B1 (Fig. 10).

Tabla 2 Promedios anuales de los parámetros ambientales por sitio

		LM			ВТ			вм		
		Prom	Max	Min	Prom	Max	Min	Prom	Max	Min
	2013	/	/	/	27.6	31.6	21	26.2	31.6	16.4
Temperatura (°C)	2014	28.4	32.3	23.4	27.8	32.5	23.7	27.2	32.2	20.9
	2015	28.5	32.8	23.9	28.2	33.0	20.9	26.8	32.9	19.2
								1		
		Prom	D	E	Prom	S	D	Prom	D	E
	2013	8.20	0.04		8.22	0.0	03	8.14	0.:	15
рН	2014	8.25	0.12		8.28	0.13		8.14	0.07	
	2015	8.18	0.08		8.17	0.12		8.10	0.09	
	2013	2206	33.8		2195	36.3		2233	19.2	
AT (μmol·kg ⁻¹)	2014	2227	43	3.5	2212	48.0		2240	42.6	
	2015	2297	15	5.8	2274	38.6		2263	57.5	
				,				1		
	2013	400	23.9		376	63.8		449	124.7	
pCO² (μatm)	2014	389	90.4		357	73.1		529	95.7	
	2015	498	62.8		542	98	.7	597	182.0	
	2013	5.2	0	.5	5.6	1.	2	5.0	0.6	
ΩCa	2014	5.7	1.2		5.9	0.9		4.5	0.	.6
	2015	4.6	0.3		4.5	0.4		4.1	0.7	
	2013	3.5	0.3		3.7	0.9		3.3	0.	.4
ΩAr	2014	3.8	0	0.8		0.6		3.0	0.5	
	2015	3.0	0.2		3.0	0.3		2.7	2.7 0.4	
				,				1		
	2013	33.3	0.8		33.1	0.5		34.4	0.	.6
Salinidad	2014	33.9	0.7		33.8	0.7		34.6	0.5	
	2015	34.7	0.2		34.8	0.2		34.6	0.6	
	2013	6679	,	/	/	/	′	/	/	/
Luz (lux)*	2014	11620	49	75	8497	32	14	/	/	/
	2015	9545	35	30	12543	17	03	8049	34	49

^{*}Luz=microhábitat A1. Prom = promedio, Max = máximo, Min = mínimo y DE = desviación estándar.

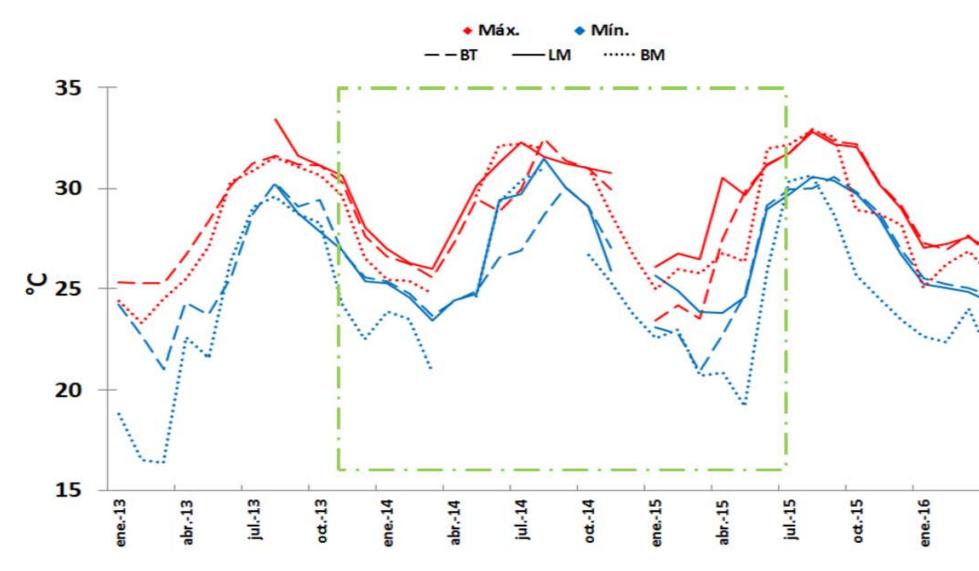


Fig. 9 Máximos y mínimos mensuales de temperatura (2013-2015) en los 3 sitios de muestreo: BM = Bahía Mazatlán, LM = Las Monas y BT = Bahía Tiburón. El rectángulo verde representa el periodo muestreo biológico.

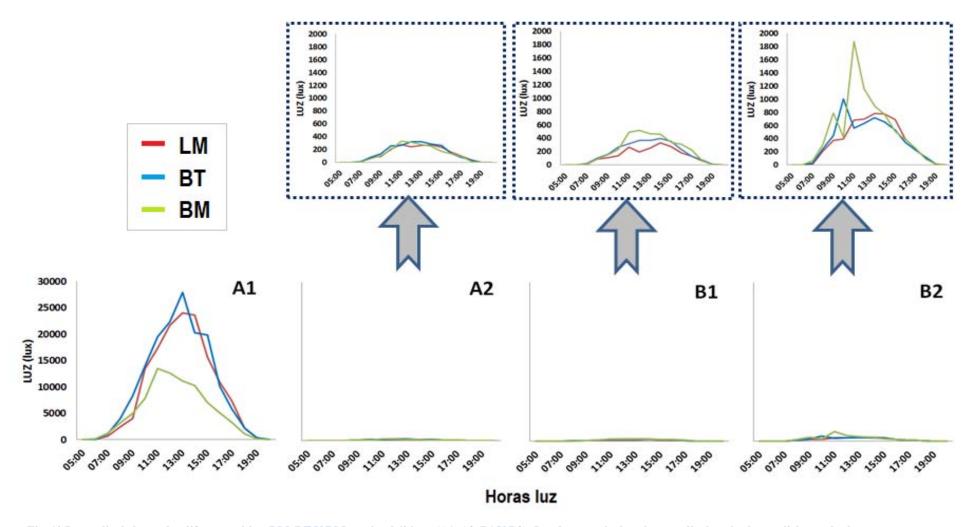


Fig. 10 Promedio de luz en los diferentes sitios (LM, BT Y BM) y microhábitats (A1, A2, B1 Y B2). Los datos equivalen al promedio de todas las mediciones, desde diciembre de 2013 hasta mayo de 2016.

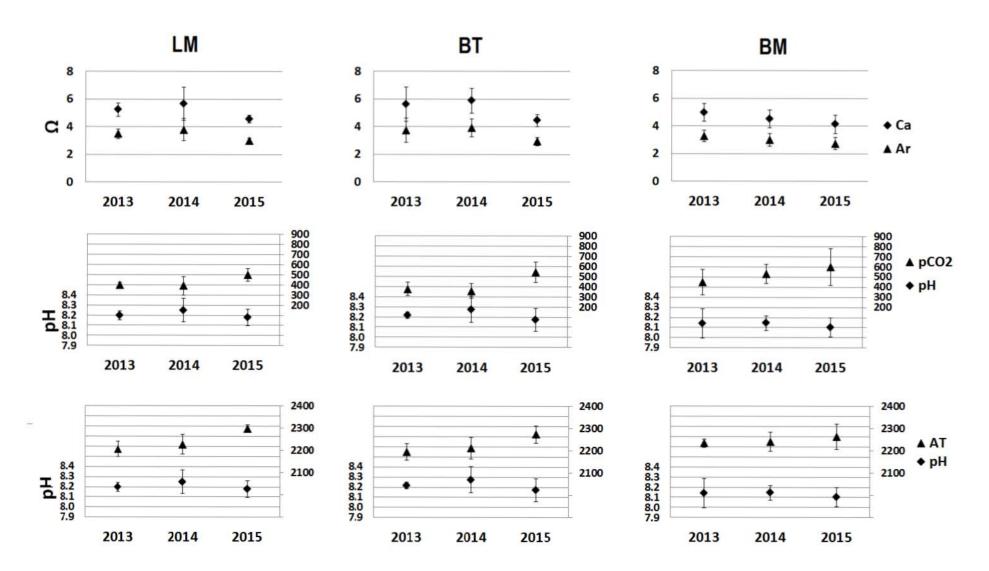


Fig. 11 Promedio por años en cada sitio de parámetros ambientales relacionados con el sistema de CO₂, desde agosto de 2013 hasta noviembre de 2015. La pCO₂ es en µatm y la alcalinidad total (AT) es en µmol·kg⁻¹.

Los promedios anuales y los cálculos puntuales de p CO_2 generalmente fueron mayores en BM seguido de LM y BT (Tabla 2). En BM hubo mayor variación en todos los muestreos (de 311 a 846 μ atm). La p CO_2 osciló de forma muy similar en los tres sitios, registrándose en jun-15 la máxima p CO_2 (846, 638 y 569 μ atm en BM, BT y LM, respectivamente). Las mínimas fueron 311, 316 y 262 μ atm en BM, BT y LM, en Dic-13, Sep-14, y Jul-14, respectivamente.

Los promedios anuales de saturación de carbonatos (Ω) fueron habitualmente mayores en BT, LM y BM (Tabla 2). Con promedios anuales de saturación de calcita (Ω Ca) de 4.5 a 5.9 en BT, de 4.6 a 5.7 en LM y de 4.1 a 5.0 en BM. Mientras que los promedios anuales de saturación de aragonita (Ω Ar) se calcularon de 3.0 a 3.9 en BT, de 3.0 a 3.8 en LM y de 2.7 a 3.3 en BM.

Se puede observar claramente que existe un mayor grado de saturación (Ω) de calcita en comparación a la aragonita (Fig. 11), y la oscilación es muy similar en los 3 sitios de muestreo, pero a diferente escala. El máximo grado de saturación de calcita (Ω Ca_{MAX}), se registró en jul-14, sep-14 y dic-13, con 7.4, 6.8 y 5.7 en LM, BT y BM, respectivamente. En el mismo orden y mismas fechas, el máximo grado de saturación de aragonita (Ω Ar_{MAX}) con valores de 5.0, 4.6 y 3.8. Por otro lado, el mínimo de calcita (Ω Ca_{MIN}) se registró en abr-15 para LM y BT con 4.3 y 4.1, en jun-15 para BM con 3.4; el mínimo de aragonita (Ω Ar_{MIN}) se registró en los mismos meses antes mencionados con valores de 2.9, 2.7 y 2.3 en LM, BT y BM respectivamente.

Tabla 3 Temperatura promedio (°C) en los diferentes periodos de muestreo de 6 y de 12 meses. El sombreado gris corresponde al periodo de secas donde se detectó el fenómeno "La Mancha" (2014), el sombreado azul al periodo de secas donde se detectó "El Niño" (2015).

				Temperatura (°C)					
Sitio	Periodo	Inicio	Fin	Prom	Máx	Min			
	LM6(I)	11-dic-13	22-may-14	25.85	29.12	23.40			
LM	LM6(II)	22-may-14	24-nov-14	30.07	32.30	27.41			
LIVI	LM12(I)	11-dic-13	24-nov-14	27.75	32.30	23.40			
	LM6(III)	24-nov-14	14-jun-15	26.54	30.80	23.86			
	BT6(I)	11-dic-13	22-may-14	25.79	29.49	23.67			
ВТ	BT6(II)	22-may-14	25-nov-14	29.38	32.51	24.92			
ы	BT12(I)	11-dic-13	25-nov-14	27.71	32.51	23.67			
		25-nov-14	10-jun-15	24.96	30.56	20.94			
	BM6(I)	02-dic-13	28-may-14	24.84	29.39	20.94			
ВМ	BM6(II)	28-may-14	01-dic-14	30.22	32.23	25.36			
DIVI	BM12(I)	02-dic-13	01-dic-14	27.12	32.23	20.94			
	BM6(III)	01-dic-14	23-jun-15	24.35	31.47	19.20			

Calcificación

Tasas de calcificación

Se calcularon las tasas de calcificación para cada hábitat (LM, BT y BM), microhábitats (A1, A2, B1 y B2), épocas (secas y lluvias), periodos de muestreo (I, II, III y IV) y algunos promedios generales como el promedio de sitios coralinos (LM y BT), el promedio de las época de secas (I=2014 y III=2015), el promedio de los primeros dos muestreos semestrales (I y II) que coinciden con el periodo anual (IV) y el promedio total, que es el promedio total de cada variación (tratamiento).

La tasa de calcificación promedio total (todos los periodos de muestreo, todos los hábitats y microhábitats) fue de 2.56 ± 4.14 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$, y varió desde 0.53 ± 0.33 en BT hasta 10.88 ± 8.87 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$ en BM. Los tres sitios resultaron significativamente diferentes, siendo mayores las tasas de calcificación de BM, LM y BT respectivamente (ANOVA $F_{2,461}$ =25.563; p<0.005) (Tabla 4).

Las tasas de calcificación fueron mayores en B2 (5.02 ± 6.80 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) y B1 (2.06 ± 2.09 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) que en los microhábitats A2 (1.70 ± 2.01 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) y A1 (1.45 ± 2.44 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹). El microhábitat B2 (5.02 ± 6.80 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) es mayor que el B1 (2.06 ± 2.09 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) (ANOVA $F_{3,460}$ =32.237; p<0.005) (Tabla 4). Con respecto a las épocas climáticas fue mayor en época de secas (3.35 ± 5.48 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) que en la de lluvias (1.56 ± 1.64 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) ($F_{1,350}$ =22.390; p<0.0001), oscilando de 2.38 ± 3.17 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹en el primer periodo de secas en 2014 (I), a 1.56 ± 1.64 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹ en lluvias (II), y de nuevo subió a 4.26 ± 6.87 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹ en el segundo periodo de secas en 2015 (III). No hubo diferencias entre la época de secas de 2014 (I) y la de 2015 (III) ($F_{3,460}$ =8.6932; p=0.27).

Para saber si hubo diferencias respecto al tiempo de exposición de las UEA's, se promedió la tasa de calcificación de dos periodos semestrales (I y II) que coinciden con el periodo anual (IV). El promedio de los muestreos semestrales (I y II) fue de 1.96 ± 2.53 mientras que el anual (IV) fue prácticamente el mismo $(1.99 \pm 1.83 \text{ g CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1})$ (Tabla 4).

Las tasas de calcificación se ven muy influenciadas por BM, porque es donde se registraron las mayores tasas de calcificación (4.7 ± 6.3 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹), especialmente en el microhábitat expuesto B2 donde se encontraron tasas con un promedio de 10.88 ± 8.87 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹, carbonato producido casi en su totalidad por el grupo de los balanos (Fig. 13 y 14). Por lo anterior, además del promedio total, también se analizan por separado el promedio total en los sitios coralinos (LM y BT), donde se registró una tasa de calcificación promedio de 1.43 ± 1.27 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹ (Tabla 4 y Fig. 12).

Tabla 4 Promedios de tasas de calcificación (g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) por calcificadores secundarios.

	LM	DE	ВТ	DE	вм	DE	Promedio Hábitats Coralinos (LM y BT)	DE	Promedio Total	DE
A1 ^E	0.84	0.63	0.53	0.33	3.37	4.10	0.69	0.52	1.45	2.44
A2 ^c	2.18	1.92	0.96	0.56	1.93	2.69	1.58	1.55	1.70	2.01
B1 ^c	2.01	1.03	1.01	0.57	3.10	3.06	1.52	0.97	2.06	2.09
B2 ^E	2.05	1.57	1.80	1.29	10.88	8.87	1.93	1.44	5.02	6.80
Is	1.91	1.43	1.11	1.08	3.94	4.65	1.51	1.32	2.38	3.17
II ^L	2.50	1.90	0.74	0.40	1.44	1.69	1.62	1.63	1.56	1.64
III ^s	1.11	0.68	0.83	0.42	10.84	8.75	0.97	0.58	4.26	6.87
Secas	1.49	1.17	0.96	0.81	7.39	7.78	1.23	1.03	3.35	5.48
Lluvias	2.50	1.90	0.74	0.40	1.44	1.69	1.62	1.63	1.56	1.64
Promedio (I y II)	2.22	1.71	0.92	0.81	2.69	3.70	1.57	1.49	1.96	2.53
Anual (IV)	1.57	1.27	1.76	1.17	2.59	2.50	1.66	1.22	1.99	1.83
Promedio Total	1.77	1.47	1.07	0.90	4.70	6.30	1.43	1.27	2.56	4.14

E = microhábitat expuesto y C = microhábitat críptico. **S**= secas y **L** = lluvias **DE** = desviación estándar. Secas = promedio de I y III. Lluvias=II. El promedio total corresponde al promedio total de todos los datos por variaciones (tratamientos). (**n=10**).

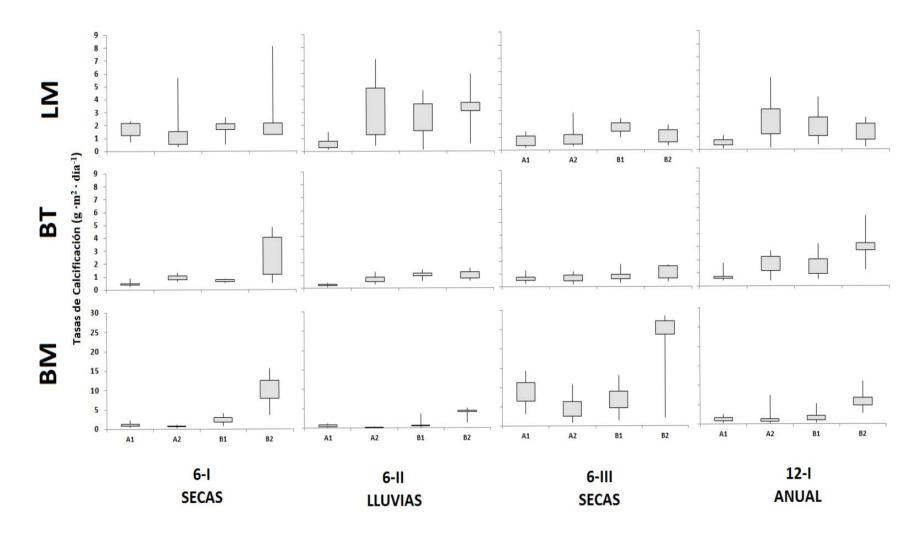


Fig. 12Tasas de calcificación (g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) en diferentes microhábitats (crípticos y expuestos), en los tres periodos de 6 meses (may14: secas, nov14: lluvias y jun15: secas) y en un periodo anual nov13-nov14 (12-I), en los diferentes sitios de muestreo: BM, BT y LM.

En LM se obtuvieron tasas de calcificación promedio de 1.77 ± 1.47 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot d(a^{-1})$, siendo en A1 (0.84 ± 0.63 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot d(a^{-1})$ menor que en A2, B1 y B2 (>2.00 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot d(a^{-1})$) (ANOVA $F_{6,452}$ =13.067; p<0.001). La calcificación fue mayor en lluvias que en secas, con 2.50 ± 1.90 y 1.49 ± 1.17 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot d(a^{-1})$ respectivamente, aunque las diferencias no resultaron significativas. Sin embargo, si se comparan solo los sitios coralinos (sin BM), las diferencias son significativas (ANOVA $F_{1,228}$ =7.5061; p<0.05). También hubo diferencias entre secas I (2014) (1.91 ± 1.43 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot d(a^{-1})$ y secas III (2015) (1.11 ± 0.68 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot d(a^{-1})$ (ANOVA $F_{6,452}$ =23.427; p<0.05). El promedio semestral (2.22 ± 1.71 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot d(a^{-1})$) fue mayor que el anual IV (1.57 ± 1.27 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot d(a^{-1})$) (Tabla 4 y Fig 12).

La tasa de calcificación promedio en BT fue 1.07 ± 0.90 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$, y se encontró que A1 (0.53 ± 0.33 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$) es menor que A2 ($\sim 1.00 \pm 0.60$ g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$), B1 ($\sim 1.00 \pm 0.60$ g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$) y B2 (1.80 ± 1.29 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$) (ANOVA F_6 , 452 = 13.067; p < 0.05). No hubo diferencias significativas entre época de lluvias y secas, ni entre épocas de secas de 2014 y 2015 (I y III). Las tasas de calcificación del periodo anual IV (1.76 ± 1.17 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$) fueron mayores (p < 0.01) que las que se obtuvieron en el periodo semestral II (0.74 ± 0.40 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$) (recolectados al mismo tiempo, pero con diferente tiempo de exposición). El promedio anual IV (1.76 ± 1.17 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$) fue mayor que el promedio semestral I y II (0.92 ± 0.81 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$) (Tabla 4).

El sitio BM se caracterizó por registrar las mayores tasas de calcificación del área de estudio, con un promedio de 4.70 ± 6.30 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$. La calcificación en el microhábitat B2 (10.88 ± 8.87 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$) fue mayor significativamente que en los demás (ANOVA $F_{6,452}$ =13.067; p<0.05). En la época de secas (7.39 ± 7.78 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$) fue mayor que en la época de lluvias (1.44 ± 1.69 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$) (ANOVA $F_{2,346}$ =36.407; p<0.05). Las tasas de calcificación que se obtuvieron en el periodo anual IV (2.59 ± 2.50 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$) fueron mayores significativamente (p<0.001) que las que se obtuvieron en el periodo semestral II (1.44 ± 1.69 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$) (recolectados al mismo tiempo, pero con diferente tiempo de exposición). La temporada de secas III fue mayor que la

temporada de secas I (10.84 ± 8.75 y 3.94 ± 4.65 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) (ANOVA $F_{6,452}$ =23.427; p<0.05) (Tabla 4).

Cobertura

Porcentaje de cobertura

El porcentaje de cobertura promedio total (todos los periodos de muestreo, todos los hábitats y microhábitats) fue de 62.9 (\pm 24.9), y fluctuó desde 48.3 (\pm 27) en BM, hasta 71.4 (\pm 17.4) en BT. Con respecto a los microhábitats la cobertura presentó la siguiente relación: B2 > B1 > A1 > A2 con porcentajes de 82.2 (\pm 13.6), 62.8 (\pm 23.6), 55.5 (\pm 21.8) y 51.1 (\pm 27.3) (Tabla 5).

Tabla 5 Promedio del porcentaje de cobertura (%) por calcificadores secundarios.

	LM	DE	ВТ	DE	вм	DE	Promedio Hábitats Coralinos (LM y BT)	DE	Promedio Total	DE
A1 ^E	44.5	23.3	64.1	20.3	57.9	19.2	54.3	23.4	55.5	21.8
A2 ^c	69.6	16.7	64.6	16.5	19.1	11.3	67.1	16.3	51.1	27.3
B1 ^c	78.8	13.9	69.7	14.6	39.8	21.8	74.2	14.5	62.8	23.6
B2 ^E	83.0	17.8	87.1	6.4	76.4	13.4	85.1	13.1	82.2	13.6
I ^S	80.5	15.7	76.9	14.1	59.1	25.6	78.7	14.5	72.2	20.6
II ^L	68.5	30.3	63.7	20.0	38.5	31.4	66.1	24.9	56.9	29.7
III ^s	65.7	20.6	72.9	14.1	61.2	24.7	69.3	17.5	66.6	20.0
Secas(I y III)	73.1	19.3	74.9	13.8	60.2	24.3	74.0	16.5	69.4	20.3
Lluvias (II)	68.5	30.3	63.7	20.0	38.5	31.4	66.1	24.9	56.9	29.7
Semestral (I y II)	74.5	24.1	70.3	18.1	48.8	29.6	72.4	21.1	64.6	26.4
Anual (IV)	61.2	23.1	72.1	20.8	34.3	17.6	66.6	21.9	55.9	25.5
Promedio Total	69.0	23.0	71.4	17.4	48.3	27.0	70.2	20.3	62.9	24.9

E = microhábitat expuesto y C = microhábitat críptico. S= secas y L = lluvias. DE = desviación estándar. Secas = promedio de I y III. Lluvias=II. El promedio total corresponde al promedio total de todos los datos por variaciones (tratamientos). (n=2).

LM (69.0±23.0) y BT (71.4±17.4) presenta mayor porcentaje de cobertura total que BM (48.3±27) (Tabla 5). LM y BM presentan una mayor diversidad de grupos taxonómicos pero LM con mayor porcentaje de cobertura total en todos los periodos de muestreo y todos los microhábitats (Fig. 13).

Se observó una dominancia de briozoos/algas calcáreas, de algas calcáreas y de balanos/algas calcáreas en los sitios LM, BT y BM, respectivamente (Fig. 13).

En general, el microhábitat B2 (82.2±13.6) presentó el mayor porcentaje de cobertura total y el microhábitat A2 (51.1±27.3) el menor (Tabla 5). En A1 existe una dominancia en todos los sitios por el grupo de algas calcáreas, y en B2 sucede lo mismo en los sitios coralinos, con excepción de BM, que se encuentra dominado por balanos. En A2 y B1 (crípticos) se puede notar una mayor diversidad de grupos taxonómicos en todos los sitios (Fig. 14).

El porcentaje de cobertura promedio en la época secas (69.4 \pm 20.3) fue mayor que en lluvias (56.9 \pm 29.7). El porcentaje promedio de los muestreos semestrales (I y II) fue de 64.6 \pm 26.4 mientras que en el periodo de muestreo anual (IV) fue de 55.9 (\pm 25.5). La cobertura en época de secas de 2014 (I) fue mayor que en la de 2015 (III), con porcentajes promedio de 72.2 \pm 20.6 y 66.6 \pm 20.0 respectivamente (Tabla 5).

En LM, los periodos de muestreo de 6 meses (I, II y III) presentaron mayor porcentaje de cobertura total promedio (de 65.7 a 80.5) que en el periodo anual IV (61.2 \pm 23.1). En BM el porcentaje promedio fue mayor en la época de secas, en secas de 2014 (I) fue de 59.1 \pm 25.6, en la época de lluvias (II) bajó a 38.5 \pm 31.4 y en secas de 2015 (III) aumentó de nuevo a 61.2 \pm 24.7 (Tabla 5).

Sitios coralinos

El promedio de cobertura de los sitios coralinos (LM y BT) fue 70.2 ±20.3%, y hubo mayor porcentaje en secas (74 ±16.5%) que en lluvias (66.1 ±24.9%). El promedio anual entre los muestreos semestrales (I y II) fue de 72.4 ±21.1%, mientras que en el periodo de muestreo anual (IV) fue de 66.6 ±21.9% (Tabla 5). La época de secas I (2014) presentó mayor cobertura promedio que la época de secas III (2015) con 78.7 ±14.5% y 69.3 ±17.5%

respectivamente. En la época de lluvias (II) y en el periodo de muestreo anual (IV) se observa mayor diversidad de grupos taxonómicos.

Las Monas

En LM la cobertura promedio fue de $69 \pm 23\%$, y por microhábitats de mayor a menor fue en este orden: B2 > B1 > A2 > A1, con valores de $83.0 \pm 17.8\%$, $78.8 \pm 13.9\%$, $69.6 \pm 16.7\%$ y $44.5 \pm 23.3\%$, respectivamente. La época de secas ($73.1 \pm 19.3\%$) tuvo mayor cobertura que en la de lluvias ($68.5 \pm 30.3\%$). El promedio anual entre los muestreos semestrales (I y II) fue de $74.5 \pm 24.1\%$ mientras que en el anual (IV) fue de $61.2 \pm 23.1\%$. La época de secas I (2014) presentó mayor cobertura que la de secas III (2015) (

En los microhábitats expuestos (A1 y B2) se observa una menor diversidad de grupos taxonómicos que en los crípticos (A2 y B1). En la época de lluvias (II) y en el periodo anual (IV) se observa mayor diversidad de grupos taxonómicos en casi todos los microhábitats, excepto en A1. La comunidad es dominada por los briozoos, especialmente en los periodos de 6 meses (I, II y III) en todos los microhábitats, excepto A1 (dominado por algas calcáreas) (Fig. 14).

Bahía Tiburón

En BT, la cobertura fue 71.4 \pm 17.4%, y por microhábitat se registró la siguiente relación: B2 > B1 > A2 > A1 con promedios de 87.1 \pm 6.4%, 69.7 \pm 14.6%, 64.6 \pm 16.5% y 64.1 \pm 20.3%. En la época de secas se registró mayor cobertura que en lluvias (74.9 \pm 13.8% y 63.7 \pm 20%). El promedio de los semestrales (I y II) fue de 70.3 \pm 18.1% mientras que en el periodo anual (IV) fue de 72.1 \pm 20.8%. La época de secas I (2014) fue mayor que la época de secas III (2015) (76.9 \pm 14.1% y 72.9 \pm 14.1%). Al igual que el resto de los sitios, en lluvias (II) se observó menor cobertura total, especialmente en ambientes crípticos (A2 y B1). En el periodo anual IV (72.1 \pm 20.8%) fue mayor que el promedio en los periodos de 6 meses (Tabla 5).

En el sitio BT se observa menor diversidad de grupos taxonómicos y una menor variación, es decir, mayor estabilidad del total de cobertura en los diferentes periodos de muestreo. Dominado por el grupo de algas en todos los microhábitats y en todos los periodos de muestreo y una participación, en segundo orden por los poliquetos serpúlidos (Fig. 13).

Sitio no coralino

Bahía Mazatlán

BM se caracterizó por obtener los menores porcentajes de cobertura, con un promedio general de $48.3 \pm 27.0\%$. En los microhábitats expuestos A1 (57.9 \pm 19.2%) y B2 (76.4 \pm 13.4%) se obtuvieron los mayores promedios. Mientras que en los crípticos A2 (19.1 \pm 11.3%) y B1 (39.8 \pm 21.8%) se registraron los menores. En la época de secas se registró mayor cobertura que en lluvias (60.2 \pm 24.3% y 38.5 \pm 31.4%). El promedio de los muestreos semestrales (I y II) fue de $48.8 \pm 29.6\%$ mientras que en el anual (IV) se registró una cobertura de 34.3 \pm 17.0%. La época de secas III (2015) fue mayor que la de secas I (2014) (61.2 \pm 24.7% y 59.1 \pm 25.6%) (Tabla 5).

En cuanto a grupos taxonómicos, se observó mayor diversidad en microhábitats crípticos. BM es un hábitat dominado por balanos en todos los microhábitats (excepto A1, dominado por algas calcáreas) y en todos los periodos de muestreo. Contrario a los sitios coralinos, en BM se observó mayor diversidad de grupos taxonómicos en secas (I y III) y en el periodo anual IV (Fig. 13).

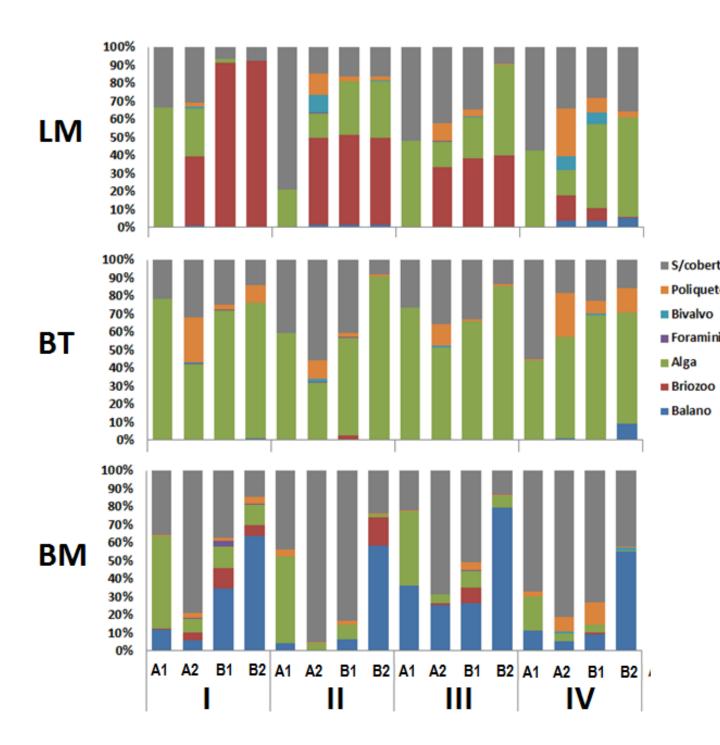


Fig. 13 Promedio de porcentajes de cobertura total y por grupos taxonómicos en diferentes microhábitats: A1, A2, B1 y B2; en diferentes periodos de muestreo: 3 periodos de 6 meses (I = secas 2014, II = lluvias y III = secas 2015) y 1 periodo de 12 meses (1V); en los diferentes sitios de muestreo: LM=Las Monas, BT=Bahía Tiburón y BM =Bahía Mazatlán. El 100% equivale a un área de 100 cm². S/cobertura = sin cobertura (n=2).

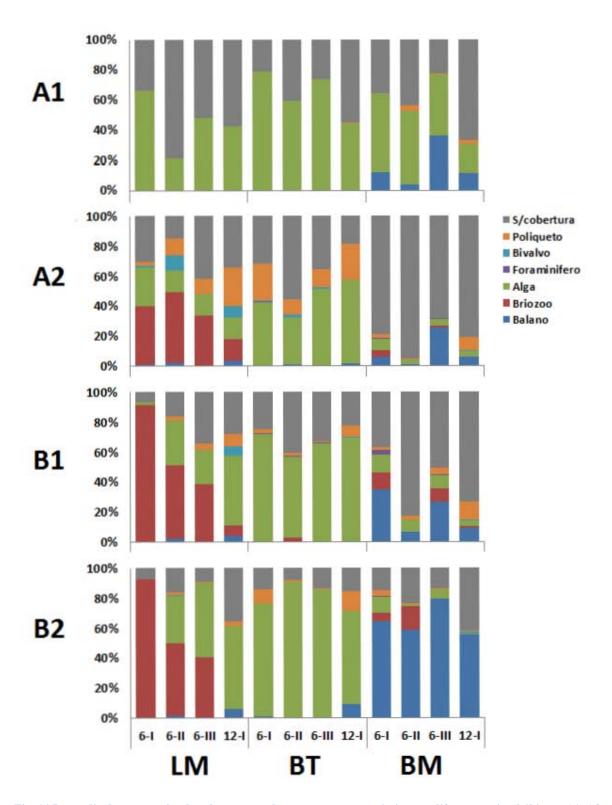


Fig. 14 Promedio de porcentajes de cobertura total y por grupos taxonómicos en diferentes microhábitats: A1, A2, B1 y B2; en diferentes periodos de muestreo: 3 periodos de 6 meses (I = secas 2014, II = lluvias y III = secas 2015) y 1 periodo de 12 meses (1V); en los diferentes sitios de muestreo: LM=Las Monas, BT=Bahía Tiburón y BM =Bahía Mazatlán. El 100% equivale a un área de 100 cm² (n=2).

Estructura de la Comunidad

Porcentaje de similitud (SIMPER).

En el dendrograma (Fig. 15) se puede observar que la comunidad de calcificadores secundarios son diferentes entre hábitats. Los asociados a ecosistemas coralinos difieren del sitio rocoso en más del 80%, mientras que los sitios coralinos difieren entre si cerca del 60% (Fig. 15).

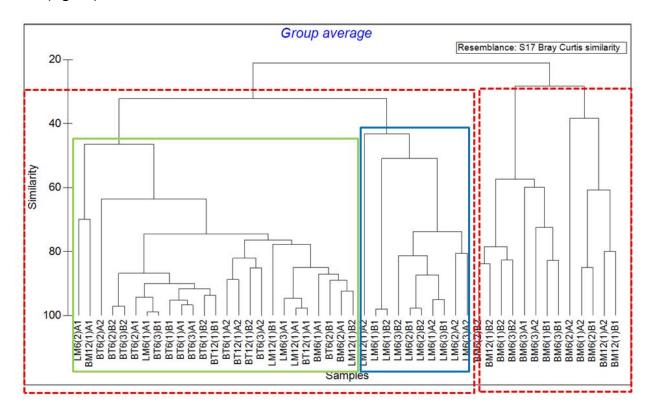


Fig. 15 Porcentaje de Similitud entre los diferentes hábitats (LM, BT y BM), microhábitats (A1, A2, B1 y B2) y periodos de muestreo (I, II y III).

DISCUSIÓN

Parámetros ambientales.

La cantidad de CO₂ en la atmósfera ha aumentado de forma alarmante durante las últimas décadas, produciendo un desequilibrio en la capa superficial del océano, y es en parte responsable del incremento de la temperatura global, de la pCO₂, de la disminución del pH y de la reducción del grado de saturación de carbonatos (Takahashi *et al.* 2002; Feely *et al.* 2002; OA Reference User Group 2010; Price *et al.* 2012).

Estos cambios están ocasionando problemas fisiológicos en los organismos marinos biocalcificadores, afectando el crecimiento, la reproducción, la resistencia a enfermedades y a depredadores (Pörtner *et al.* 2004; Bibby *et al.* 2008; Harrould-Kolieb y Savitz 2009; Kroeker *et. al* 2010).

En nuestra zona de estudio se tienen datos de temperatura desde hace dos décadas (datos no publicados del Laboratorio de Ecología del Bentos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnologia, UA-Mazatlán, UNAM), que indican que la temperatura promedio obtenida durante este estudio (2014 y 2015) fue más alta que en los años anteriores. En efecto, en BM el promedio anual durante 2014 y 2015 (27.2 y 26.8 °C) fue casi 2°C más alto que el promedio anual registrado en los últimos años (25°C). De igual forma, en BT el promedio anual en 2014 y 2015 (27.4 y 27.8 °C) fue ligeramente más alto que el promedio anual de los últimos años (27°C). Esto podría ser debido en parte a un fenómeno llamado "The blob" o "La Mancha", que comenzó en el Norte del Océano Pacífico en octubre de 2013 y se alargó hasta febrero de 2014 (Bond et al. 2015). La Mancha es una zona de baja presión, con temperaturas elevadas anómalas (~3 °C) que se detectó en el norte del Pacífico Este (Golfo de Alaska), se propagó a mediados de 2014 hasta el sur de California, lo que repercutió en las temperaturas y la circulación oceánica hacia otras regiones más al sur (OWSC 2014). Posteriormente, "La Mancha" actuó en sinergia con el fenómeno "El Niño" registrado en las aguas del Pacífico este, que duró desde octubre de 2014 hasta junio de 2016, clasificado por la NOAA como El Niño-Southern Oscillation (ENSO) más potente que se ha registrado históricamente, con temperaturas anómalas que alcanzaron hasta 3.1 °C por encima de la media (el 18 de noviembre) y el promedio más alto de anomalía (2.3 °C) en el trimestre de noviembre de 2015 a enero de 2016 (NOAA 2015).

La disponibilidad de luz, a diferencia de la T del agua, presentó diferencias muy claras entre los sitios de estudio y los microhábitats (crípticos y expuestos). En general, el promedio de la cantidad de luz que llega al fondo en BM (8005 ±2817 lux) es menor que en BT (11587 ±3611 lux) y LM (11635 ±6080 lux) como era de esperar, ya que los ecosistemas coralinos se desarrollan normalmente en lugares con aguas transparentes. BM está bajo la influencia de descargas de aguas costeras y se encuentra cerca de una planta tratadora de aguas residuales (7 km aprox.), lo que aumenta las partículas suspendidas y disminuye la transparencia frecuentemente en el área.

También como era esperado, los dos hábitats expuestos (A1 y B2) se diferencian de los crípticos (A2≈B1). La relación de intensidad lumínica entre microhábitats es: A1>>B2>Crípticos (A2 y B1).

En cuanto al pH, no se cuenta con una serie de tiempo anterior a nuestro estudio que nos pudiera ayudar a valorar la magnitud y la variación temporal de esta variable. Sin embargo, de forma general, los máximos valores de pH en el océano se dan en aguas superficiales con mucha actividad fotosintética y poca oxidación de materia orgánica, mientras que los mínimos se suelen dar en aguas superficiales con limitada actividad fotosintética y con elevada oxidación de materia orgánica (Friederich *et al.* 2002; Álvarez-Borrego 2007). También de forma general, en la mayoría de las regiones subtropicales los valores más altos se suelen dar en los meses más fríos y los mínimos en los meses cálidos, mientras que en las zonas subpolares o polares sucede lo contrario (máximos en primavera-verano) (Takahashi *et al.* 2014). Aunque todas estas generalidades se ven afectadas por las surgencias, especialmente en el Pacífico Tropical y Subtropical, en el Mar Arábigo y en el Mar de Bering, que traen aguas con pH bajo; la mayoría de las áreas de los océanos subtropicales tienen altas variaciones temporales de pH y varían desde 8.05 durante los meses cálidos a 8.15 los meses fríos (Takahashi *et al.* 2014).

Nuestros registros de pH oscilaron dentro de los valores que se consideran normales. El valor más bajo fue de 7.9, que se registró en ago-2013 en BM, y el más alto fue de 8.49, detectado en jul-2014 en LM. El valor máximo se podría explicar debido a que son aguas superficiales transparentes, probablemente con intensa actividad fotosintética, donde el pH puede llegar a 8.4 (Álvarez-Borrego 2007). Así mismo, hay lugares en el Pacífico Central donde se han registrado valores tan bajo como 7.9 (Price *et al.* 2012), y con una fluctuación diaria mayor a 0.2, similar a la magnitud de "acidificación" que se proyecta para 2100 (Anexo 4) (Kleypas *et al.* 1999; Caldeira y Wickett 2003; Sabine *et al.* 2004; Orr *et al.* 2005; IPCC 2007; OA Reference User Group 2010).

El promedio anual de pH de los hábitats coralinos (LM y BT) fue ligeramente más alto (de 8.17 hasta 8.28) que el de BM (de 8.10 hasta 8.14) (Tabla 2). Los hábitats coralinos se caracterizan por ser ecosistemas con aguas más claras, y reciben mayor cantidad de luz en el fondo (Tabla 2), por lo tanto existe la posibilidad que se realice una mayor fotosíntesis, lo que propiciaría un ambiente con un pH más básico.

En cuanto a las variables relacionadas con el sistema del CO₂, destacamos la variación de la pCO₂, que osciló desde 262 μatm en LM (jul-2014) hasta 846 μatm en BM (jun-2015). El promedio global en 2015 fue de 399.47 ppm (NOAA ESRL 2015). Sin embargo, los promedios globales comúnmente hacen referencia a condiciones estables, de tal manera que las mediciones de pCO₂ en lugares cercanos a la costa son muy variables y son excluidos al calcular los promedios mundiales. Al igual que el pH y como variable relacionada a este, la pCO₂ varía espacial y temporalmente (Cortés 1997; Feely et al. 2002; Takahashi et al. 2014). La concentración de CO₂ en el agua de mar puede aumentar por dilución del agua de mar, la inducción del viento y las surgencias (Kelley y Hood 1971). La pCO₂ también puede incrementar al aumentar la temperatura (De la Cruz-Orozco *et al.* 2007).

Existen regiones donde el CO₂ está sobre-saturado (asociado a grandes surgencias) o subsaturado (asociado a un aumento en la fotosíntesis) con respecto a la atmósfera. Especialmente en las zonas costeras existe mayor variabilidad como se aprecia en la costa oeste de Baja California, en donde fluctuó de 189 hasta 630 μatm (De la Cruz-Orozco *et al.* 2007), y en el Golfo de California de 446 a 1200 μatm (Zirino *et al.* 1997; Hidalgo-González *et al.* 1997; Hernández-Ayón *et al.* 2007a; Hernández-Ayón *et al.* 2007b). En otros lugares como la costa de Chile y Perú se han registrado valores de 610 y 1200 μatm) (Hood *et al.* 1963; Borges 2005, Torres *et al.* 2011).

Tanto el mínimo (262 μatm) como el máximo (846 μatm) se presentaron en meses con temperaturas cálidas (jul-2014 y jun-2015). Al igual que en la costa oeste de Baja california (Pacífico), la mayor variabilidad se presentó en verano y la menor en invierno (De la Cruz-Orozco *et al.* 2007), patrón contrario al descrito por Rodríguez-Ibáñez *et al.* (2013), quienes notaron en la costa este del Golfo de California, una menor variación en verano (excepto en las grandes islas), y una mayor en invierno (temporada de surgencias en la zona). En esta zona, es de esperarse una mayor pCO₂ en invierno, porque es la temporada de surgencias, al igual que en el área del presente estudio, sin embargo, existen otros factores que tienen influencia en la pCO₂ como la temperatura, de tal manera que la pCO₂ se incrementa 4.23 % por cada grado centígrado que aumenta la temperatura del agua, debido a que la temperatura incrementa la cinética molecular, por lo tanto, se incrementa la difusividad y la presión del gas (Takahashi *et al.* 1993).

Además de las surgencias, existen otros procesos que transportan nutrientes a la zona eufótica, como los remolinos ciclónicos y las mareas vivas (Álvarez-Borrego 2012). También se ha sugerido que aportes de agua dulce en el Pacifico Norte, diluyen el agua de mar y aumenta la concentración de CO₂ (Kelley y Hood 1971).

En el área de estudio, en verano se dan temperaturas muy cálidas, es la temporada de huracanes y la época de lluvias, que quizás expliquen los altos valores y la mayor variabilidad de pCO₂ en la región. Por lo anterior, temperaturas cálidas y las lluvias en verano pueden aumentar la pCO₂, aunque sean épocas que no se caracterizan por eventos de grandes surgencias, pueden presentarse los mayores valores de pCO₂.

En BM se presentaron los mayores promedios anuales de pCO₂ (449-597 μatm), seguido de LM (389-498 μatm) y BT (357-542 μatm) (Tabla 2). Existen estudios que consideran al Golfo de California como una fuente importante de CO₂ hacia la atmósfera, debido a las concentraciones tan elevadas de este gas (Álvarez.Borrego 2007; Rodríguez-Ibáñez *et al.* 2013). La cercanía de BM con la región del golfo con estas características pudiera relacionarse con los máximos picos de presión parcial de CO₂, además, la bahía de Mazatlán tiene mayor cantidad de aportes e influencia costera que los otros sitios de estudio (BT y LM), que se encuentran en una isla alejada 28 km de la costa y en un área naturalmente protegida y, por lo tanto, tienen menor influencia antropogénica. El sitio BM se encuentra solo resguardado por la Isla Venados, mientras que los otros sitios, en Isla Isabel se encuentran menos vulnerables a la acción del viento, que es otro factor que puede aumentar la concentración de CO₂ en el agua (Fig. 1) (Kelley y Hood 1971).

Los bajos índices de saturación de carbonato, de pH, las bajas temperaturas y la elevada salinidad, alcalinidad y concentración de CO₂ reflejan gran intensidad de surgencias (Manzello 2008). Excepto por las temperaturas bajas, en el 2015 se registraron las características ambientales antes mencionadas y se calculó el promedio anual de temperaturas más cálido en los tres sitios. Otros mecanismos para transportar aguas a la superficie son los remolinos ciclónicos y las mareas vivas (Álvarez-Borrego 2012). El año 2015 se pronosticó como una temporada de ciclones por encima del promedio histórico en el Pacifico este, fortalecida por las temperaturas anómalas por el fenómeno "El Niño" detectado desde 2014 (SMN 2015; NOAA 2015). La mezcla de agua ocasionada por grandes disturbios físicos como las tormentas o ciclones puede transportar hacia la superficie aguas con pH más ácidos, ricas en CO₂, baja saturación de carbonatos y mayor salinidad y alcalinidad (características de aguas más profundas).

Por el contrario, las aguas superficiales se encuentran regularmente sobresaturadas de carbonatos (Takahashi *et al.* 2014). Pero el aumento de la concentración del CO₂ en el agua de mar propicia la disminución del pH, lo que a la vez ocasiona una reducción del

estado de saturación de carbonatos y desproporciona la disposición de carbonatos (Zeebe y Wolf-Gladrow 2001; Orr *et al.* 2005).

Por su parte, los promedios anuales de Ω Ca (4.5-5.9) y Ω Ar (3.0-3.9) en los sitios coralinos fueron mayores al promedio global calculado para calcita (4.58) y aragonita (2.98) y al promedio en el Pacífico Norte (5.04 y 3.30), pero menor que los promedios calculados en el Océano Índico (Ca=5.93 y Ar=3.94) (Feely *et al.* 2009). La diferencia se atribuye a la salinidad, que es mayor en el Océano Índico, y que tiene un efecto directo en la alcalinidad, mientras que su relación con el grado de saturación de carbonatos es menor (Manzello *et al.* 2007; Feely *et al.* 2009; Alarcón *et al.* 2015).

El grado de saturación de la calcita es mayor que el de la aragonita y ambos presentan las mismas variaciones en los tres sitios, pero esas variaciones se dan en diferentes proporciones. Se registró mayor grado de saturación de ambos carbonatos en LM y BT que en BM (Fig. 11, Tabla 2). Los valores de calcita oscilaron desde 3.4 en BM (jun-2015) hasta 7.4 en LM (jul-2014), mientras que la aragonita osciló de 2.3 en BM (jun-2015) hasta 5.0 en LM (jul-2014). Éstos valores son similares al grado de saturación de aguas tropicales y subtropicales citados en otros estudios (Takahashi *et al.* 2014).

El mínimo grado de saturación se registró (Ca=3.4 y Ar=2.3) en BM en junio de 2015. Por lo regular, el mínimo grado de saturación se le atribuye a periodos de surgencias, aguas frías o baja salinidad (De la Cruz-Orozco *et al.* 2007; Manzello *et al.* 2007; Alarcón *et al.* 2015). La baja saturación de carbonatos también se asocia a una gran demanda de carbonatos para la formación de esqueletos calcáreos (Takahashi 2014). El mes de junio forma parte de la época de lluvias del área de estudio, lo que pudiera ocasionar baja en la salinidad y por lo tanto la disminución de los grados de saturación de carbonatos. Aunque, en un estudio al sur de Chile se correlacionó la salinidad con el grado de saturación, de tal manera que al disminuir ~13 unidades de salinidad, el grado de saturación de calcita disminuye ~0.5 (con salinidades de hasta 24 y temperaturas de 10 a 21°C), donde se registró sub saturación de carbonatos (Alarcón *et al.* 2015); por lo anterior, se puede

considerar a la salinidad como variable de segunda importancia en un ecosistema cálido subtropical con condiciones de salinidad prácticamente estables como el área de estudio.

El máximo grado de saturación (Ca=7.4 y Ar=5.0) se registró en LM en julio de 2014, mes muy cálido. Muchos estudios registran comúnmente mayor grado de sobresaturación de carbonatos en aguas cálidas tropicales (Opdyke y Wilkinson 1993; Feely *et al.* 2009; Takahashi *et al.* 2014). En estos meses, se registraron temperaturas muy cálidas como resultado del fenómeno conocido como "La Mancha", actuando sinérgicamente con el evento anómalo de "El Niño", lo que originó temperaturas muy elevadas por un tiempo prolongado (OWSC 2014; Bond *et al.* 2015; NOAA 2015).

Calcificación y cobertura

La calcificación en los arrecifes coralinos, se ha centrado en corales y no en los productores secundarios (Morse *et al.* 1988; Fabricius y De´ath 2001; Mallela 2007). Los cuales desempeñan funciones ecológicas importantes, como la producción de carbonatos (almacén de CO₂), el reforzamiento de la estructura esquelética de los corales y la fijación de fragmentos de coral que se han separado de la matriz por algún disturbio físico. Así mismo, forman parte importante de la base de la cadena trófica de los ecosistemas marinos (Bádenas y Aurell 1999; Álvarez 2007; Mallela 2013).

Las tasas de calcificación fueron diferentes entre sitios (hábitats), microhábitats, épocas climáticas y entre los periodos de muestreo (años). Cada sitio se caracterizó por una estructura de la comunidad muy bien definida. Los sitios estuvieron dominados por algas calcáreas, briozoos/algas calcáreas y balanos en BT, LM y BM, respectivamente. Sin embargo, la diferenciación respecto al hábitat y periodo de muestreo no es tan evidente, es probable que se requiera mayor número de réplicas en cuanto a cobertura de grupos para que se aprecie una mejor resolución.

La tasa de calcificación total promedio obtenida en este estudio (LM, BT y BM) es de 2.56 ±4.14 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹, que está dentro del intervalo de otros estudios de calcificadores secundarios, que calcifican desde 0.05 hasta 9.86 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹ y (Chave *et al.* 1972; Stearn et al. 1977; Davies y Hutchings 1983; Payri 1997; Mallela y Perry 2007). La producción de carbonato varía según las características ambientales y biológicas de cada región (Mallela 2007; Mallela y Perry 2007; Mallela 2013; Prince *et al.* 2012; Hepburn *et al.* 2014; Vargas-Ángel *et al.* 2015); así como de las especies que realizan este proceso. Con base a esto, el promedio total se ve muy influenciado por BM, porque es donde se registraron las mayores tasas de calcificación (4.7 ± 6.3 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹), principalmente en el microhábitat expuesto B2 donde se encontraron tasas de calcificación con un promedio de 10.88 ± 8.87 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹, carbonato producido casi en su totalidad por el grupo de los balanos (Fig. 14).

Por lo anterior, además del promedio total en el área de estudio, también se analizaron por separado el promedio total en los sitios coralinos (LM y BT) y el promedio total en el sitio no coralino (BM).

Sitios coralinos

La calcificación promedio de los sitios coralinos (LM y BT) es de 1.43 ± 1.27 g CaCO₃·m⁻ ²·día⁻¹, menor a la estimada en las islas del Pacífico central (1.92, 2.45 y 5.32 g CaCO₃·m⁻¹ ²·día⁻¹) (Price et al. 2012). La estructura de la comunidad de calcificadores en estas islas es muy parecida a LM, con mayor diversidad de grupos taxonómicos y dominio especialmente por algas calcáreas y briozoos. La calcificación en época de lluvias de LM (2.5 ± 1.9 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) se asemeja al promedio registrado en estas islas, en cambio BT está prácticamente dominada por algas calcáreas, las cuales presentan una calcificación en forma de capas muy delgadas (tasa anual de 1.76 ±1.9 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹), por lo cual, se atribuye a la estructura de la comunidad las diferencias entre los diferentes hábitats, ya que la producción de carbonato depende de la densidad y la cantidad de las estructuras calcáreas, las cuales varían entre especies y más aún entre grupos taxonómicos (Villas-Boas et al. 2005; Mariath et al. 2013; Hepburn et al. 2014). Por otro lado, los promedios obtenidos por Price et al. (2012) en las islas del Pacífico Central se basaron en un periodo de muestreo de 7 meses, los cuales hacen referencia a solamente una época del año (abr-oct de 2010) y una estimación con un muestreo anual pudiera reflejar diferentes promedios, como en el presente estudio, donde existen diferencias entre épocas climáticas en sitios coralinos, aunque estas diferencias no fueron significativas, en un análisis donde solamente se toma en cuenta los datos de sitios coralinos, si lo son.

Los promedios en sitios coralinos fueron 1.07 ± 0.9 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$ en BT y 1.77 ± 1.47 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$ en LM, y son similares a los promedios obtenidos en el Caribe mexicano, donde existen promedios de producción de carbonato de 0.2 a 1.3 g $CaCO_3 \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$ entre

los diferentes microhábitats y zonas de un mismo arrecife (Hepburn *et al.* 2014). Aunque los arrecifes del Caribe se caracterizan por presentar altos niveles de calcificación, el arrecife de Puerto Morelos presenta una baja complejidad topográfica (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 2003; Hepburn *et al.* 2014), y ésta es un factor fundamental y significativo en las tasas de calcificación de los ecosistemas arrecifales (Mallela 2013).

El promedio de tasas de calcificación en los sitios coralinos (1.43 ± 1.27 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) obtenidas en nuestro estudio son menores que las obtenidas por Mallela en 2013 (2.1 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) en los arrecifes de Tobago. La estructura de la comunidad en Tobago es similar a la estructura de la comunidad en LM, que registró tasas de calcificación desde 1.49 ±1.17 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹ en época de secas hasta 2.5 ± 1.9 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹ en época de lluvias, ambos sitios (LM y Tobago) presentaron una cobertura dominada por algas calcáreas y briozoos cheilostomados, pero con la presencia de bivalvos y serpúlidos, que aunque ocupan menores áreas, contribuyen hasta 3.5 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹ (Mallela 2013).

La estructura de la comunidad es un factor importante en las tasas de calcificación, que determina las diferencias entre hábitats y microhábitats; los calcificadores con tipo de crecimiento colonial como los briozoos y las algas calcáreas tienen ventaja competitiva, dominan rápidamente el sustrato disponible, pero la cantidad de carbonato producida no es representativa, por lo cual, organismos solitarios como los bivalvos o serpúlidos, con coberturas de alrededor del 20%, pueden contribuir significativamente a la calcificación. Además, en el Caribe se registran promedios de temperaturas cálidas (28.3 \pm 0.7 °C) y altos niveles de salinidad (hasta 35 \pm 1 UPS), factores relacionados con la saturación de carbonatos, lo que es indispensable para que los organismos biocalcificadores lleven a cabo sus funciones fisiológicas (Alarcón *et a*l. 2015; Manzello *et al*. 2007).

Las tasas de calcificación tanto en LM $(1.77 \pm 1.47 \text{ g CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1})$, como en BT $(1.07 \pm 0.90 \text{ g CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1})$ son mayores que en sitios perturbados por el Río Bueno en Jamaica $(0.13 - 0.50 \text{ g CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1})$ (Mallela 2007; Mallela y Perry 2007), sin embargo, la sedimentación en los sitios coralinos del presente estudio es mayor $(0.25 \text{ kg·m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1})$ que la de Jamaica $(0.07 - 0.16 \text{ kg·m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1})$ (Mallela 2007); cabe mencionar que la metodología

empleada en el trabajo antes citado no toma en cuenta la resuspensión de sedimentos (Mallela et al. 2004). La cobertura por calcificadores secundarios en este tipo de ambientes es muy baja (21 ± 20%), ya que tanto los organismos coloniales como los solitarios se ven afectados por elevados aportes de sedimentos (Mallela 2007; Mallela y Perry 2007). Las algas calcáreas están correlacionadas negativamente a las tasas de sedimentación (Kendrick 1991; Fabricius y De'ath 2001; Mallela 2013), ya que los sedimentos disminuyen la disponibilidad de la luz, lo que afecta la fotosíntesis y la calcificación de este importante grupo. Los microhábitats expuestos son apenas dominados por serpúlidos (1%) cuando los aportes de sedimentos son muy altos (0.16 kg·m⁻²·día⁻¹) (Mallela 2007). Los briozoos, otro grupo importante de calcificadores, se encuentran ausentes o son poco comunes en microhábitats expuestos a una alta sedimentación (Martindale 1992; Hepburn et al. 2014); aunque no se encuentra una correlación directa debido a que son heterótrofos (Mallela 2013), se ha mencionado que las elevadas tasas de sedimentación hacen que el sedimento ocupe el espacio disponible y disminuya el reclutamiento de estos calcificadores secundarios y causar problemas para la alimentación y la respiración (Fabricius y De'ath 2001; Martindale 1992), lo cual impide su crecimiento. Además, los aportes de agua dulce al ecosistema pueden ocasionar una disminución importante en la saturación de carbonatos (Alarcón et al. 2015; Manzello et al. 2007). La estructura de la comunidad de un ecosistema influenciado fuertemente por un río, está representada únicamente por organismos capaces de tolerar cambios drásticos en la química del agua, por lo tanto, la comunidad puede ser menos diversa y abundante.

La cobertura promedio en el área de estudio es de 62.9 ± 24.9%, y también se observaron diferencias en relación a los hábitats y microhábitats. En el microhábitat A1 se obtuvo la menor cobertura (54.3% ±23.4) y producción de carbonato (0.69 ± 0.52 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹), sin embargo, algunos estudios indican que los microhábitats expuestos presentan las mayores tasas de calcificación (Mallela 2013). El A1 es el más expuesto (luz, oleaje y depredadores) y es dominado por algas calcáreas (Fig. 14) (Mallela 2013; Hepburn *et al.* 2014). El grupo de algas calcáreas, además de crecer en forma de capas delgadas, son

vulnerables a factores como la sedimentación y depredación (Martindale 1992; Mallela 2013; Hepburn et al. 2014). En los sitios coralinos, se observó que A1 comúnmente presentaba mordeduras por ramoneo (pastoreo), lo cual es un factor que tiene mucha influencia sobre la cobertura, crecimiento y abundancia de calcificadores (Mallela y Perry 2007; Mallela et al. 2007). Por otro lado, en el microhábitat B2 es donde se obtuvo el promedio más elevado de carbonato de calcio; al igual que A1, el microhábitat B2 también se encuentra expuesto a la luz y a los depredadores, pero en menor grado, y a diferencia de A1, B2 se encuentra exento de sedimentación. En los sitios coralinos B2 estuvo comúnmente ocupado por algas calcáreas y briozoos, grupos de calcificadores que en algunos estudios han sido relacionados con la luz y los sedimentos, las primeras se correlacionan negativamente a las tasas de sedimentación (Kendrick 1991; Fabricius y De'ath 2001; Mallela 2013) y los segundos se encontraron ausentes en un estudio con elevados aportes de sedimentos (Martindale 1992). Dado que en B2 existe una incidencia suficiente de luz y ausencia de sedimentos, se da la presencia de ambos grupos calcificadores (algas calcáreas y briozoos) que participan casi en la totalidad del carbonato de calcio producido en ésta superficie (Fig. 14). A pesar de que en algunos microhábitats expuestos se registran las mayores tasas de calcificación, se considera que hay más microhábitats crípticos, debido a la complejidad topográfica de los arrecifes, y por lo tanto se estima que finalmente es mayor la biomasa en microhábitats crípticos que en expuestos (Buss y Jackson 1979; Gischler y Ginsburg 1996).

En los sitios coralinos, el promedio de calcificación en la época de lluvias es mayor que en la de secas, y aunque estas diferencias no fueron significativas, en LM fue casi el doble. Entre otras variables, la saturación de carbonatos juega un papel importante en la calcificación biológica, y a medida que disminuye la concentración de éstos, disminuye también la calcificación biológica (McNeil *et al.* 2004; Silverman *et al.* 2009). Los índices de saturación más altos se obtuvieron durante la época de lluvias (II), donde se presentan las temperaturas más cálidas y en el sitio LM se obtuvieron en tiempo de lluvias las tasas de calcificación más elevadas, mientras que en BT no fue así, pues las tasas de calcificación fueron mayores en época de secas. Aunque los grupos dominantes en LM fueron siempre

las algas calcáreas y los briozoos, en esta época (Iluvias) se observó mayor presencia de bivalvos y poliquetos en comparación con la época de secas, que a pesar de no ser muy importantes en cobertura total son organismos grandes y contribuyen en gran medida en tasas de calcificación (Mallela 2013; Hepburn *et al.* 2014). Los bivalvos se ven mayormente influenciados por la época del año (Hepburn *et al.* 2014). Por lo tanto, se puede decir que los bivalvos y serpúlidos marcaron la diferencia entre temporada de lluvias y secas en el sitio LM. Estos organismos contribuyeron en gran medida en la tasas de calcificación a corto plazo, ya que un estudio demostró que los organismos solitarios aumentan rápidamente de tamaño los primeros meses, aunque después disminuyen drásticamente hasta un 60% los próximos 12 meses (Jackson 1977). Los bivalvos estuvieron presentes especialmente en microhábitats crípticos, coincidiendo con otros estudios citados anteriormente (Mallela 2013; Hepburn *et al.* 2014).

Curiosamente en el sitio LM, se encontraron mayores tasas de calcificación en las superficies de la época de lluvias II (6 meses de exposición) que en el periodo de muestreo IV (12 meses de exposición) y que fueron retiradas al mismo tiempo. Es de suponerse que las de mayor tiempo de exposición presenten mayores tasas de calcificación pero en éste sitio no fue así. Se puede observar que las algas calcáreas compiten por espacio, especialmente con los briozoos y éstas, aumentan el área ocupada al aumentar el tiempo de exposición (Fig. 14). Por lo tanto, se pueden esperar menores tasas de calcificación por este grupo de calcificadores, que calcifican en delgadas capas.

Por otro lado, BT presenta mayor tasa de calcificación en la época de secas que en la de lluvias. El sitio BT se caracterizó por ser un sitio con mayor porcentaje de cobertura de algas calcáreas en todos los microhábitats, en todos los periodos de muestreo. Se observó que las tasas de calcificación aumentaron en el periodo de muestreo de un año, es decir, una vez que las algas han colonizado el espacio, la cobertura aumenta en relación al tiempo de exposición (Jackson y Winston 1982). En un estudio de la comunidad de algas rojas coralinas, la cobertura aumentó significativamente de 75 a 237 días de exposición (Mariath *et al.* 2013). Esto puede indicar que, hubo mayor reclutamiento de algas o mayor

espacio disponible para algas en la temporada de secas (I) y menor reclutamiento o menor espacio disponible para algas en la temporada de lluvias (II), mientras que en el periodo de muestreo anual (IV) BT presenta mayor cobertura y tasas de calcificación, dado que las algas que se habían fijado desde la época de secas (I) siguieron creciendo incluso en la época de lluvias. Sin embargo, aunque la cobertura aumente con el tiempo, la riqueza puede disminuir en algunos hábitats (Hepburn *et al.* 2014).

En los hábitats coralinos, la época de secas I (2014) fue mayormente productiva (tasas de calcificación y cobertura total) que la temporada de secas III (2015) (Tabla 4 y Tabla 5); esto se atribuye a que la comunidad de organismos calcificadores se encontraba bajo un estrés térmico en ambos periodos, pero en 2015 habían pasado un tiempo prolongado con temperaturas anómalas ocasionadas por el fenómeno "La Mancha" ("The Blob") en 2013-2014 y "El Niño" en 2014-2015, descritos anteriormente (OWSC 2014; Bond *et al.* 2015; NOAA 2015) (Tabla 3). Como se mencionó anteriormente, los cambios ambientales pueden impactar negativamente en la cobertura y la producción de carbonato de calcificadores secundarios (Fabricius y De´ath 2001; Mallela 2007).

Sitio no coralino BM

La tasa de calcificación en el sitio no coralino BM es 4.7 ± 6.3 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹, producción de carbonato mayor a los ecosistemas antes mencionados, excepto en la isla Jarvis (5.32 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) ubicada en el Pacifico central. Tomando en cuenta que los estudios previos de calcificación biológica hacen referencia exclusivamente a ecosistemas coralinos, la diferencia entre las tasas de calcificación y cobertura entre BM y los sitios coralinos antes mencionados se presenta básicamente por la estructura de la comunidad y los organismos que llevan a cabo la calcificación biológica: en los ecosistemas coralinos, los productores principales son los corales, seguidos por la comunidad de calcificadores secundarios, mientras que en el ecosistema rocoso BM se observó que tanto las tasas de calcificación como la cobertura estuvieron dominadas por los balanos. En BM se registraron tasas de sedimentación y resuspensión de sedimentos muy elevadas (hasta 1.55 kg·m⁻²·día⁻¹). La presencia de balanos así como otros organismos heterótrofos no se correlaciona con las tasas de sedimentación (Mallela 2013), estos organismos no se ven afectados por elevadas tasas de sedimentación y es por eso que pueden sobrevivir y ser dominantes en sitios donde otros organismos calcificadores importantes (algas calcáreas, corales o briozoos) pueden ser más vulnerables.

En otros estudios, los balanos contribuyen muy poco en los sustratos coralinos y la contribución que tienen en los arrecifes tropicales es muy poco conocida. En el presente trabajo se puede despejar una hipótesis planteada por Mallela (2013) y se demuestra la importante contribución que tienen los balanos en la producción de carbonato de calcio en hábitats con mayor perturbación de sedimentos como es BM.

Las tasas de calcificación en este sitio fueron mayores que en el resto de los sitios, pero la cobertura fue menor, esto sustenta que la cobertura no refleja las tasas de calcificación, pues la densidad es pieza clave para la evaluación de la calcificación de los productores secundarios (Mallela 2013). Los balanos al igual que otros organismos como los bivalvos, no son importantes en cobertura pero si en tasas de calcificación, por su densidad y tipo de crecimiento. En BM las tasas de calcificación están dadas en su mayoría por balanos

(Fig. 13) y van desde 1.93 ± 2.69 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹en microhábitats crípticos hasta 10.88 ± 8.87 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹ en microhábitats expuestos (Tabla 4 y Tabla 5). Se necesitan estudios de mayor tiempo de exposición para determinar las tasas de calcificación a largo plazo, ya que los organismos solitarios suelen tener un rápido crecimiento los primeros meses y disminuir hasta el 60% después de los 12 meses, lo contrario a organismos de tipo coloniales, que su crecimiento es constante mientras las condiciones sean adecuadas (Jackson 1977; Mallela 2013).

A diferencia de otros estudios en ecosistemas coralinos (Martindale 1992; Mallela 2007, 2013; Price et al. 2012; Hepburn et al. 2014), en este sitio las algas calcáreas y briozoos son de segunda importancia tanto en cobertura como en tasas de calcificación. En el hábitat BM se registraron generalmente tasas más altas de sedimentación (Nava 2004) y menor disponibilidad de luz en el fondo que en los otros sitios (Fig. 10), lo que puede explicar la moderada presencia de estos grupos calcificadores (algas calcáreas y briozoos) en el sitio rocoso/arenoso, que son comúnmente dominantes en ecosistemas coralinos y que limitan su presencia cuando aumenta la turbidez, la sedimentación y disminuye la disponibilidad de luz en el fondo (Martindale 1992; Rasser y Piller 1997; Perry 1999; Fabricius y De'ath 2001; Smithers y Larcombe 2003; Mallela 2007; Mallela 2013; Hepburn et al. 2014).

En el hábitat no coralino BM, las tasas de calcificación y la cobertura total fue mayor en la época de secas III (2015) que en la época de secas I (2014). Ambas épocas se vieron afectadas por temperaturas anómalas, pues en épocas de secas con temperaturas normales se tiene un promedio de 22-23°C, mientras que en ambos periodos de muestreo se obtuvieron promedios de más de 24°C. La época de secas I afectada por el fenómeno llamado "The blob" o "La Mancha", detectado en el Norte del Océano Pacifico desde Octubre de 2013 hasta Febrero de 2014 y en la segunda época de secas (III) afectada por el fenómeno "El Niño" más agresivo que se haya registrado, detectado desde Octubre de 2014 hasta Junio de 2016 con temperaturas anómalas de hasta 3.1°C arriba de la media en algunas zonas del Pacifico Central (NOAA 2015). Los cambios en variables ambientales (la

temperatura y pH principalmente), influyen de manera importante sobre las tasas de calcificación y tasas de crecimiento, lo que puede impactar negativamente a la cobertura y la producción de carbonatos de calcificadores secundarios (Fabricius y De´ath 2001; Mallela 2007). Sin embargo, en el presente estudio, es probable que las temperaturas anómalas favorecieran al crecimiento de cirrípedos, y posiblemente su capacidad de tolerancia a cambios ambientales es mayor a la de los organismos que le pudieran competir por espacio. Los cirrípedos son el grupo dominante en el sitio no coralino BM, y por lo tanto el impacto sobre las tasas de calcificación y crecimiento fue positivo para este grupo (y para el sitio).

Por otro lado, estudios acerca de los impactos que pudiera tener la acidificación sobre los diferentes grupos taxonómicos, indican que los crustáceos se ven mayormente beneficiados, en crecimiento y las tasas de calcificación son significativamente mayores en ambientes que simulan acidificación mediante el aumento de la pCO2 (Kroeker et al. 2010). Sin embargo lo estudios hacen referencia a especies de langostas, cangrejos o camarones, y no se encontraron estudios acerca de los efectos de la acidificación del océano sobre cirrípedos (balanos). Aunque en el presente estudio, los registros de pH no son suficientes (corto tiempo) para sustentar la acidificación que se proyecta para los próximos años, BM fue el sitio donde se registraron los promedios más bajos de pH, las presiones parciales de CO₂ más altas y los índices de saturación de carbonatos más bajos (Fig. 11), lo que contrasta con Price et al. en 2012, donde refiere las zonas con un pH mayor por más tiempo a lo largo del día como las zonas con mayores tasas de calcificación en diferentes ecosistemas coralinos. De igual forma, los resultados encontrados en el sitio rocoso contrastan con estudios donde manifiestan que se espera una menor calcificación en lugares con menor saturación de carbonatos (Ohde y can Woesik 1999; Silverman et al. 2007). Es conocido que los crustáceos controlan eficazmente el pH intracelular mediante la regulación del transporte de iones (Wheatly y Henry 1992), y el exoesqueleto de la mayoría de los crustáceos está cubierto por una capa de materia orgánica que puede amortiguar la disolución de sus estructuras calcáreas en un ambiente en proceso de acidificación (Ries et al. 2009; Kroeker et al. 2010). Por lo tanto, las mayores tasas de calcificación en BM, sugieren que estos organismos (balanos) tienen una mayor capacidad de tolerancia a cambios ambientales tanto de temperatura como de pH, pCO $_2$ y Ω Ca lo que ocasiona tanto su dominio espacial como el mayor aporte de carbonato de calcio en la comunidad de calcificadores en éste hábitat rocoso/arenoso.

CONCLUSIONES.

- 1) La temperatura influyó en la variabilidad de la pCO₂, debido a que se registró la mayor variación en temperaturas cálidas. Cuando aumenta la temperatura, aumenta la difusividad de los gases y aumenta su presión parcial. Cuando disminuye la temperatura, e.g., en la temporada de surgencias, aguas cargadas con CO₂ emergen a la superficie aumentando la pCO₂.
- 2) El área de estudio participa más como una fuente de CO₂ hacia la atmósfera que como secuestrador. Pues casi todos los registros en nuestra área de estudio estuvieron por encima del promedio global (399.47 ppm).
- 3) La temperatura mostró anomalías que se relacionaron con los fenómenos climáticos "La Mancha" y "El Niño", detectados en 2014 y 2015.
- **4)** Los carbonatos en el área de estudio presentan niveles de sobresaturación, y son típicos de las aguas superficiales subtropicales, y están por encima de los que pudieran perjudicar la tasa de calcificación o la tasa de disolución de las estructuras calcáreas.
- 5) Existe una gran influencia de la estacionalidad (a una escala de 6 meses) en el proceso de calcificación, con valores mucho más altos en secas, y más bajos en lluvias. Esto se debió fundamentalmente a la dominancia de balanos en secas en el sitio no coralino.
- 6) Existe una gran influencia de la estacionalidad (a una escala de 6 meses) en el proceso de calcificación, con valores generalmente más altos en lluvias, y más bajos en secas, en los sitios coralinos. Esto se debió fundamentalmente a la dominancia de calcificadores grandes como serpúlidos y bivalvos en la época de lluvias.

- 7) El incremento anormal de la temperatura (el promedio anual aumentó casi 2 °C), registrado durante 2014-2015, se relacionó con una disminución de la tasa de calcificación en los sitios coralinos (de 1.51 a 0.97 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹), y con el incremento de la misma (de 3.94 a 10.84 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹) en el no coralino (BM).
- 8) La calcificación en las zonas coralinas varió de 0.53 a 2.5 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹, que está dentro de los promedios calculados en el Pacífico central o el Mar Caribe, en cambio en la bahía de Mazatlán (BM) varió desde 1.44 hasta 10.88 g CaCO₃·m⁻²·día⁻¹, calcificación muy por encima de los promedios arrecifales. Estas diferencias se debieron a la dominancia por las algas calcáreas y los briozoos en los ecosistemas coralinos, mientras que en BM los balanos fueron dominantes y que tienen mayor crecimiento vertical, por lo tanto, mayor densidad por superficie.
- 9) La cobertura total no está relacionada con las tasas de calcificación, debido probablemente al tipo de crecimiento característico de cada grupo taxonómico, como el de los balanos y bivalvos que crecen en mayor volumen.
- 10) Se definieron tres microhábitats diferentes en relación a la cantidad de luz que reciben: (A1>>B2>Crípticos (A2 y B1). La sedimentación fue un factor determinante en la calcificación, siendo más alta la calcificación en el microhábitat no expuesto a los sedimentos (B2) y más baja en el expuesto a los sedimentos (A1).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alarcón E, Valdés N, Torres R (2015) Saturación del carbonato de calcio en un área de cultivo de mitílidos en el Seno Reloncaví, Patagonia norte, Chile. Lat. Am. J. Aquat. Res., 43(2): 277-281. DOI: 10.3856/vol43-issue2-fulltext-1
- Álvarez-Borrego S (2007) Principios generales del ciclo del carbono en el Océano. En: B. Hernández de la Torre y Gilberto Gaxiola Castro, Editores, "Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México". Instituto Nacional de Ecología. 11-28 p. (PA: 64883).
- Álvarez-Borrego S (2012) New phytoplankton production as a tool to estimate the vertical component of water exchange between the Gulf of California and the Pacific. Cienc. Mar. 38: 89–99. http://dx.doi.org/10.7773/cm.v38i1A.1885
- Ávila E, Carballo JL (2009) A preliminary assessment of the invasiveness of the IndoPacific sponge Chalinula nematifera on coral communities from the tropical Eastern Pacific. Biological Invasions 11(2):257–264 DOI 10.1007/s10530-008-9230-5.
- Bádenas B, Aurell M (1999) Enseñanza de las Ciencias de la Tierra (7.1) 21-28. I.S.S.N.: 1132-9157
- Bautista-Guerrero E (2010) Biología reproductiva de esponjas excavadoras de corales hermatípicos del genero Pocilpora. Tesis de doctorado. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Mazatlán, Sinaloa, México: 121pp.
- Bibby R, Widdicombe S, Parry H, Spicer J, Pipe R (2008) Effects of Ocean Acidification on the Immune Response of the Blue Mussel Mytilus edulis. Aquatic Biology, 2:67-74.
- Bocco G (1997) Manifestación de Impacto Ambiental, Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit, México, Instituto de Ecología, Unidad Morelia, UNAM (Documento interno).

- Bond NA, Cronin MF, Freeland H, Mantua N (2015) Causes and impacts of the 2014 warm anomaly in the NE Pacific, Geophys. Res. Lett., 42, 3414–3420, doi:10.1002/2015GL063306
- Caldeira K, Wickett ME (2003) Anthropogenic carbon and ocean pH. Nature, 425, 365.
- Cárdenas A, Sanchez S, Tinajero C, Gonzalez V, Baires L (2012) Hipoclorito de sodio en irrigacion de conductos radiculares: Sondeo de opinion y concentracion en productos comerciales. Rev Odont Mex. 2012 Oct-Dic;16(4):252-8.
- Chave K, Smith S, Roy VKJ (1972) Carbonate production by coral reefs. Mar Geol 12: 123-140.
- CONANP (2005) Programa de conservación y manejo Parque Nacional Isla Isabel. Comision Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México, Ciudad de México. 164 p. ISBN 968-817-709-1.
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs Science, 199 pp. 1302–1310.
- Cortés J (1997) Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. Coral Reefs 16:39–46.
- Costa OS Jr, Attrill MJ, Pedrini AG, De-Paula JC (2002) Benthic macroalgal distribution in coastal and offshore reefs at Porto Seguro Bay, Brazilian Discovery Coast. In: Proceedings of the 9th International Coral Reef Symposium, pp 507.
- Davies PJ, Hutchings PA (1983) Initial colonization, erosion and accretion on coral substrate experimental result, Lizard Island, Great Barrier Reef. Coral Reefs 2:27–35.
- De la Cruz-Orozco ME, Gaxiola-Castro G, García-Córdova JA, Friederick G, Cháve FP, Gómez-Valdés J (2007) Presión parcial del bioxido de carbono (pCO2) frente a Baja California. In Benigno Hernández de la Torre y Gilberto Gaxiola Castro (Eds.), Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México (1st ed., pp. 397-409). Instituto Nacional de Ecología. (ID: 11118)

- Dickson AG, Sabine CL, Christian JR (2007) Guide to best practices for ocean CO2 measurements, PICES Special Publication 3 IOCCP Report No. 8. 191.
- Eakin CM (1996) Where have all the carbonates gone: a model comparison of calcium carbonate budgets before and after the 1982–1983 El Nino at Uva Island in the eastern Pacific. Coral Reefs 15:109–119.
- Edinger E, Limmon G, Jompa J, Widjatmoko W, Heikoop J (2000) Normal coral growth rates on dying reefs: Are coral growth rates good indicators of reef health? Mar Pollut Bull 40: 404–424.
- Fabricius KE, De'ath G (2001) Biodiversity on the Great Barrier Reef: large-scale patterns and turbidity-related local loss of soft coral taxa, in: Wolanski, E. (Ed.)

 Oceanographic processes of coral reefs: physical and biological links in the Great Barrier Reef. pp. 127-144.
- Fabry VJ, Seibel BA, Feely RA, Orr JC (2008) Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. ICES Journal of Marine Science, 65: 414–432.
- Feely RA, Boutin J, Cosca CE, Dandonneau Y, Etcheto J, Inoue H, Ishii M, LeQuere C, Mackey DJ, McPhaden M, Metzl N, Poisson A, Wanninkhof R (2002) Seasonal and interannual variability of CO2 in the equatorial Pacific. Deep-Sea Res., II, 49, 2443-2469.
- Feely RA, Byrne RH, Acker JG, Betzer PR, Chen CTA, Gendron JF, Lamb MF (1988) Winter-summer variations of calcite and aragonite saturation in the northeast Pacific. Mar. Chem., 25: 227-241.
- Feely RA, Doney SC, Cooley SR (2009) Ocean acidification: Present conditions and future changes in a high-CO2 world, Oceanography, 22(4), 36–47, doi:10.5670/oceanog.2009.95.

- Gischler E, Ginsburg RN (1996) Cavity dwellers (coelobites) under coral rubble in southern Belize barrier and atoll reefs. Bull. Mar. Sci. 58(2):570-589.
- Grasshoff K, Ehrhardt M, Kremling K (1983) Methods of sea water analysis, 2nd edn. VerlagChemie, Weinheim.
- Harney JN, Fletcher CH (2003) A budget of carbonate framework and sediment production, Kailua Bay, Oahu, Hawaii. J Sediment Petrol 73:856–868.
- Harrould-Kolieb E, Savitz J (2009) ¿CÓMO AFECTA EL CO2 A LOS OCÉANOS?.OCEANA. 2 ed.
- IPCC (2007) Parry ML, Canziani OF, Palutikof JP, Coautores 2007: ResumenTecnico. Cambio Climatico 2007: Impactos, Adaptacion y Vulnerabillidad. Aportes del Grupo de Trabajo II al Cuarto Informe de Evaluacion del Panel Intergubernamental sobre Cambio Climatico, M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden y C.E. Hanson, Eds., Cambridge UniversityPress, Cambridge, Reino Unido.
- Jackson JBC (1977) Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies. The American Naturalist 111: 743–767.
- Jackson JBC, Winston JE (1982) Ecology of cryptic coral reef communities. 1) Distribution and abundance of major groups of encrusting organisms. J Exp Mar BiolEcol 57:135–147.
- Jordán-Dahlgren E, Rodríguez-Martínez RE (2003) The Atlantic coral reefs of Mexico. In: Cortés J (ed.), Latin American Coral Reefs. Elsevier, Amsterdam, pp. 131–158.
- Kelley JJ, Hood DW (1971) Carbon dioxide in the Pacific Ocean and Bering Sea: Upwelling and mixing. Journal of Geophysical Research 76: 745-752. doi: 10.1029/JC076i003p00745. issn: 0148-0227.

- Kleypas JA, Buddemeier RW, Archer D, Gattuso JP, Langdon C, Opdyke BN (1999)
 Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs.
 Science, 284(5411): 118-120.
- Kroeker KJ, Kordas RL, Crim RN, Singh GG (2010) Meta-analysis reveals negative yet variable effects of ocean acidification on marine organisms. Ecol. Lett., 13, 1419–1434.
- Lavín MF, Beier E, Gómez-Valdés J, Godínez VM, García J (2006) On the summer poleward costal current off SW Mexico. Geophys. Res. Lett. 33 (L02601).
- Lavín MF, Castro R, Beier E, Godínez VM, Amador A, Guest P (2009) SST, thermohaline structure, and circulation in the southern Gulf of California in June 2004 during the North American Monsoon Experiment. J. Geophys. Res. 114 (C02025), doi:10.1029/2008JC004896
- Lavín MF, Marinone SG (2003) An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. In: Velasco-Fuentes OU, Sheinbaum J, Ochoa J (eds.), Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 173–204.
- Mallela J (2007) Coral reef encruster communities and carbonate production in cryptic and exposed coral reef habitats along a gradient of terrestrial disturbance. Coral Reefs 26: 775–785.
- Mallela J (2013) Calcification by Reef-Building Sclerobionts.PLoS ONE 8(3): e60010. doi:10.1371/journal.pone.0060010.
- Mallela J, Perry CT (2007) Calcium carbonate budgets for two coral reefs aVected by diVerent terrestrial runoV regimes, Rio Bueno, Jamaica. Coral Reefs 26:53–68.
- Mallela J, Perry CT, Haley MP (2004) Reef morphology and community structure along a Xuvial gradient, Rio Bueno, Jamaica. Caribb J Sci 40:299–311.

- Manzello DP, Brandt ME, Smith TB, Lirman D, Hendee JC, Nemeth RS (2007) Hurricanes benefit bleached corals. Proceedings of the National Academy of Science 104:12035-12039.
- Manzello DP, Kleypas JA, Budd DA, Eakin CM, Glynn PW, Langdon C (2008) Poorly cemented coral reefs of the eastern tropical Pacific: Possible insights into reef development in a high-CO2 world, Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A., 105, 10,450–10,455, doi:10.1073/pnas.0712167105.
- Mariath R, Riosmena RR, Figueiredo MAO (2013) Succession of crustose coralline red algae (Rhodophyta) on coralgal reefs exposed to physical disturbance in the southwest Atlantic.Helgol Mar Res (2013) 67:687–696. http://dx.doi.org/10.1007/s10152-013-0354-3.
- Marinone SG (2003) A three-dimensional model of the mean and Seasonal circulation of the Gulf of California. J. Geophys. Res. 108 ((C10)3325), doi:10.1029/2002JC001720
- McNeil BI, Matear RJ, Barnes DJ (2004) Coral reef calcification and climate change: The effect of ocean warming. Geophys. Res. Lett., 31, L22309, doi: 10.1029/2004GL021541.
- Millero FJ, Pierrot D, Lee K, Wanninkhof R, Feely RA, Sabine CL, Key RM (2002) Dissociation constants for carbonic acid determined from field measurements. Deep Sea Research I, 49: 1705–1723.
- Moberg F, Folk C (1999) Ecological goods and services of coral reef ecosystems. Ecol Econ 29:215–233.
- Mulhall M (2007) Saving rainforests of the sea: An analysis of international efforts to conserve coral reefs Duke Environmental Law and Policy Forum 19:321–351.
- NOAA ESRL (2015) ENSO: Recent evolution, current status and prediction. National Weather services. NOAA Center for weather and climate predictions.

- http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml
- OA Reference User Group (2010) Ocean Acidification: Questions Answered. Laffoley, D. d'A., and Baxter, J.M. (eds). European Project onOceanAcidification (EPOCA). 24 pp. Descargar Manual Preguntas y Respuestas: Acidificación del Océano, 2009. http://www.epoca-project.eu/index.php/Outreach/RUG/.
- Odum HT, Odum EP (1955) Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll Ecol. Monogr., 25 (1955), pp. 291–320.
- Ohde S, Van Woesik R (1999) Carbon dioxide flux and metabolic processes of a coral reef,
 Okinawa. Bulletin of Marine Science 65: 559–576.
- Oliver T, Vargas-Angel B, Misa P, Young C, Clark SJ, Pomeroy N (2015) Calcification Rates of Crustose Coralline Algae derived from Calcification Accretion Units (CAUs) deployed across U.S. Pacific Reefs since 2010 (NCEI Accession 0137093). Version 1.1. NOAA National Centers for Environmental Information. CREIOS Pacific Reef Assessment and Monitoring Program (RAMP)
- OWSC (2014) Office of the Washington State Climatologist. The Blob: Warm Water off the Coast of the PNW and What it May Mean for Our Summer Weather. A message from the State Climatologist. Volume VIII Issue 6. http://climate.washington.edu
- Park KP (1969) Oceanic CO2 system: An evaluation of ten methods of investigation. Limnol. Oceanogr. 14: 179–186.
- Payri CE (1997) Hydrolithon reinboldii rhodolithon distribution, growth and carbon production of a French Polynesian reef. In: Lessios HA, Macintyre IG, editors.

 Panama: Smithsonian Tropical Research Institute.
- Perry CT (1999) Reef framework preservation in four contrasting modern reef environments, Discovery Bay, Jamaica. J Coast Res. 15:796–812

- Pörtner, Hans O, Langenbuch M, Reipschlager A (2004) Biological Impact of Elevated Carbon Dioxide Concentrations: Lessons from animal physiology and Earth History, Journal of Oceanography, 60:705-718,
- Price NN, Martz TR, Brainard RE, Smith JE (2012) Diel Variability in Seawater pH Relates to Calcification and Benthic Community Structure on Coral Reefs. PLoS ONE 7(8): e43843. doi:10.1371/journal.pone.0043843.
- Ries JB, Cohen AL, McCorkle DC (2009) Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO2-induced ocean acidification. Geology, 37, 1131–1134.
- Rodríguez-Ibáñez C, Álvarez-Borrego S, Marinone SG, Lara-Lara JR (2013) The Gulf of California is a source of carbon dioxide to the atmosphere. Ciencias Marinas, vol. 39, núm. 2, 2013, pp. 137-150 Universidad Autónoma de Baja California Ensenada, México.
- Rosales-Hoz MTL (1980) Manual de laboratorio de oceanografía. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 170p.
- Sabine CL Feely RA, Gruber N, Key RM, Lee K, Bullister JL, Wanninkhof R, Wong CS, Wallace DWR, Tilbrook B, Millero FJ, Peng TH, Kozyr A, Ono T, Rios AF (2004) The oceanic sink for anthropogenic CO2. Science 305: 367-371.
- Scoffin TP (1992) Taphonomy of coral reefs: a review. Coral Reefs 11:57–77.
- Scoffin TP, Garrett P (1974) Processes in the formation and preservation of internal structures in Bermuda patch reefs. Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp., 2, 429-448.
- Sheppard C, Al-Husiani M, Al-Jamali F, Al-Yamani F, Baldwin R, Bishop J, Benzoni F, Dutrieux E, Dulvy NK, Durvasula SRV, Jones DA, Loughland R, Medio D, Nithyanandan M, Pilling GM, Polikarpov I, Price ARG, Purkis S, Riegl B, Saburova M, Namin KS, Taylor O, Wilson S, Zainal K (2010) The Gulf: a young sea in decline. Mar. Pollut. Bull., 60, 13–38. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2009.10.017

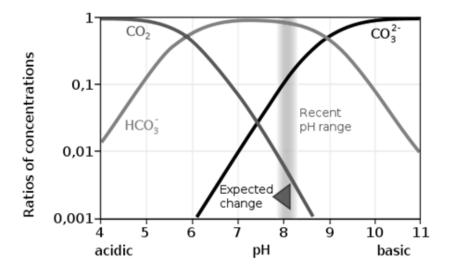
- Silverman J, Lazar B, Cao L, Caldeira K, Erez J (2009) Coral reefs may start dissolving when atmospheric CO2 doubles, Geophysical Research Letters 36, L05606, doi:10.1029/2008GL036282.
- Silverman, J, Lazar B, and Erez J (2007) Effect of aragonite saturation, temperature, and nutrients on the community calcification rate of a coral reef, J. Geophys. Res., 112, C05004, doi:10.1029/2006JC003770.
- Stearn CW, Scoffin TP, Martindale W (1977) Calcium carbonate budget of a fringing reef on the west coast of Barbados: Part 1. Zonation and productivity. Bulletin of Marine Science, 27:479-510.
- Steneck RS (1986) The ecology of coralline algal crusts: convergent patterns and adaptive strategies. Ann Rev EcolSyst 17:273–303.
- Sylvan JC (2006) How to Protect a Coral Reef: The Public Trust Doctrine and the Law of the Sea, 7 SUSTAINABLE DEV. L. & POL'Y 32, 33.
- Takahashi T, Olafsson J, Goddard J, Chipman DW, Sutherland SC (1993) Seasonal variation of CO₂ and nutrients in the high latitude surface oceans: a comparative study. Glob.Biogeochem.Cycles7,843–878.
- Takahashi T, Stewart C, Sutherland, Chipman DW, Goddard JG, Cheng Ho, Newberger T, Sweeney C, Munro DR (2014) Climatological Distributions of pH, pCO2, Total CO2, Alkalinity, and CaCO3 Saturation in the Global Surface Ocean Contributed Goddard Lamont-Doherty Earth Observatory of Columbia University, Palisades, NY 10964 And Timothy Newberger and Colm Sweeney Cooperative Institute in Environmental Sciences, University of Colorado, Boulder, CO 80309.
- Takahashi T, Sutherland SC, Sweeney C, Poisson A, Metzl N, Tillbrook B, Bates N, Wanninkhof R, Feely RA, Sabine C, Olafsson J, Nojiri Y (2002) Global sea–air CO₂ flux based on climatological surface ocean pCO₂, and seasonal biological and temperature effects.Deep-SeaRes.II49, 1601–1622.

- Uddin S ,Gevao D, Al-Ghadban AN, Nithyanandanb M, Al-Shamroukha D (2012)

 Acidification in Arabian Gulf Insights from pH and temperature measurements. J

 EnvironMonit. May;14(5):1479-82. doi: 10.1039/c2em10867d. Epub 2012 Apr 11.
- Vecsei A (2004) A new estimate of global reefal carbonate production including the fore-reefs. Global Planet Change 43: 1–18.
- Villas Boas AB, Figueiredo MAO, Villaça RC (2005) Colonization and growth of crustose coralline algae (Corallinales, Rhodophyta) on the Rocas Atoll. Braz J Oceanogr 53:147–156
- Wheatly MG, Henry RP (1992) Extracellular and intracellular acid-base regulation in crustaceans. J. Exp. Zool., 263, 127–142.
- Wicks LC, Murray RJ (2012) Benthic invertebrates in a high CO₂ world. Oceanography and Marine Biology: An Annual Review, 50, 127-188.
- Yates KK, Halley RB (2006) CO₃²– concentration and pCO₂ thresholds for calcification and dissolution on the Molokai reef flat, Hawaii, Biogeosciences, 3, 357–369.

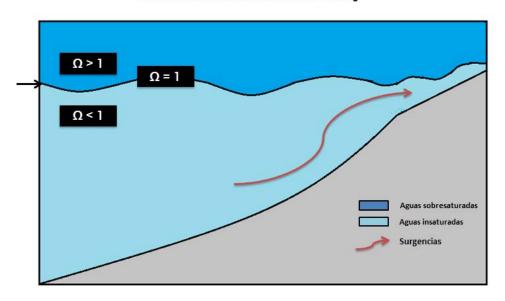
ANEXOS



Anexo 1 Efecto de la disminución del pH marino observado: disminución de la concentración del ión carbonato CO_3^{2-} .

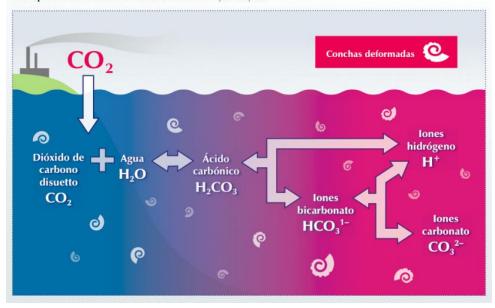
La línea sombreada representa el pH marino actual. Fuente: http://triplenlace.com/2012/07/23/la-acidificacion-de-los-oceanos-causas-y-efectos/#sthash.JqEbRi6F.dpuf

→ Horizonte de Saturación del CaCO₃



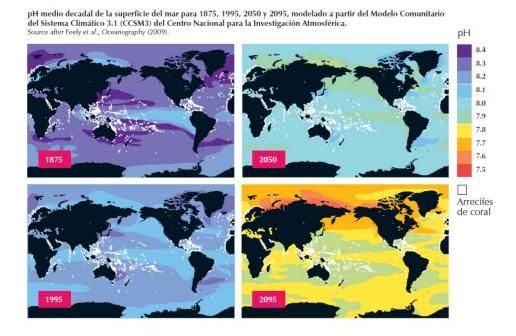
Anexo 2 Horizonte de saturación de carbonatos en la columna de agua.

La quema de combustibles fósiles provoca un aumento del CO₂ en la atmósfera que es captado por el océano y hace que éste se vuelva más ácido. Source University of Maryland.



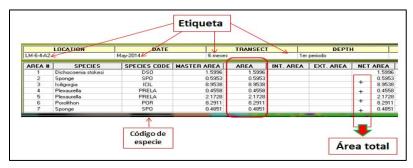
Anexo 3 Especiación química del ciclo del carbono en el medio marino.

Fuente: University of Maryland http://blog.salylaurel.es/acidificacion-de-los-oceanos/



Anexo 4 Niveles de Acidificación vistos y previstos a nivel mundial.

Fuente: Ocean Acidification Reference User Group, 2010.





Anexo 5 Superficie Experimental en programa Coral Point Count para determinar porcentaje de cobertura.

✓ Instalación.	✓ Obtención.			
-Varillas lisa de acero de 7 mm de diámetro por 20 cm de	-Etiquetas de Iona.			
largo y un extremo con punta afilada.				
-Varillas con rosca de 7mm de diámetro por 15 cm de largo.	-Llaves de ½ ".			
-Tuercas de ½ ".	-Navaja.			
-Llaves de ½ ".	-Bolsas ziploc.			
-Bridas de 0.10 x 14 ".	-Etiquetas de papel engomado.			
-Separadores de PVC de 1cm.	-Lápiz.			
-Huesos de perro de metal.	-Cloro comercial "cloralex"			
	(dilución original al 5.4%).			
-Superficies de PVC de 10 cm x 10 cm con orificio en esquina	-Recipientes tupper de 12 x 12 x 6			
donde quepa la varilla con rosca de 7 mm de diámetro.	cm.			
-Martillo.	-Espátula.			
-Resina PRO-LINE 4545 Splash Zone Yellow.	-Bisturí.			
-Resina PRO-LINE 4545 Splash Zone Black.	-Balanza de precisión.			
	-Cámara fotográfica de alta			
	resolución.			
	-Bitácora.			
	-Software Coral Point Count CPCe			
	V4.1			

Anexo 7 Tasas de calcificación y cobertura en organismos incrustantes según diferentes autores (E=Expuesto, C=Críptico).

Encruster	Tasa de Calcificación (g m ⁻² día ⁻¹)	Micro- hábitat (E o C)	Acreción lateral (mm/mes)	Acreción vertical (mm/año)	Cobertura	Lugar	Tiemp o (meses)	
Encrusters	0.2 1.3	RF-8m E RC-1m C			16% 94.5%	Pto. Morelos Yucatán	24	Hepburn et al. 2014
		E C			10% 85%	(Caribe) Pto. Morelos Yucatán	12	Hepburn et al. 2014
Encrusters		Mayor cobertura en C.				(Caribe)	12	Mallela, 2007
Encrusters		Mayor cobertura en E.			79% ACC>Bry >Ser>Bal> For	Tobago (Caribe)	12	Mallela, 2013.
Encrusters	2.7-4.99						12	Mallela y Perry, 2006.
Encrusters								
ACC		E			LAG- 68% RC- 57%	Pto. Morelos Yucatán (Caribe)	12, 24	Hepburn et al. 2014
		E	1.0-2.8	0.5-5.2		Barbados (Caribe)		Adey 1975; Adey and Vassar 1975; Steamet al. 1977; Steneck and Adey 1976; Martindale 1976.
	0.14-9.87							Payri 1997;
		E			98%	Tobago (Caribe)	12	Mallela y Perry 2007 Mallela, 2013.
		C			9%	Tobago (Caribe)	12	Mallela, 2013.
Bryozoo		Alta energía. C.				Barbados (Caribe)		(Gautier 1971, Vasseur 1974)
		Baja sedimenta ción	5.9-3.3 *varía por especies		•	Barbados (Caribe)		Martindale, 1992
		С			8.8%	Tobago (Caribe)	12	Mallela, 2013.

	Ambos, especialm ente C		Yucatán (Caribe)		Hepburn et al. 2014
Serpúlidos	C		Barbados (Caribe)		Martindale, 1992
	С	21.5%	Tobago (Caribe)	12	Mallela, 2013.
	En todos, en especial en C		Yucatán (Caribe)	24	Hepburn et al. 2014
Foraminífe ro	C y Semi- C		Barbados (Caribe)		Martindale, 1992
	C		Yucatán (Caribe)	24	Hepburn et al. 2014
Balanos	E, alta actividad.		Tobago (Caribe)	12	Mallela, 2013.
Moluscos	C, Influencia dos por el año.	38%*	Yucatán (Caribe)	24	Hepburn et al. 2014

Coeficientes de actividad para el hidrógeno a diferentes salinidades y rangos de pH:

Rango	S=3.5	S=7.0	S=11.0	S=14.5	S=18.0	S=21-33.0	S=36.0	
de PH			13					
2.8-2.9	0.865	0.800	0.785	0.775	0.770	0.768	0.773	
3.0-3.9	0.845	0.782	0.770	0.760	0.755	0.753	0.758	
4.0	0.890	0.822	0.810	0.800	0.795	0.793	0.798	

Anexo 8 Coeficiente de variación para el protón H+ en diferentes salinidades y rangos de pH determinados por Anderson y Robbins (1946).