



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

**DETERMINACIÓN DE LA DINÁMICA DE CARBONATOS EN  
ECOSISTEMAS ARRECIFALES DE DIFERENTES ECTORREGIONES  
MARINAS DE MÉXICO: ¿MANTENIMIENTO O PÉRDIDA, CUÁL ES  
EL FUTURO DE LOS ARRECIFES CORALINOS MEXICANOS?**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**DOCTOR EN CIENCIAS**  
(Biología Marina)

PRESENTA:

**Francisco Medellín Maldonado**

**TUTORES PRINCIPALES:**

**Dr. Lorenzo Alvarez-Filip**

Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, ICMyL, UNAM

**Dr. Andrés López-Pérez**

Universidad Autónoma Metropolitana

**COMITÉ TUTOR:**

**Dr. Juan Pablo Carricart-Ganivet**

Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, ICMyL, UNAM

**Dr. Orión Norzagaray-López**

Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, ICMyL, UNAM

**Dr. Rafael Cabral-Tena**

Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, ICMyL, UNAM

**MÉXICO, CD. MX., junio, 2024**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**DETERMINACIÓN DE LA DINÁMICA DE CARBONATOS EN ECOSISTEMAS ARRECIFALES DE DIFERENTES ECORREGIONES MARINAS DE MÉXICO: ¿MANTENIMIENTO O PÉRDIDA, CUÁL ES EL FUTURO DE LOS ARRECIFES CORALINOS MEXICANOS?**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**DOCTOR EN CIENCIAS**  
(Biología Marina)

PRESENTA:

**Francisco Medellín Maldonado**

**TUTORES PRINCIPALES:**

**Dr. Lorenzo Alvarez-Filip**

Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, ICMyL, UNAM

**Dr. Andrés López-Pérez**

Universidad Autónoma Metropolitana

**COMITÉ TUTOR:**

**Dr. Juan Pablo Carricart-Ganivet**

Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, ICMyL, UNAM

**Dr. Orión Norzagaray-López**

Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, ICMyL, UNAM

**Dr. Rafael Cabral-Tena**

Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, ICMyL, UNAM

**MÉXICO, CD. MX., junio, 2024**

## **Dedicatoria**

**A mi hija, mi todo,**

**Al amor de mi vida,**

**A mis padres y hermana, con profundo amor y respeto,**

**A mi puma y mi rosa,**

**A los que no se conforman.**

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Andrés López-Peréz y al Dr. Lorenzo Alvarez-Filip, primeramente, por creer en la propuesta del proyecto desde el principio y por la libertad durante mi investigación. También agradezco su dirección y consejos que me permitieron crecer como investigador.

A lo miembros de mi comité Dr. Juan Pablo Carricart-Ganivet, Dr. Orión Norzagaray-López, Dr. Rafael Cabral-Tena por todos todas las sugerencias, puntos de vista y palabras expresadas durante las reuniones y exámenes tutorales. Gracias Orión, por recibirme en tu laboratorio durante la estancia de investigación para determinar el ciclo de carbonatos, y compartirme, una vez más, tus conocimientos.

Al consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT), por la beca de doctorado otorgada durante la realización de mi tesis.

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por permitirme formarme en sus filas y por los apoyos otorgados para la realización de estancias y participaciones en congresos y cursos.

Al Dr. Leopoldo Ruiz Huerta y al Laboratorio Nacional de Manufactura Aditiva y Digital (MADiT), por las tomografías y asesoría de las mismas.

A todos los miembros del Servicio Académico de Monitoreo Meteorológico y Oceanográfico, SAMMO de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales en Puerto Morelos. Especialmente al M. en I. Miguel Ángel Gómez-Reali y al M. en C. Edgar Escalante-Mancera por la instrumentación de los sensores en los arrecifes de Puerto Morelos, la instalación/ recolecta de las unidades experimentales, asesoramiento técnico, préstamo de materiales y colecta de agua discreta para la determinación del ciclo de carbonatos del arrecife La Catedral.

A la M. en C. Esmeralda Pérez-Cervantes, Dra. Ana Molina-Hernández, a la M. en C. Gabriela Gutiérrez-Estrada, al M. en C. Omar Rivera-Garibay, al M. en C. Raúl Padilla-Guzmán, al Dr. Adolfo Tortolero-Langarica, a la M. en C. Lara Birkart, al M. en C. Fernando Negrete-Soto, a la M. en C. Tania González-Mendoza, la Dr. Rebeca Granja-Fernández, Hidrobiol. Diego García-Medrano, al Dr. Sergio Guendulain-García, al Biol. Virgilio Antonio-Pérez. Gracias por su apoyo en las recolectas de núcleos, manejo de base de datos, instalación de unidades experimentales y/o monitoreo en mis zonas de estudio.

A los miembros de BarcoLab, ArbioLab y EscleroLab por las discusiones científicas, apoyo y aventuras vividas.

A la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales y su gente, gracias por todo,

#HechoenlaUASA

## CONTENIDO

### 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

#### 1.1 Procesos constructivos

- 1.1.1 Corales escleractinios: Unidades básicas de crecimiento
- 1.1.2 Algas Coralinas Incrustantes: Estabilizadoras y protectoras del arrecife
- 1.1.3 Esclerobiontes: Calcificadores “efímeros”
- 1.1.4 Algas Verdes Calcáreas: Productoras de sedimentos

#### 1.2 Procesos destructivos

- 1.2.1 Microbioerosionadores: Debilitadores primarios
- 1.2.2 Macrobioerosionadores internos: Debilitadores internos
- 1.2.3 Peces: Fabricantes de arena y reguladores de algas
- 1.2.4 Esponjas: Principales agentes de debilitamiento estructural

#### 1.3 Presupuesto de carbonatos: herramientas para evaluar el estado de salud de los arrecifes de coral

#### 1.4 Factores ambientales que ejercen efecto en los procesos constructivos y erosivos

- 1.4.1 Temperatura
- 1.4.2 Luz
- 1.4.3 Química del agua marina
- 1.4.4 Impactos globales a los arrecifes de coral

#### 1.5 Estado de los arrecifes del Pacífico y Caribe mexicano

- 1.5.1 Pacífico mexicano
- 1.5.2 Caribe mexicano

#### 1.6 Justificación académica e importancia

#### 1.7 Preguntas de investigación

#### 1.8 Objetivo general

- 1.8.1 Objetivos particulares

#### 1.9 Referencias

### 2. CAPITULO I: *Calcificación primaria. “Parámetros de crecimiento de las principales especies presentes en los arrecifes del Pacífico Sur y Caribe mexicano”*

#### 1. Introducción

#### 2. Métodos

##### 2.1 Área de estudio

- 2.1.1 Pacífico
- 2.1.2 Caribe

##### 2.2 Colecta de muestras

- 2.2.1 Pacífico
- 2.2.2 Caribe

##### 2.3 Características esclerocronológicas

- 2.3.1 Densidad
- 2.3.2 Extensión
- 2.3.3 Calcificación

- 2.4 Análisis
- 3. Resultados
  - 3.1 Pacífico
  - 3.2 Caribe
- 4. Discusión
- 5. Referencias
- 3. CAPÍTULO II: *Calcificación secundaria*. “Perspectivas sobre la calcificación secundaria: Desde los actores clave, hasta los efímeros”**
  - 1. Introducción
  - 2. Métodos
    - 2.1 Procesamiento de muestras
    - 2.2 Análisis
  - 3. Resultados
    - 3.1 Tasa de calcificación y efecto de las comunidades colonizadoras sobre la producción
    - 3.2 Tasa de acreción en las CAU’s
    - 3.3 Composición de las comunidades colonizadoras en las CAU’s
  - 4. Discusión
  - 5. Referencias
  - 6.
- 4. Capítulo III: *Macrobioerosión*. “Macrobioerosión de las principales especies de corales constructoras de arrecifes en dos ecoregiones de México: Pacífico y Caribe”**
  - 1. Introducción
  - 2. Métodos
    - 2.1 Tomografía computarizada de rayos X
    - 2.2 Análisis
  - 3. Resultados
  - 4. Discusión
  - 5. Referencias
- 5. Capítulo IV: *Microbioerosión*. “Microbioerosión de las principales especies de corales constructoras de arrecifes en dos ecoregiones de México: Pacífico y Caribe”**
  - 1. Introducción
  - 2. Métodos
    - 2.1 Colecta
    - 2.2 Cambios en la densidad ( $\text{g} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-3}$ )
    - 2.3 Análisis
  - 3. Resultados
  - 4. Discusión
  - 5. Referencias
- 6. Capítulo V: *Variación espacial de los procesos de calcificación y erosión, una mirada desde lo local a lo regional*.**
  - 6.1 Caribe “La disparidad del pH y temperatura de diferentes hábitats arrecifales determinan la tasa de acumulación de carbonato”**
    - 1 Introducción

- 2 Métodos
  - 2.1 Área de estudio
  - 2.2 Química del agua
  - 2.3 Diseño de experimental
  - 2.4 Estandarización del crecimiento del coral
  - 2.5 Análisis
- 3 Resultados
  - 3.1 Química del agua
  - 3.2 Variabilidad de la calcificación de corales
  - 3.3 Calcificación secundaria
  - 3.4 Macrobioerosión
  - 3.5 Microbioerosión
- 4 Discusión
- 5 Referencias

**6.2 Pacífico “Macrobioerosión de corales constructores de arrecifes y su impacto en la dinámica de carbonatos en los arrecifes de Huatulco, Oaxaca, México”**

- 1 Introducción
- 2 Abstract
- 3 Materiales y métodos
  - 3.1 Área de estudio
  - 3.2 Trabajo de campo y parametrización de los procesos de calcificación y bioerosión
  - 3.3 Tomografía computarizada de rayos X
  - 3.4 Análisis
- 4 Resultados
- 5 Discusión
- 6 Agradecimientos
- 7 Referencias

**6.3 Pacífico “Dinámica espacio-temporal de los procesos de calcificación secundaria en arrecifes del Pacífico: Un enfoque comparativo entre dos arrecifes de Huatulco, Oaxaca, México”**

- 1 Introducción
- 2 Métodos
  - 2.1 Análisis
- 3 Resultados
- 4 Discusión

**7. Capítulo VI: *Balances de carbonatos***

**7.1 Caribe “Newly deceased Caribbean reef-building corals experience rapid carbonate loss and colonization by endolithic organisms”**

- 1 Abstract
- 2 Introduction
- 3 Results
  - 3.1 Changes in skeletal density and porosity
  - 3.2 Reef-scale losses of CaCO<sub>3</sub> after the 2018 SCTLD outbreak

- 4 Discussion
- 5 Materials and methods
  - 5.1 Site and Sample collection
  - 5.2 Changes in skeletal density and porosity between living and dead coral colonies
  - 5.3 Statistics and reproducibility
  - 5.4 Benthic surveys and CaCO<sub>3</sub> loss at the reef scale
  - 5.5 Data availability
  - 5.6 Code availability
  - 5.7 Acknowledgements
  - 5.8 References
- 6 Discusión
- 7.2 Pacífico “De la salud a la erosión: Impacto del evento de mortalidad masiva durante el ENSO 2023 en arrecifes del Pacífico”**
  - 1 Introducción
  - 2 Métodos
  - 3 Resultados
  - 4 Discusión
  - 5 Referencias
- 8. Discusión general**

## 1. INTRODUCCION GENERAL

Los arrecifes de coral son uno de los soportes de vida más importantes del planeta, proporcionando hábitats para aproximadamente el 25% del planeta. Gran parte de su importancia radica en su complejidad estructural (Perry et al. 2008), la cual es construida principalmente de carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ), de origen biogénico. Por esta razón, los arrecifes modernos, son el resultado de millones de años de procesos de calcificación, cementación y erosión continua, llevados a cabo por diversos grupos de organismos (p. ej. corales, algas calcáreas, peces etc.), mismos que son afectados por diferentes factores de origen biológico, químico y físico (p. ej. fotosíntesis, pH, temperatura, huracanes, etc.) (Eyre et al. 2014). Aunque en la formación de los arrecifes intervienen múltiples organismos y procesos, la construcción de los arrecifes es principalmente atribuida a los corales escleractinios debido a su capacidad de secretar grandes volúmenes de  $\text{CaCO}_3$  (Stolarski 2003). En términos generales, los corales escleractinios son organismos coloniales clonales constituidos por múltiples pólipos que viven en asociación simbiótica con micro-algas dinoflageladas unicelulares (familia Symbiodiniaceae), la cual, como producto final de la fotosíntesis, le aporta al coral alrededor del 95% de sus requerimientos energéticos que se destinan a diferentes procesos fisiológicos, entre los que destaca la calcificación (Gattuso et al. 1999). Debido a esta relación, los corales, respecto a otros organismos calcificadores (p. ej. algas calcáreas, moluscos, etc.), pueden secretar  $\text{CaCO}_3$  de forma acelerada (Gattuso et al. 1999, Allemand et al. 2004). Esta secreción de  $\text{CaCO}_3$  es realizada por cada pólipo presente en la colonia, los cuales absorben los iones calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ), del agua marina para depositar continuamente capas finas de  $\text{CaCO}_3$  que se van acumulando a lo largo de la vida del coral y que, en conjunto, constituyen el esqueleto del coral dándole soporte a la colonia (Medellín-Maldonado et al. 2022). La contribución de  $\text{CaCO}_3$  de diferentes especies de coral en escalas geográficas amplias, da origen a estructuras geológicas grandes con topologías complejas (Blanchon et al. 2017), capaces de albergar hasta una cuarta parte de las especies marinas conocidas a pesar de representar apenas el 1 % del sustrato marino en todo el planeta (Allsopp et al. 2009).

A pesar de que la contribución de  $\text{CaCO}_3$  por parte de los corales es el factor de mayor relevancia en la construcción arrecifal, existen procesos secundarios involucrados tanto en la construcción de los arrecifes de coral como en la erosión del mismo, y cada uno de estos

procesos opera en distintas escalas temporales y espaciales (Perry et al. 2008). La función principal de los procesos de construcción secundarios, es el fortalecimiento de la estructura de los arrecifes a través de la cementación de los esqueletos de coral (Perry et al. 2008) y es llevado a cabo principalmente por algas calcáreas (CCA), briozoos y poliquetos. Por su parte, los procesos erosivos, intervienen en la producción de sedimentos (Hubbard et al. 1990), la creación de microhábitats (Tribollet et al. 2002), así como en la remineralización de carbonatos a la columna de agua (Eyre et al. 2014), lo cual es llevado a cabo por diferentes grupos como peces, equinodermos, moluscos, algas e incluso bacterias y hongos (Enochs y Glynn 2017, Schönberg et al. 2017, Pernice et al. 2020). Debido a que la contribución relativa de distintos grupos de organismos y los procesos desacoplados que afectan su actividad es parte neurálgica de esta tesis, los examinaremos por separado clasificándolos de acuerdo a los procesos donde están involucrados (constructivos vs erosivos) con el objetivo de analizar el papel que juegan cada uno de estos grupos dentro del ciclo de carbonatos en los arrecifes de coral.

## **1.1 PROCESOS CONSTRUCTIVOS**

### **1.1.1 Corales escleractinios: Unidades básicas de crecimiento (Capítulo I)**

Los corales escleractinios son invertebrados marinos bentónicos que pertenecen al Phylum Cnidaria, clase Anthozoa, orden Scleractinia (Veron 2000). La calcificación de los corales difiere de otros organismos que fungen como arquitectos de arrecifes (p. ej. ostras, serpúlidos, etc.) debido a que la secreción de  $\text{CaCO}_3$  (con la forma cristalina del aragonita), es un proceso estimulado por organismos fotosintéticos que viven al interior del tejido vivo de los corales, de esta manera, la calcificación, es un proceso mediado por la luz, y por tanto, el aglutinamiento de  $\text{CaCO}_3$  en los arrecifes de coral es más intenso en zonas poco profundas bien iluminadas (< 15 m)(Goreau 1959, Gutiérrez-Estrada 2019).

La cantidad de  $\text{CaCO}_3$  con la que contribuye cada especie de coral, depende del porcentaje de cobertura que ocupa en los arrecifes (Alvarez-Filip 2013), y su tasa de calcificación anual (Carricart-Ganivet et al. 2012), misma que presenta variaciones de acuerdo al tipo de morfología (p. ej. ramificada, masiva, incrustante, etc.) (González-Barrios et al. 2018), profundidad (Gutiérrez-Estrada 2019) e influencia de diferentes factores ambientales (p.ej. temperatura, pH,  $\text{O}_2$ , etc.).

La tasa de calcificación de cada especie ( $\text{g}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ ), es una función del crecimiento de su eje vertical ( $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$ ) y de la cantidad de  $\text{CaCO}_3$  depositado anualmente por unidad de volumen ( $\text{g}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{cm}^{-3}$ ), ambos procesos son conocidos generalmente como tasa de extensión y densidad esquelética, respectivamente (Carricart-Ganivet et al. 2012). Por ejemplo, la fuente principal de  $\text{CaCO}_3$ , en arrecifes bien conservados es proveniente de especies de corales de crecimiento rápido, que poseen generalmente morfologías ramificadas (p. ej. *Acropora* spp., *Pocillopora* spp.), y masivas (p. ej. *Orbicella* spp., *Pavona* spp.) (Alvarez-Filip et al. 2022, Cabral-Tena et al. 2020). Tanto en arrecifes del Pacífico y Caribe de mexicano, este tipo de especies son las principales contribuidoras de  $\text{CaCO}_3$  debido a que presentan tasas de calcificación elevadas y porcentajes de cobertura altos (Medellín-Maldonado et al. 2016, González-Barrios et al. 2018). Por otra parte, existen especies de corales con crecimiento lento, estas especies generalmente presentan morfologías incrustantes (p. ej. *Porites astreoides*) y foliares ((p. ej. *Agaricea* spp., *Undaria* spp.). Las contribuciones de  $\text{CaCO}_3$  de estas especies son menores debido a una tasa de calcificación baja y una cobertura pobre (Medellín-Maldonado et al. 2016). Sin embargo, a diferencia de las especies de crecimiento rápido, suelen hacer frente a escenarios ambientales poco favorables de mejor manera (Álvarez-Filip et al. 2013) (Consultar Capítulo I para mayor información).

### **1.1.2 Algas Coralinas Incrustantes: Estabilizadoras y protectoras del arrecife (Capítulo II)**

Las algas coralinas incrustantes (CCA's), están dentro del Phylum Rhodophyta y se caracterizan por presentar estructuras sólidas constituidas de  $\text{CaCO}_3$  cristalino (calcita y Mg-calcita) entre sus paredes celulares (Reis et al. 2016). Las CCA's son componentes importantes de los arrecifes bien conservados, debido a su actividad de cementación de los esqueletos de coral y por la consolidación de sedimentos al marco arrecifal (Perry 2008). Además, la presencia de CCA's en los arrecifes de coral reduce la actividad erosionadora de organismos macro y micro bioerosionadores internos y externos, principalmente en colonias de coral que presentan algún grado de mortalidad de su tejido vivo (ver Capítulo IV). Esta función puede verse especialmente después de eventos de mortalidad masiva y en zonas de alta energía, como la cresta de los arrecifes donde construyen incrustaciones entre los

escombros y los esqueletos muertos, aumentando la resistencia de las estructuras calcáreas a agentes erosionadores de naturaleza biológica, química y física como ramoneo de peces, disolución y al embate de olas respectivamente (Perry 2008). Se ha observado incluso que las CCA's pueden convertirse en los principales productores de carbonatos en arrecifes que se desarrollan en entornos marginales (Randi et al. 2021). Si bien, estos aportes no son suficientes para promover un desarrollo positivo de los arrecifes donde las CCA's dominan, si son adecuados para amortiguar la erosión neta de la estructura arrecifal, permitiendo a la persistencia de los arrecifes (Cornwalle et al. 2023). Además, las CCA's, cumplen funciones ecológicas importantes, proporcionando señales químicas que facilitan el asentamiento de larvas de corales escleractinios y otros organismos bentónicos (Harrington et al. 2004) (Consultar Capítulo II para mayor información).

### **1.1.3 Esclerobiontes: Calcificadores “efímeros” (ver Capítulo II)**

Dentro de los procesos de calcificación, figuran otros organismos de relevancia ecológica como las escleroesponjas, los briozoos, los balanos y los serpúlidos. Sin embargo, debido a su limitada producción de  $\text{CaCO}_3$ , y/o su capacidad de consolidar estructuras carbonatadas, desempeñan un papel marginal en la formación de los arrecifes (Hubbard et al. 1990, Randi et al. 2021). En general, la biomineralización en estos organismos es el resultado de un proceso bioquímico activamente controlado que les permite construir estructuras de  $\text{CaCO}_3$  al fusionar  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{CO}_3^{2-}$  junto con proteínas, carbohidratos y lípidos (Hubbard et al 1990). Gran parte de las estructuras calcáreas de estos organismos, terminan por integrarse a los sedimentos, los cuales son transportados a otros hábitats costeros y/o el mar profundo, o bien son disueltos por procesos químicos y retornados a la columna de agua (Eyre et al. 2014). Aunque la contribución de estos organismos a la construcción del arrecife es modesta, desempeñan roles ecológicos cruciales al proporcionar microhábitats para una variedad de organismos además de constituir parte importante de los sedimentos de los arrecifes, playas y océano abierto. Por ejemplo, Hubbard et al. (1990) estimó que estos organismos en conjunto, comprenden hasta el 21% de los sedimentos arrecifales. (Consultar Capítulo II para mayor información).

#### **1.1.4 Algas Verdes Calcáreas: Productoras de sedimentos**

Las algas verdes calcáreas (AVC), son un grupo polifilético de algas bentónicas pertenecientes a los Bryopsidales (*Halimeda*, *Penicillus*, *Rhipocephalus* y *Udotea*) y a los Dasyladaceae (*Acetabularia*, *Cymopolia* y *Neomeris*) (Ortegon-Aznar et al. 2017). Estas algas tienen la capacidad de secretar una envoltura citoplasmática constituida por de  $\text{CaCO}_3$  aragonítico (60-80%) y calcítico (-20%) (Wray 1998). Su naturaleza frágil, hace que desempeñen un papel de productor de sedimentos en lugar de una contribución a la estructura (Williams y Polunin 2001). Por ejemplo, *Hallimeda* sp., una especie de AVC, contribuye hasta con el 8% de la producción mundial total de carbonatos (Hillis 1997, Ortegon-Aznar et al. 2017). Las estimaciones de la producción anual de sedimentos *Hallimeda* sp en arrecifes del Caribe mexicano reportan una tasa media de  $0.81 \text{ kg de } \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  (van Tussenbroek y van Dijk 2007). Los sedimentos carbonatados generados por estas algas, componen una extensa gama de tamaño de grano, que van desde arena gruesa hasta limo y arcilla (Perry et al. 2016).

### **1.2 PROCESOS EROSIVOS**

#### **1.2.1 Microbioerosionadores: Debilitadores primarios (Capítulo IV)**

En esta categoría se incluyen organismos de diversos taxones, como algas, cianobacterias y hongos, que generan perforaciones de tamaño inferior a  $100 \mu\text{m}$  (Tribollet 2002, Pernice et al. 2020). Los microbioerosionadores constituyen el primer grupo en colonizar los esqueletos de coral vivos y muertos, utilizando la disolución química para penetrarlos (Tribollet y Golubic 2011), lo que resulta en una reducción en la densidad del esqueleto coralino (Leggat et al. 2019). Este proceso tiene graves implicaciones ecológicas, ya que la disminución de la dureza de los esqueletos de coral los hace más susceptibles a la fragmentación debido a la acción mecánica de las olas (Medellin-Maldonado et al. 2023). Recientemente, un estudio estimó que la disolución biológica causada por las comunidades de microbioerosionadores endolíticos es responsable de la pérdida de hasta el 40% de la masa contenida en colonias de coral después de un año de su muerte, así como de la eliminación del 7% del total de  $\text{CaCO}_3$  secuestrado en todo un sistema arrecifal ubicado en el Caribe mexicano (Medellín-Maldonado et al. 2023) (Consultar Capítulo IV para mayor información).

### **1.2.2 Macrobioerosionadores internos: Debilitadores internos (Capítulo III)**

El debilitamiento de los esqueletos por parte de los microbioerosionadores permite la penetración de otro grupo de bioerosionadores conocidos como macrobioerosionadores internos, entre los que destacan los bivalvos, poliquetos y esponjas (Tribollet & Golubic, 2011). Los macrobioerosionadores internos emplean una combinación de acciones mecánicas y químicas para penetrar los esqueletos (Glynn & Manzello, 2015). En arrecifes del Pacífico Oriental Tropical, los macroerosionadores internos pueden representar hasta el 40% del volumen interno de los esqueletos que infestan (Medellín-Maldonado et al. 2023). Los grupos de macroerosionadores internos mejor estudiados son las esponjas y bivalvos debido a que son los macrobioerosionadores más comunes y con la tasa más alta de remoción de  $\text{CaCO}_3$ , algunos estudios realizados en los arrecifes mexicanos que estos organismos pueden erosionar entre 2 y 20  $\text{kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{año}^{-1}$  (Carballo et al. 2008; Alvarado et al. 2016, Medellín-Maldonado et al. 2023). Por su parte, existen grupos menos estudiados como los poliquetos, cuya tasa de bioerosión se desconoce. El principal obstáculo para seguir de cerca la actividad de estos organismos dentro de los esqueletos de coral vivos y muertos, es la dificultad para cuantificar la remoción que se causa al interior de los esqueletos (Consultar Capítulo III para mayor información).

### **1.2.3 Peces: Fabricantes de arena y reguladores de algas**

Los peces son el gremio de organismos erosionadores que ocupan uno de los papeles primordiales en la ecología y conservación de los arrecifes en distintas latitudes (Enochs y Glynn 2017). El tipo de alimentación entre taxones, tiene diferentes estrategias, algunos se alimentan de tejido vivo de coral, otros raspan los esqueletos para comer las algas que viven en la superficie del esqueleto (epifitas) y al interior del mismo (endolíticas), y también hay raspadores que comen los pólipos de coral (Enochs y Glynn 2017). Dentro de los arrecifes ubicados en el Pacífico Oriental Tropical, se han reportado tasas anuales de erosión de entre 0.16 y 0.45  $\text{kg} \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2}$  (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera 1999, Enochs & Glynn, 2017). Por su parte, los Scaridos o peces loro, debido a sus adaptaciones morfológicas y su riqueza, dominan la erosión de carbonatos en los arrecifes caribeños (Perry et al. 2008, Molina-Hernández et al. 2020).

El efecto que tienen los peces erosionadores, es ampliamente discutido y en algunos casos contradictorio. Por ejemplo, Rotjan y Lewis (2008) argumentaron que los peces loro, ejercen efectos negativos en las poblaciones de corales disminuidas por mortalidades masivas después de eventos como blanqueamiento y enfermedades. No obstante, otro estudio señaló que la herbívora ejercida por los peces, benefician a los reclutas de coral, favoreciendo su competencia contra las algas, especialmente en arrecifes impactados por eventos de blanqueamiento y enfermedades (Mumby 2009). Finalmente, un censo reciente estimó una reducción del 75% en la bioerosión total de los arrecifes ubicados en el Caribe mexicano debido a la disminución de las poblaciones de peces loros (Molina-Hernández et al. 2020). Por otra parte, los peces erosionadores cumplen funciones clave como la producción de sedimentos generados por la remoción de  $\text{CaCO}_3$  a las estructuras carbonatadas a través de sus mordidas, contribuyendo con la exportación de sedimentos a zonas aledañas al arrecife, como lagunas arrecifales y las playas (Hubbard et al. 1990, Molina-Hernández et al. 2020).

#### **1.2.4 Esponjas: Principales agentes de debilitamiento estructural**

Las esponjas son consideradas como los agentes más importantes en términos de su actividad erosionadora (Schönberg et al. 2017). El cambio climático y la acidificación parece no afectarles e incluso, en algunos casos, beneficiarles, aumentando sus metabolismos y la cantidad de  $\text{CaCO}_3$  que remueven de los arrecifes (Schönberg et al. 2017). Por ejemplo, se ha calculado que las esponjas perforadoras del género *Cliona* retiran 20-25 kg  $\text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{año}^{-1}$  y producen alrededor de 6 kg de sedimento carbonatado por  $\text{m}^2$  en arrecifes de las Bermudas (Neumann 1966). Por su parte en el Pacífico Oriental Tropical se ha estimado que *Cliona vermifera* erosiona 2.4 kg  $\text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{año}^{-1}$  y *Cliona flavifodina* erosiona 0.5 kg  $\text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{año}^{-1}$  (Alvarado et al. 2016). La erosión de las esponjas implica una combinación de procesos mecánicos y disolución química (Schönberg et al. 2017). Las esponjas tienen un papel importante en el ciclo de carbonatos, el cual incluye: debilitamiento estructural (Schönberg et al. 2002), modificación de la matriz arrecifal (Schönberg et al. 2001) proporcionando cavidades que son ocupados por una alta diversidad de biota arrecifal (Enochs y Manzello 2012), y contribuyendo hasta con el 30-40% de los sedimentos limosos en el Caribe y el 15 % de los sedimentos finos de los arrecifes en el Pacífico mexicano (Alvarado et al. 2016)(Consultar Capítulo III para mayor información).

### 1.2.5 Equinodermos: Erosionadores superficiales

Dentro de los equinodermos, los erizos y las estrellas de mar son los únicos grupos que tienen actividad erosiva importante dentro de los arrecifes de coral. Son capaces de modificar la distribución, abundancia y composición de especies de algas y corales en arrecifes del Caribe y Pacífico Oriental (Morrison 1988). Se les atribuye una tasa de erosión en el rango de 0.70-10 kg·CaCO<sub>3</sub>·m<sup>2</sup>·año<sup>-1</sup> (Glynn y Manzello 2015). Este rango tan amplio está en razón de la variación de tallas y la abundancia de cada población (Perry 2007). La acción erosiva de los erizos permite construir microhábitats para otras especies y contribuir de manera significativa con la construcción de sedimentos de tipo arenosos (Glynn y Manzello 2015).

### 1.3 Presupuesto de carbonatos: herramientas para evaluar el estado de salud de los arrecifes de coral (Capítulo VI-VII)

Como observamos, el crecimiento de los arrecifes de coral es el resultado de procesos continuos de calcificación y erosión, por lo tanto, para entender completamente su funcionamiento y evaluar el estado de salud de los arrecifes de coral, deben considerarse todas las interacciones que contribuyen en los procesos constructivos y destructivos de estos ecosistemas, así como los factores ambientales que los afectan (Perry et al. 2008). En este sentido, los presupuestos de CaCO<sub>3</sub> son considerados una herramienta útil para medir la contribución relativa (positiva o negativa) que aporta cada grupo de organismos para mantener la complejidad estructural de los arrecifes. Mediante el uso de esta herramienta, se intentan cuantificar diferentes procesos de acreción y erosión que proporciona una estimación de la producción de CaCO<sub>3</sub> que tiene cada arrecife (Perry et al. 2008). Para que exista un crecimiento del arrecife, la producción de CaCO<sub>3</sub> debe exceder su pérdida por erosión física, química y biológica, esto se resume en la siguiente ecuación (Hubbard et al. 1990, Eyre et al. 2014).

$$G = PT - EF - EQ - EB \quad \dots \text{ecuación 1}$$

Dónde: **G**= es la producción neta de CaCO<sub>3</sub> medida convencionalmente en kg de CaCO<sub>3</sub>·m<sup>2</sup>·año<sup>-1</sup>. **PT** = es la producción bruta de carbonato de todos los organismos calificadores. **EF**= es la pérdida de CaCO<sub>3</sub> por efecto mecánico (p. ej. Olas, tormenta, huracanes, etc.). **EQ**= Es la disolución de las estructuras carbonatadas y **EB**= Es el CaCO<sub>3</sub> removido por diferentes organismos

A través de la ecuación descrita, podemos observar que la producción de  $\text{CaCO}_3$  neta ( $G$ ) está en función de: **1)** la abundancia relativa de diferentes organismos calcificadores y bioerosionadores, **2)** la tasa de calcificación o remoción de  $\text{CaCO}_3$  de cada grupo de organismos, **3)** las condiciones físicas que posee cada zona y/o arrecife (oleaje, huracanes) y **4)** factores ambientales como la temperatura y química del agua (Hubbard et al. 1990). Es importante destacar que  $G$ , puede tener un valor negativo. Esto sucede cuando los procesos destructivos dominan sobre los constructivos. Tener un valor negativo sugiere que los arrecifes entran en un estado erosivo y su estructura se verá comprometida llegando incluso a colapsar (Edinger et al. 2000). Mientras que una producción de 1.5 a 5  $G$ , señala un arrecife saludable en continuo crecimiento (Kleypas et al. 1999, Perry and Smithers 2011).

#### **1.4 Factores ambientales que ejercen efecto en los procesos constructivos y erosivos**

##### **1.4.1 Temperatura (Capítulo V)**

La temperatura es un factor que guarda una relación estrecha con la tasa de calcificación de diversas especies de coral (Carricart-Ganivet et al. 2012). Aunque cada especie de coral posee una sensibilidad diferente al aumento de temperatura (Carricart-Ganivet et al. 2012), se ha visto que los umbrales térmicos promedio se alcanzan alrededor de los 26-28° C (Edmunds 2005, Veron 2000, Carricart-Ganivet et al. 2012). Contrariamente, el límite inferior de este umbral térmico -también llamado estrés por frío-, se alcanza a los < 20°C (Manzello et al. 2015). Cuando se superan estos umbrales, la calcificación se reduce y consecuentemente la cantidad de  $\text{CaCO}_3$  aportada por cada especie es menor (Schlager 1992). Por otra parte, el aumento prolongado de alta temperatura ( $\geq 3$  semanas), está asociados con eventos de blanqueamiento masivos de corales (Hoegh-Guldberg et al. 1999). El blanqueamiento, se da por la pérdida de las algas simbióticas que viven dentro del tejido de coral, producto del estrés crónico o episódico derivado del aumento de temperatura (Hoegh-Guldberg 1999). La ruptura de la relación simbiótica genera un desequilibrio fisiológico que induce a tasas de calcificación reducidas y a mortalidades masivas (Cantin et al. 2010). Por ejemplo, se ha observado una reducción de hasta el 40% en la tasa de extensión en los esqueletos de coral durante episodios de blanqueamiento masivo (Mendes y Woodley 2002).

Un estudio realizado en el Sistema Arrecifal Mesoamericano mostró evidencias de un crecimiento suprimido durante los 8 años posteriores a un evento de blanqueamiento (Carilli

et al. 2008). Mientras que, en la gran barrera de coral australiana, se han reportado reducciones en la tasa de calcificación de *Porites* sp. de hasta el 18% después del blanqueamiento masivo en 1998 (Cantin y Lough 2014). El blanqueamiento no solo reduce la tasa de calcificación de diferentes especies de coral, también se ha observado que influyen profundamente en el sistema de carbonatos (Courtney et al. 2020, Dove et al. 2020). Específicamente, el blanqueamiento de corales interrumpe el balance entre las reacciones NEP (fotosíntesis ↔ respiración), y NEC (calcificación ↔ disolución), aumentando la respiración de la materia orgánica generada por la muerte masiva de corales y el crecimiento de macroalgas, causando un aceleramiento en la actividad de los procesos erosivos (Legalt et al. 2019, Medellín-Maldonado et al. 2023).

#### **1.4.2 Luz**

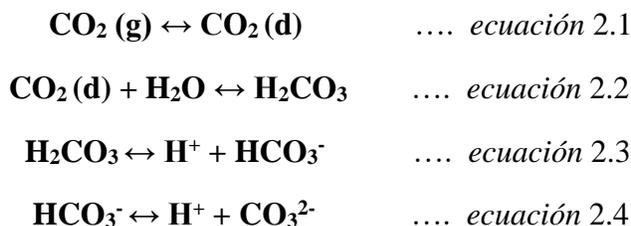
La capacidad de producción de  $\text{CaCO}_3$  de los arrecifes, está en función de las tasas de calcificación de organismos autótrofos, por tanto, la construcción del arrecife es una función de la tasa de fotosíntesis (Goreau 1959). En otras palabras, uno de los factores más importantes en términos de la producción de  $\text{CaCO}_3$  en los arrecifes de coral es la luz (Goreau 1959, Bosscher y Schlager 1992, Bosscher 1993). Por esta razón, tanto la distribución, la arquitectura, y las tasas de calcificación de los organismos, están condicionadas a la disponibilidad de luz (Schlager 1992, Bosscher 1993, Carricart-Ganivet et al. 2007).

La disponibilidad de luz disminuye exponencialmente con la profundidad del agua (Bosscher y Schlager 1992). Esto implica una zona de saturación de luz en aguas poco profundas (10-20 m), en esta zona la luz no es una limitante del crecimiento de los organismos calcificadores incluidos los corales (Schlager 1992). El hecho de que la luz sea un regulador importante en la abundancia y distribución de los corales, deriva de la relación simbiótica que tienen con algas dinoflageladas (Trench et al. 1997). Esta relación, favorece al coral con los productos derivados de la fotosíntesis que utilizan para cubrir los altos requerimientos energéticos que demanda la calcificación (Colombo-Pallotta et al. 2010). Diversos estudios han demostrado disminuciones en el crecimiento y la tasa de calcificación en función de disponibilidad de luz (Bosscher 1993, Carricart-Ganivet et al. 2007, Guitierrez-Estrada en prep.). En todos, observaron disminuciones de crecimiento y calcificación significativas después de la zona de saturación de luz (10-20 m). Por ejemplo, Bosscher y Schlager (1992), encontraron una

reducción promedio del 60% en la extensión de *Orbicella annularis* en un arrecife de Curazao (<10 m = ~1 cm año<sup>-1</sup>; >20 m = ~0.4 cm año<sup>-1</sup>). Por su parte, un estudio reciente realizado en el Caribe mexicano mostro una disminución del 37% en la tasa de calcificación del coral *Orbicella faveolata* (<10m = ~0.90 g.cm<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>; >20m = ~0.56 g.cm<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>) (Guitierrez-Estrada en prep).

### 1.4.3 Química del agua marina (Capítulo V)

El sistema de carbonatos en el agua de mar, es un sistema biogeoquímico complejo que influye profundamente en la producción de CaCO<sub>3</sub> en diferentes ecosistemas marinos como loa arrecifes de coral. Este sistema comienza con el intercambio de CO<sub>2</sub> a través de la interfaz aire-mar, continua con la conversión de varias fases inorgánicas de CO<sub>2</sub> disuelto y finaliza con la precipitación y disolución de CaCO<sub>3</sub> (Zeebe y Wolf-Gladrow 2001, Kleypas y Langdon 2006). Este sistema trabaja bajo las siguientes ecuaciones:



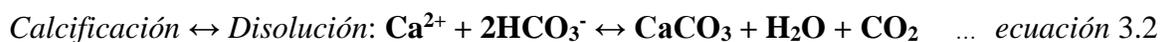
Dónde: **CO<sub>2</sub> (g)** = Dióxido de carbono atmosférico, **CO<sub>2</sub> (d)** = Dióxido de carbono disuelto.

**H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>** = Acido carbónico, **HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>** = Ion bicarbonato, **CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>** = Ion carbonato.

La primera ecuación (2.1), refiere al intercambio de CO<sub>2</sub> entre la atmosfera y el océano por difusión simple. La ecuación 2.2, señala la conversión del CO<sub>2</sub> disuelto a ácido carbónico al reaccionar con el agua de mar. Mientras que la ecuación 2.3 y 2.4, representan los productos de la disociación del ácido carbónico (bicarbonato, carbonato e hidrogeno). Estas últimas reacciones (ecuación 2.3 y 2.4) liberan H<sup>+</sup> al agua de mar, modificando el pH. La liberación de estos H<sup>+</sup> reactivos modula la cantidad de CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> disponibles para procesos de calcificación. Por ejemplo, en un pH <7.7 predomina el CO<sub>2</sub> disuelto, mientras que en un pH>8.1 el ion carbonato (CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>) se encuentra a mayor proporción, y por tanto existe mayor materia prima para la precipitación de CaCO<sub>3</sub> (Kleypas et al. 1999).

La capacidad de captación de carbono de los océanos está controlada principalmente por la capacidad biológica, la luz, la temperatura y la química de aguas superficiales y profundas (Kleypas et al. 1999). Por otra parte, este sistema de ecuaciones, permite ver que la química del océano está íntimamente relacionada con los organismos marinos que habitan los ecosistemas marinos, es decir, todos los organismos que viven en el mar dependen de la química de agua que les rodea, pero la actividad metabólica de cada organismo afecta la química de las aguas circundantes, especialmente en ecosistemas poco profundos como los arrecifes de coral (Zeebe y Wolf-Gladrow 2001). Por ejemplo, la temperatura afecta fuertemente a la ecuación 2.1, ya que la solubilidad disminuye conforme lo hace la temperatura. Por otra parte, procesos biológicos como la fotosíntesis, consumen  $\text{CO}_2$  haciendo que la concentración de  $\text{H}^+$  disminuya, aumentando la alcalinidad del agua de mar, permitiendo una mayor concentración de  $\text{CO}_3^{2-}$ . Contrariamente, la respiración de las comunidades biológicas dispara la concentración de  $\text{H}^+$  aumentando la acidez del agua y promoviendo procesos de disolución (Kleypas et al. 1999).

Bajo el contexto anterior, podemos observar que la concentración de iones principales, el carbono orgánico e inorgánico disuelto y los nutrientes que componen el agua de mar en los arrecifes, es utilizada por diferentes organismos para producir materia orgánica y construir estructuras carbonatadas complejas (Kleypas et al. 1999, Andersson 2015). Dentro del sistema de carbonatos en los arrecifes de coral, existen dos procesos de gran relevancia, la fotosíntesis y la calcificación:



Dónde (ecuación 3.1):  $\text{CO}_2$  = dióxido de carbono,  $\text{H}_2\text{O}$  = Agua,  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}$  = Glucosa,  $\text{O}_2$  = Oxígeno. (ecuación 3.2):  $\text{Ca}^{2+}$  = Ion Calcio,  $\text{HCO}_3^-$  = Ion bicarbonato,  $\text{CaCO}_3$  = Carbonato de Calcio.

Desde las macroalgas bentónicas hasta las microalgas simbióticas que habitan el tejido de los corales, utilizan el carbono orgánico disuelto (DIC) disponible en la columna de agua (que son varias especies como los iones carbonato y bicarbonato), para generar materia orgánica y oxígeno a través de la fotosíntesis (ecuación 3.1). Paralelamente, organismos autótrofos y heterótrofos, utilizan una mezcla de materia orgánica (producida en la fotosíntesis),  $\text{Ca}^{2+}$  y

DIC, para construir esqueletos y conchas de  $\text{CaCO}_3$  (ecuación 3.2) (Kleypas et al. 1999, Andersson 2015). La eliminación de  $\text{Ca}^{2+}$  en la química del agua, altera la alcalinidad total del agua de mar (TA) o su capacidad amortiguadora de ácidos (Zeebe y Wolf-Gladrow 2001). Por otra parte, estos procesos (fotosíntesis y calcificación), también se dan de forma inversa dando lugar a la respiración y disolución. Las reacciones del carbono orgánico (NEP = fotosíntesis  $\leftrightarrow$  respiración) y las reacciones de  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{CaCO}_3$  (NEC = calcificación  $\leftrightarrow$  disolución), modifican diferentes fases o especies de  $\text{CO}_2$  (también llamado  $\text{TCO}_2$ ), acelerando o frenando la acumulación y disolución de carbonatos (Andersson 2015). Estas reacciones en conjunto son las más importantes dentro del ciclo de carbonatos en los arrecifes de coral, ya que modifican el pH y el estado de saturación del aragonita ( $\Omega_{\text{ar}}$ ), índice que refleja si se promueven las condiciones químicas para la precipitación de  $\text{CaCO}_3$  en forma de aragonita (Kleypas et al. 1999, Andersson 2015).

Debido a su correlación con la temperatura, la saturación de  $\Omega_{\text{ar}}$  en el mar, ha desempeñado un papel importante en la evolución y biogeografía de los arrecifes de coral actuales (Gattusso et al. 1999). Es necesario destacar que el nivel o saturación de  $\Omega_{\text{ar}}$  en el agua de mar no es un parámetro que se pueda medir a priori, más bien, se deriva de la concentración directa del  $\text{CO}_2$ , el balance de la actividad iónica de  $\text{Ca}^{2+}$  (calcio) y  $\text{CO}_3^{2-}$  (carbonato) y el producto de la solubilidad del mineral ( $k_{\text{sp}}$ ) (p. ej. aragonita, calcita, high-Mg) (ecuación 4) (Kleypas et al. 2016):

$$\Omega_{\text{ar}} = (\{\text{Ca}^{2+}\} \cdot \{\text{CO}_3^{2-}\}) / k_{\text{sp}} \quad \dots \text{ecuación 4}$$

Dónde el estado de saturación de  $\Omega_{\text{ar}}$  está en función de la concentración de los iones individuales ( $k_{\text{sp}}$ ), divididos por el producto de los iones calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ) y carbonato ( $\text{CO}_3^{2-}$ ) en condiciones de equilibrio. Cuando los productos observados de  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$  y aquellos en equilibrio termodinámico son iguales, se dice que se encuentran en equilibrio, y el estado de saturación de  $\Omega_{\text{ar}}$  es 1 (ecuación 4.1). Cuando el producto de los iones individuales es mayor al producto de  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{CO}_3^{2-}$  la reacción es termodinámicamente favorable y la saturación de  $\Omega_{\text{ar}}$  toma valores  $>1$  (estado de precipitación) (ecuación 4.2). Por el contrario, si el producto de los iones en equilibrio es menor a  $k_{\text{sp}}$ , la saturación de  $\Omega_{\text{ar}}$  registra valores  $<1$  (estado de disolución) (ecuación 4.3).

$$\Omega_{\text{ar}} = 1 \text{ (equilibrio)} \quad k_{\text{sp}} = [\text{Ca}^{2+}] \cdot [\text{CO}_3^{2-}] \quad \dots \text{ecuación 4.1}$$

$$\Omega_{ar} = >1 \text{ (precipitación)} \quad [Ca^{2+}][CO_3^{2-}] > k_{sp} \quad \dots \text{ecuación 4.2}$$

$$\Omega_{ar} = <1 \text{ (disolución)} \quad [Ca^{2+}][CO_3^{2-}] < k_{sp} \quad \dots \text{ecuación 4.3}$$

En este sentido, los ecosistemas arrecifales requieren de un  $\Omega_{ar} > 3.5$  en promedio, para una óptima producción de  $CaCO_3$  (Guinotte et al. 2003). Por debajo de este valor se observa una disminución en la tasa de calcificación de los principales bioconstructores (Langdon y Atkinson 2005). A nivel global se estima que  $\Omega_{ar}$  disminuye -0.09 unidades por década (Guinotte et al. 2003), esto podría afectar no solo la producción primaria de  $CaCO_3$  (aportada por los corales) sino, además, reducir la calcificación secundaria afectando la cementación de las estructuras carbonatadas haciendo los arrecifes más propensos al debilitamiento por efectos físicos (Manzello et al. 2008).

#### **1.4.4 Impactos globales a los arrecifes de coral (Capítulo VII)**

El calentamiento global y la acidificación de los océanos son procesos que inciden directamente el sistema de carbonatos en los arrecifes de coral, al afectar directamente las tasas de calcificación de los corales y CCA's (Kuffner 2008), disminuyendo su calcificación y aumentando la disolución de los esqueletos de coral (Eyre et al. 2014, Leggat et al. 2019) afectando en última instancia la producción de  $CaCO_3$  neta. En este sentido, el calentamiento global se define como un aumento en la temperatura de la atmósfera y los océanos ocasionado principalmente por la concentración de  $CO_2$  atmosférico de origen antropogénico (IPCC 2007). Concurrentemente, a medida que aumenta la presión parcial del  $CO_2$  atmosférico ( $pCO_2$ ), mayor es su disolución en las aguas oceánicas, afectando negativamente la concentración de  $CO_3^{2-}$ , el pH y  $\Omega_{ar}$  (Kleypas et al. 1999, Marubini y Atkinson 1999). Este fenómeno es conocido como acidificación oceánica y debido a la interconexión con el calentamiento global, se le ha nombrado también “the evil twin”. Una de las consecuencias producto del cambio climático y la acidificación, es la transición de arrecifes dominados por corales a arrecifes dominados por macroalgas (Hoegh-Guldberg et al., 2007), alterando los procesos NEC (fotosíntesis-respiración) y NEP (calcificación-disolución), aumentando la materia orgánica y los nutrientes, catalizando la disolución de las estructuras calcáreas producto de la descomposición (Andersson 2015). Por otra parte, la acidificación y el calentamiento global, promueven la actividad bioerosionadora de diferentes organismos además de aumentar el número e intensidad de huracanes contribuyendo al aumento de la

erosión neta en los arrecifes (Glynn y Manzello 2015, Schönberg et al. 2017). Todos los efectos negativos descritos con anterioridad provocados por bajos niveles de pH y/o altas temperaturas, provocan una disminución en la diversidad y cobertura de organismos calcificadores, provocando cambios de fase en los arrecifes, esto es, pasando de sistemas gobernados por organismos calcáreos a arrecifes dominados por comunidades no calcáreas (p. ej., macroalgas) (Hoegh-Guldberg et al. 2007).

### **1.5 ESTADO DE LOS ARRECIFES DEL PACÍFICO Y CARIBE MEXICANO**

En tiempos recientes, los eventos como el blanqueamiento, enfermedades y muerte masiva de corales, han aumentado en frecuencia e intensidad, afectando los arrecifes a escalas globales (Eakin et al. 2010, Roff et al. 2015). Estos eventos son causados principalmente por cambios inducidos por el hombre, los cuales generan aumentos en la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico y la temperatura del mar modificando negativamente las reacciones químicas y la calidad del agua de mar (Cornwall et al. 2021). Lo anterior genera reducciones en el crecimiento de los corales, produciendo colonias con esqueletos frágiles y extensiones reducidas, alterando, por tanto, la producción de CaCO<sub>3</sub> de la comunidad arrecifal (Eakin 1996). Concurrentemente, las condiciones antes descritas, promueven la erosión interna y externa de los esqueletos de coral por agentes físicos, químicos y biológicos (Roff et al. 2015, Medellín-Maldonado et al. 2023). Está pérdida en la contribución de CaCO<sub>3</sub> por parte de los corales y el aumento en la remoción de carbonatos por los diferentes tipos de erosión, modifica el delicado equilibrio entre el crecimiento neto del marco arrecifal y su erosión, resultando en una transición de estados productivos a estados erosivos en la mayoría de los arrecifes del mundo (Perry et al. 2013, Cornwall et al. 2021).

Por las razones antes descritas, se ha puesto particular interés en medir la producción de CaCO<sub>3</sub> en los arrecifes del mundo, debido a su potencial como indicador del estado de salud de estos ecosistemas (Perry et al. 2013; 2014, Cornwall et al. 2021). Para este propósito, se han empleado diferentes enfoques, desde métodos hidroquímicos (p. ej. reducción de alcalinidad), que buscan medir la actividad de carbono precipitado y la disolución instantánea al momento del estudio (Vecsei 2001) hasta estudios de núcleos geológicos que calculan la acreción de la matriz arrecifal a través de escalas largas de tiempo (mm de CaCO<sub>3</sub>·m<sup>2</sup>·año<sup>-1</sup>)(Blanchon et al. 2004; 2017). No obstante, recientemente los enfoques basados en censos

como la metodología *ReefBudget* (Perry et al. 2008), y el índice arrecifal (**RB**, González-Barrios y Álvarez-Filip 2018) han ganado popularidad debido a que, de forma relativamente rápida y sencilla, se puede estimar la contribución relativa de los procesos involucrados en la acreción de los arrecifes. La estimación de la producción de  $\text{CaCO}_3$  a partir de censos, utiliza las tasas de calcificación y erosión ( $\text{kg CaCO}_3 \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{año}^{-1}$ ), el tamaño, la abundancia y la superficie total que ocupan diferentes organismos en los arrecifes de coral (Perry et al. 2014, Roff et al. 2015, Medellín-Maldonado et al. 2023). Bajo este enfoque, en los arrecifes de México, se han estimado la producción de carbonatos a escala arrecifal (Cabral-Tena et al. 2023, Medellín-Maldonado et al. 2023) y escala regional (Calderón-Aguilera et al. 2007, Norzagaray-López et al. 2015, Cabrera-Rivera et al. 2022), con el objetivo de establecer una línea base del estado de salud en los ecosistemas arrecifales mexicanos.

Debido a que los arrecifes de coral de México se encuentran distribuidos en tres zonas biogeográficas distintas: 1) Golfo de México, 2) Pacífico y 3) Caribe, poseen diferencias ampliamente marcadas en cuanto a su origen geológico, evolución y factores ambientales que los rigen (Medellín-Maldonado et al. 2016, Cabral-Tena et al. 2018; 2023). Estas particularidades, ejercen una fuerte influencia sobre las interacciones ecológicas que se desarrollan en cada una de estas zonas modificando el ensamblaje de especies constructoras y erosionadoras de cada arrecife, afectando en última instancia la producción de  $\text{CaCO}_3$  (González-Barrios y Álvarez-Filip 2018, Cabral-Tena et al. 2018).

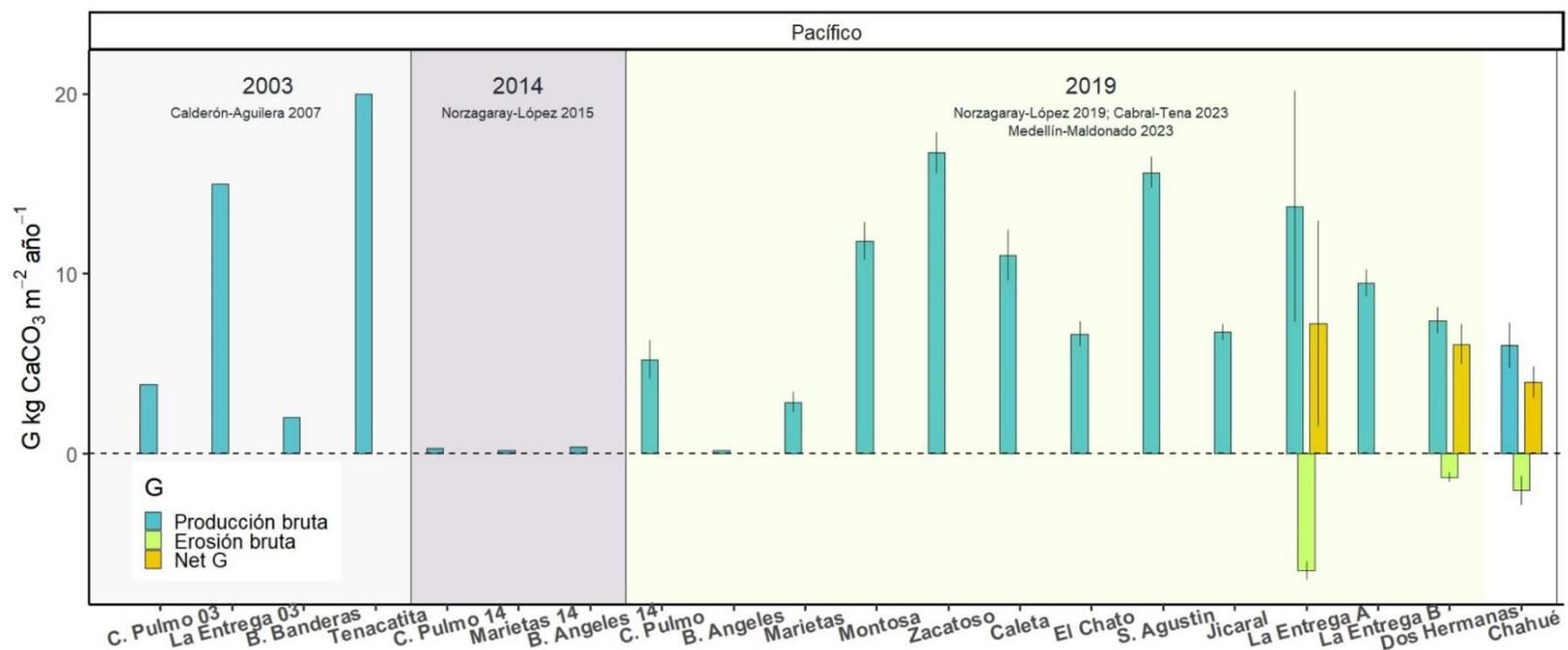
### **1.5.1 Pacífico mexicano**

Respecto a los arrecifes ubicados en las aguas del Pacífico mexicano, son unidades arrecifales que se caracterizan por ser poco extensas, poco profundas y poseer baja diversidad de especies de coral (Reyes-Bonilla 2003). Generalmente, la estructura somera de estos arrecifes (<7 m), está dominada principalmente por placas de coral construidas por ramas imbricadas de *Pocillopora* spp. (Medellín-Maldonado et al. 2016). Mientras que las zonas más profundas (7-15 m) son dominadas por esqueletos de colonias masivas de las especies del género *Pavona* spp. y *Porites* spp. (Glynn y Leyte-Morales 1997, López-Pérez et al. 2012). La característica más peculiar de estos arrecifes, es que se desarrollan bajo condiciones marginales como, por ejemplo, fluctuaciones de hasta 7° C en la temperatura superficial del mar (Medellín-Maldonado et al. 2016), surgencias estacionales (Chapa-Balcorta et al. 2015),

eventos del fenómeno El Niño Oscilación del Sur en ambas fases (ENSO cálida y fría; Tortolero-Langarica et al. 2017), pH bajo y variable, y pulsos de nutrimentos (Manzello et al. 2008). Todas estas condiciones tienen efectos adversos para la acumulación de  $\text{CaCO}_3$ , no obstante, a pesar de las características y condiciones de los arrecifes del Pacífico mexicano, la mayoría de estudios realizados en estos sistemas, estiman producciones de  $\text{CaCO}_3$  incluso superiores a las calculadas en arrecifes con mayor diversidad de especies de coral y que se desarrollan en condiciones ambientales favorables (p. ej., Caribe mexicano).

Concretamente, en los arrecifes del Pacífico mexicano, se han registrado valores de producción potencial de  $\text{CaCO}_3$ , que varían ampliamente, desde  $0.18 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{año}^{-1}$  para Islas Marietas (Nayarit) (Norzagaray-López et al. 2015), hasta valores excepcionalmente altos de  $28 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{año}^{-1}$  calculados para los arrecifes de Tenacatita (Jalisco) (Calderón-Aguilera et al. 2007) (Fig. 1). Por ejemplo, en los arrecifes de Cabo Pulmo (Baja California Sur) y La Entrega (Oaxaca), se han reportado acumulaciones de  $20.36 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{año}^{-1}$  y  $28 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{año}^{-1}$  respectivamente (Calderón-Aguilera et al. 2007). Sin embargo, estas producciones sufrieron reducciones del 66% y 53% respectivamente en lapsos menores a 7 años (1997-2003), derivado de mortalidades masivas causadas por eventos ENSO y huracanes (Carriquiry et al. 2001, Reyes-Bonilla et al. 2014). Es importante destacar que hasta el año 2014, los estudios realizados en el Pacífico mexicano solo consideraron valores de producción bruta de  $\text{CaCO}_3$ , dejando ausentes los valores atribuibles a los procesos erosivos (Fig. 1). Este vacío en la información, impedía tener una comprensión completa del estado de salud de los arrecifes en esta ecorregión. Para abordar esta brecha, un estudio reciente midió los procesos constructivos y erosivos del arrecife La Entrega (Huatulco, Oaxaca) para estimar el balance completo de  $\text{CaCO}_3$  (Cabral-Tena et al. 2023). Los autores calcularon un aporte neto de  $7.23 \pm 5.71 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{año}^{-1}$  (Fig.1, La Entrega A), sin embargo, los valores utilizados para calcular la calcificación secundaria y diferentes procesos erosivos pertenecen a otras regiones del Pacífico, por lo que estas estimaciones, pudieran no reflejar completamente el estado real de los arrecifes mexicanos. Para abordar esta problemática, en los capítulos I al IV, medimos diferentes procesos de calcificación y erosión mediante experimentos realizados en arrecifes del Pacífico sur mexicano. Los resultados de estos capítulos permitieron construir balances de

carbonatos (Capítulo VI), ofreciendo una perspectiva más completa del estado de salud de los sistemas dominados por corales (Fig. 1, Dos Hermanas y Chahué).



**Figura 1.** Variabilidad temporal y espacial de la producción bruta, erosión bruta y producción neta en los arrecifes del Pacífico mexicano. Nótese que la mayoría de estudios solo consideraron la producción de las principales especies de coral. El cálculo de la producción neta de C. Pulmo 14, Marietas 14 y B. Ángeles 14, solo considera el aporte de especies masivas. Los años de cada sección, señalan el tiempo en que se realizó el estudio y la cita la fecha de la publicación de los datos. El balance de carbonatos realizado en La Entrega A, Dos Hermanas y Chahué fueron realizados a partir de valores de calcificación de corales publicados en 2016.

### 1.5.2 Caribe mexicano

Los arrecifes que se desarrollan en el Caribe mexicano se distinguen por sus complejas estructuras carbonatadas, principalmente formadas por la contribución de CaCO<sub>3</sub> secretado por colonias grandes (>2m) de los géneros *Acropora* spp. y *Orbicella* spp. (Medina-Valmaseda et al. 2022). Estos arrecifes generalmente presentan una geomorfología compuesta por una laguna arrecifal poco profunda (<6m), un arrecife posterior, una cresta y un arrecife frontal (Blanchon et al. 2017). La laguna arrecifal y el arrecife posterior albergan especies como *Porites porites*, *Porites astreoides*, *Pseudodiploria strigosa*, *Undaria tenuifolia*, *Siderastrea siderea*, *Orbicella faveolata* entre otras (Medina-Valmaseda et al.

2022). Por otro lado, la cresta de los arrecifes caribeños es una estructura geológica bien desarrollada y casi continua con presencia de algunas bocanas. *Acropora palmata* y *Acropora cervicornis* fueron las especies con mayor presencia en las crestas de estos arrecifes, sin embargo, en tiempos actuales, dominan las superficies calcáreas sin tejido coralino vivo, cubiertas por algas filamentosas y CCA's. En cuanto al arrecife frontal, suele ser estrecho, con una alta cobertura de octocorales y parches de coral del complejo *Orbicella* spp. También se observa un sistema de cordilleras y surcos que alberga principalmente especies como *Pseudodiploria strigosa*, *Montastrea cavernosa*, *Orbicella faveolata* y *Orbicella annularis* (Blanchon et al. 2017, Medina-Valmazeda et al. 2020). Unas características distintivas de esta geomorfología (posterior-cresta-frontal), es el gradiente biogeoquímico que exhiben las diferentes zonas arrecifales, resultado de la separación de las zonas y la influencia de diversos factores terrestres y oceánicos a los que están sometidos las aguas del arrecife posterior y frontal respectivamente (Hofmann et al. 2011, Crook et al. 2012, Young et al. 2017).

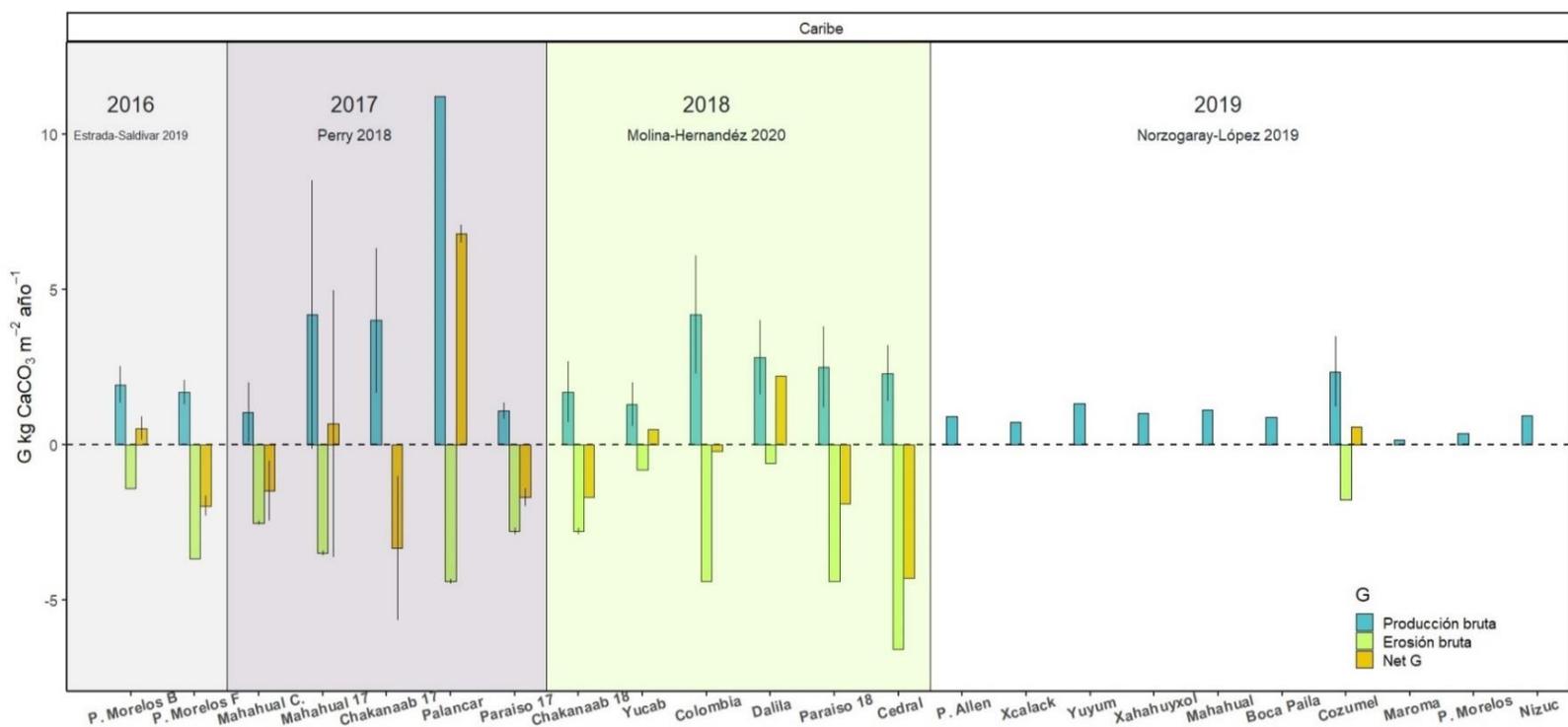
Los arrecifes del Caribe han experimentado notables disminuciones en la cobertura de coral vivo debido a una variedad de factores, incluidas enfermedades (Estrada-Saldívar et al. 2020), eventos de blanqueamiento masivo (Muller et al. 2008) y múltiples embates de fenómenos meteorológicos como huracanes (Woodley et al. 1981). Estos impactos han afectado principalmente las poblaciones de *Acropora* spp. y *Orbicella* spp. lo que ha provocado cambios en la composición de especies y, en última instancia, ha impactado la producción de  $\text{CaCO}_3$ , llevando a los arrecifes de estar en estados de acumulación a estados neutros e incluso negativos (Perry et al. 2018, Estrada-Saldívar et al. 2019, Molina-Hernández et al. 2020) (Fig. 2). Se estima que la capacidad de los arrecifes caribeños para acumular carbonatos ha disminuido hasta en un 80% (Perry et al. 2014), lo que ha afectado significativamente su integridad funcional y, por tanto, ha reduciendo su capacidad para mitigar el oleaje y proporcionar hábitat para especies de importancia económica y/o ecológica (Hughes et al. 2010, Alvarez-Filip et al. 2022).

Por ejemplo, Alvarez-Filip et al. (2022) calcularon una reducción en la calcificación comunitaria a nivel regional de  $4.60 \pm 0.77 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  a  $3.27 \pm 0.53 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  (una pérdida de ~30%), después de un brote de la enfermedad de pérdida de tejido de coral duro (SCTLD por sus siglas en ingles), que afecto la mayoría de los

arrecifes pertenecientes al Sistema Arrecifal Mesoamericano en su porción mexicana. Esa reducción en la producción bruta de  $\text{CaCO}_3$  se debió casi exclusivamente al elevado porcentaje de mortalidad de especies con altas tasas de calcificación. Una conclusión similar fue alcanzada por un estudio a escala arrecifal, realizado en una unidad arrecifal perteneciente al sistema arrecifal de Puerto Morelos (Estrada-Saldívar et al. 2020). En este estudio, se observó una disminución en la producción bruta de carbonatos comunitario del 84% en solo 8 meses, pasando de  $1.38 \pm 0.98 \text{ kg}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$  en julio de 2018 a  $0.22 \pm 0.10 \text{ kg}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$  en marzo de 2019 debido a la mortalidad de los corales a causa de la SCTLD. Sin embargo, los escenarios que se reflejan en estos estudios podrían ser aún más desalentadores si se hubieran añadido los valores de todos los procesos erosivos.

En este contexto, se han realizado dos estudios significativos que analizan el estado de salud de los arrecifes del Caribe mexicano en relación con su capacidad de producción de  $\text{CaCO}_3$ . Ambos estudios emplean series temporales extensas de cobertura de coral para evaluar los cambios en la producción y erosión de la estructura carbonatada, así como para identificar los factores que inducen estos forzamientos a diferentes escalas: local (Estrada-Saldívar et al. 2019) y regional (Hernández-Molina et al. 2020). Los resultados de estas investigaciones revelaron cambios contrastantes en la producción neta de carbonatos (Fig. 2). A escala local (Puerto Morelos, Quintana Roo), se observó un cambio negativo de  $3.51 \pm 1.66 \text{ kg}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$  para 1985 a  $1.38 \pm 0.38 \text{ kg}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$  en 2016 (Estrada-Saldívar et al. 2019). En contraste, a nivel regional (Caribe mexicano), se detectó un aumento anual significativo de la producción de  $\text{CaCO}_3$  de aproximadamente  $\sim 0.1 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$  durante un lapso de 15 años, resultando en un presupuesto neto reportado de  $0.8 \text{ kg}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$  al final del estudio (2018) (Hernández-Molina et al. 2020). Esto indica una transición de los arrecifes del Caribe mexicano de estados negativos a estados positivos de producción neta de carbonatos durante el período de 2004-2018. Los autores atribuyeron principalmente esta transición a la disminución de los procesos erosivos, especialmente aquellos influenciados por la actividad de los peces, la cual ha disminuido debido a la reducción de sus poblaciones y tamaño de los organismos (Hernández-Molina et al. 2020). Por otro lado, Perry et al. (2018), en un estudio que abarcó más de 200 arrecifes ubicados en el Océano Índico y Atlántico occidental, encontraron que los arrecifes del Caribe mexicano muestran las producciones más bajas en comparación con los otros arrecifes

evaluados, siendo el arrecife Palancar (Cozumel, Quintana Roo), una excepción con producciones altas de  $6.80 \pm 0.29 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  (Fig. 2). Por último, Norzagaray-López et al. (2019), a partir de valores publicados en artículos y bases de datos, estimaron la producción potencial de 10 arrecifes ubicados a lo largo del Sistema Arrecifal Mesoamericano en su porción mexicana, obteniendo producciones de 0.16 hasta  $2.35 \pm 1.13 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ . Sin embargo, los procesos erosivos siguen siendo desconocidos en la gran mayoría de los arrecifes evaluados. A pesar de que estos estudios proporcionan un panorama general del estado de los arrecifes del Caribe, la ausencia de datos *in situ* y actuales para diversos componentes necesarios en el cálculo de la producción y erosión de  $\text{CaCO}_3$ , podría sesgar estas estimaciones, lo que implica que los escenarios más optimistas podrían ser menos alentadores de lo previsto.



**Figura 2.** Variabilidad temporal y espacial de la producción bruta, erosión bruta y producción neta en los arrecifes del Caribe mexicano. El cálculo de la producción de cada variable fue a partir de valores de calcificación publicados para otras latitudes. Hasta antes del 2019 solo se contaban con características de crecimiento de cinco especies de coral, todas con morfología masiva. Los años de cada sección, señalan el tiempo en que se realizó el estudio y la cita la fecha de la publicación de los datos. Los trabajos de Perry et al. 2018 y Molina-Hernández et al. 2020, consideran otros arrecifes.

## 1.6 Justificación académica e importancia.

Como se ha constatado, los arrecifes de coral enfrentan diversas presiones globales y locales, como son la acidificación oceánica, el aumento de la temperatura, las enfermedades y los cambios negativos en la calidad del agua, los cuales inciden directamente con el crecimiento de los arrecifes, amenazando su persistencia y comprometiendo los numerosos bienes y servicios que de ellos se desprenden (Nystrom et al. 2000, Moberg y Ronnback 2003). Estos cambios tienen implicaciones importantes para los arrecifes de coral a escala global, particularmente propiciarán modificaciones negativas en las tasas de producción de carbonato (Perry et al. 2008). Lo que limitará el potencial de crecimiento de arrecifes de coral en el futuro y podría llevar al colapso de sus estructuras. En este sentido, dado que los presupuestos de carbonatos son una métrica fundamental para evaluar la salud de los arrecifes (Perry et al. 2008), es crucial generar balances de carbonatos confiables que permitan evaluar su estado de salud de manera integral. Estos balances permitirán desarrollar estrategias efectivas para la conservación de los arrecifes en diferentes escenarios de desarrollo.

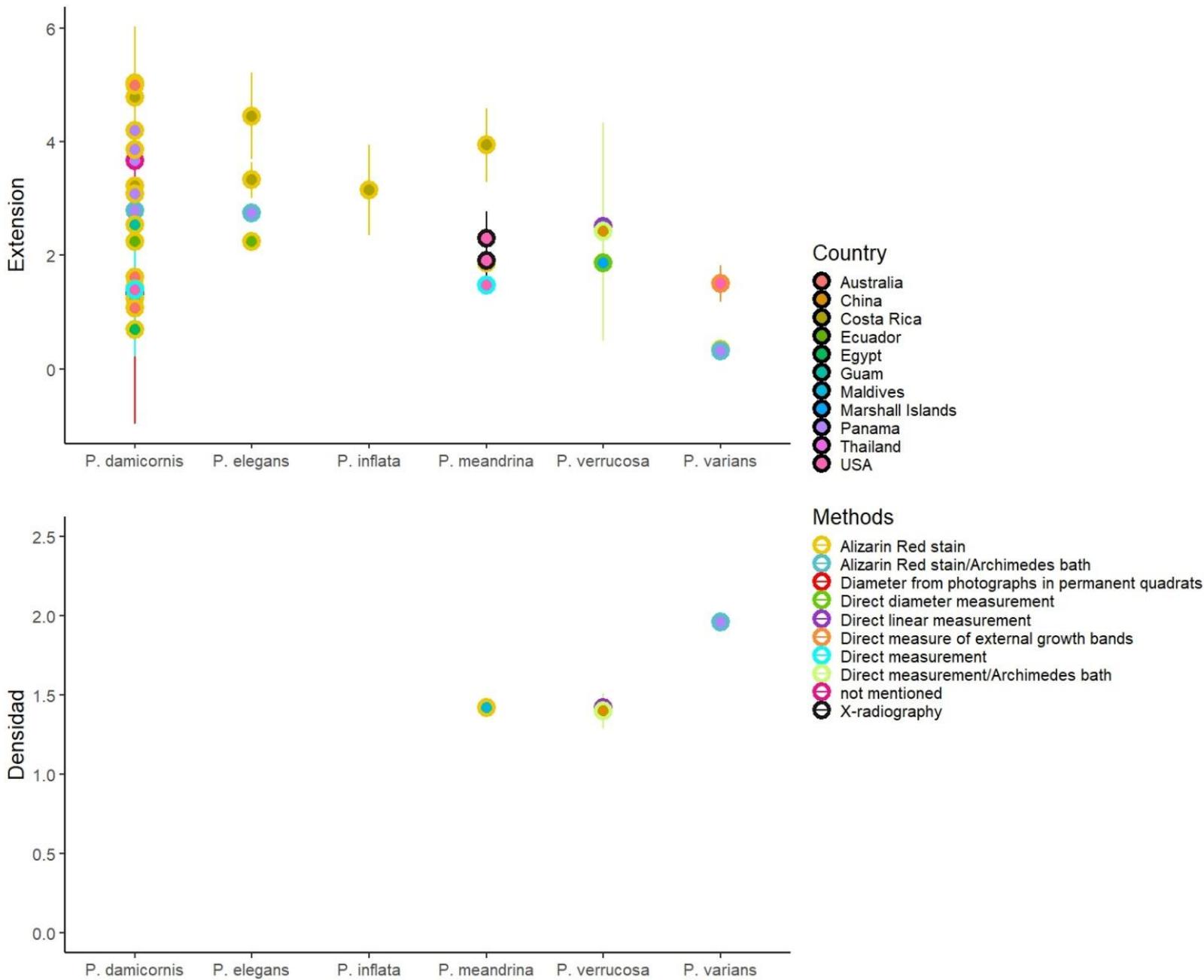
A pesar de las ventajas y el potencial de las metodologías basadas en censos para estimar la producción de  $\text{CaCO}_3$  en los arrecifes de coral (ver sección 1.3), aún persisten diversas limitaciones y vacíos de información dentro de estos enfoques que podrían mejorarse e investigarse respectivamente, con el objetivo de crear presupuestos más precisos. En este sentido, hemos identificado las principales limitantes de estos enfoques:

1. Emplean tasas de calcificación y/o bioerosión ( $\text{kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{año}^{-1}$ ), reportadas en diferentes latitudes (Fig. 3 y 4).
2. Utilizan diferentes metodologías para obtener las tasas de calcificación y bioerosión (p. ej., densitometría, peso boyante, mediciones *in situ* de la extensión de la colonia, etc.) (Fig. 3 y 4).
3. Las tasas de calcificación y/o bioerosión provienen de rangos temporales amplios (~40 años), despreciando el efecto de diversos impactos globales y locales sobre estas tasas en diferentes latitudes (Fig. 5 y 6).

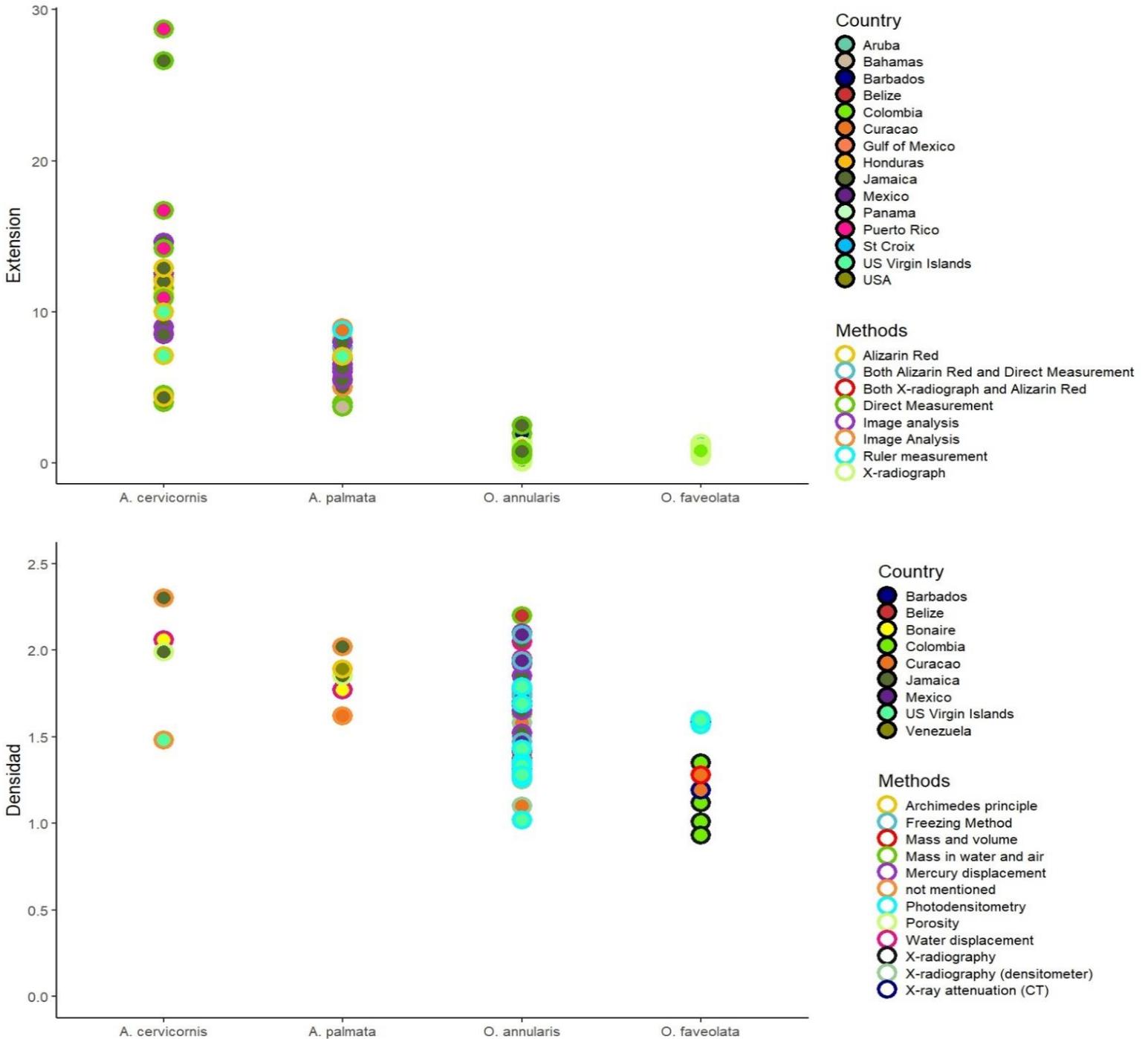
4. La contribución de  $\text{CaCO}_3$  de los grupos calcificadores secundarios (p. ej., CCA's, esclerobiontes), y/o la remoción de carbonatos atribuibles a los macrobioerosionadores y microbioerosionadores, generalmente no se integra al balance o se realiza a partir de tasas parametrizadas a escalas geográficas amplias (p. ej., Caribe, Indo-Pacífico, etc.).
5. Se desconoce la extensión, densidad y calcificación de muchas especies, especialmente de especies de coral oportunistas o no constructoras de arrecifes, que paradójicamente, han llegado a dominar diversos arrecifes en años recientes. (Fig. 3-6).
6. Se desprecia la influencia del entorno ambiental donde se desarrollan los arrecifes de coral (pH, temperatura, zona arrecifal, etc.).

Estas limitaciones y vacíos, en conjunto, generan balances incompletos que podrían estar restringiendo nuestra comprensión completa de los procesos que intervienen en la persistencia de los arrecifes y los factores que los modulan.

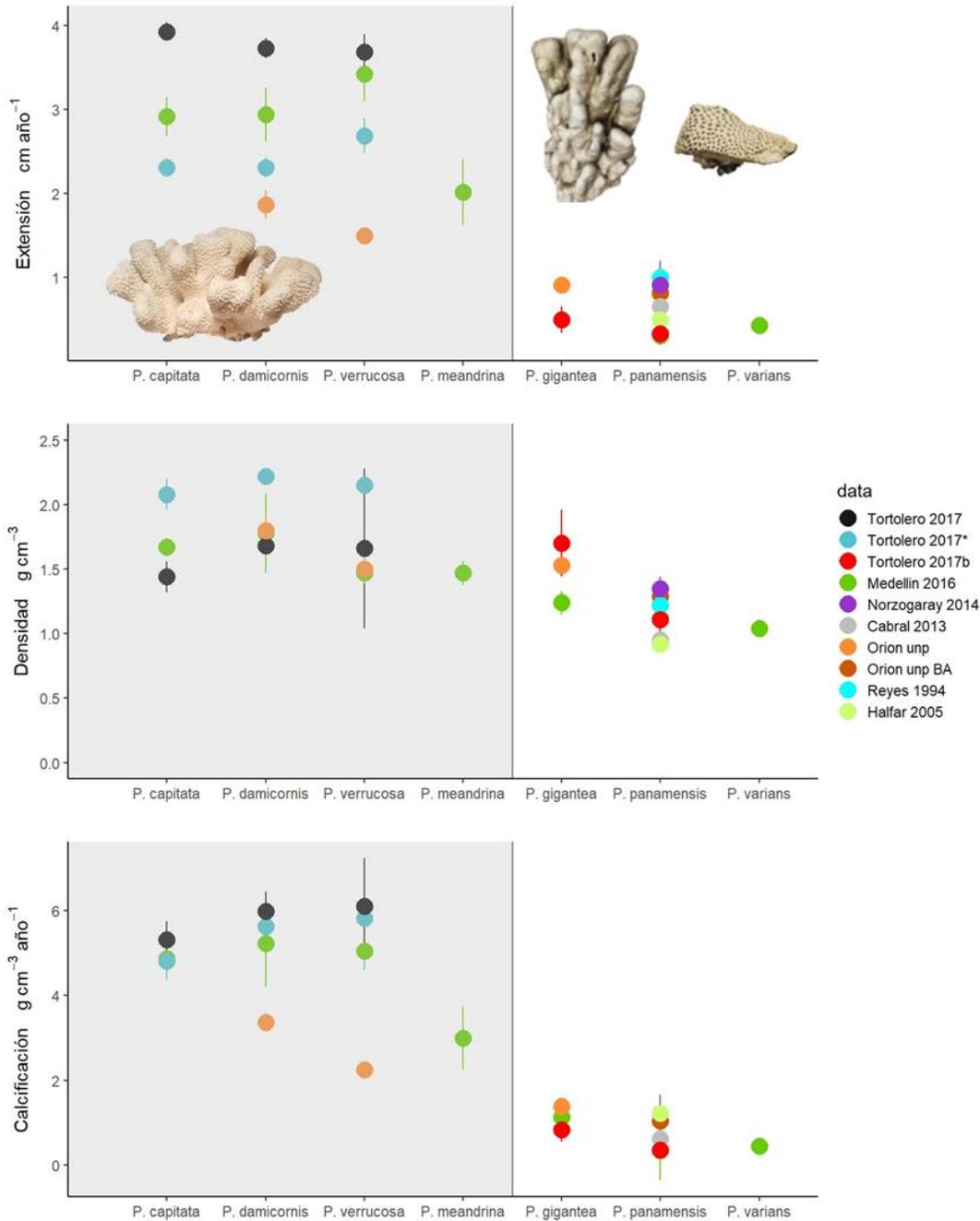
En resumen, hasta la fecha, la mayoría de los estudios que evalúan la producción de  $\text{CaCO}_3$  mediante enfoques basado en censos, utilizan valores que podrían no reflejar adecuadamente la realidad de los procesos calcificadores y erosivos en la región y el tiempo en que se efectúa la investigación. Como resultado, no se ha realizado un estudio donde se integre todos los agentes erosivos y constructivos medidos *in situ*, además de considerar el contexto ambiental local. Por tal motivo, el aspecto más destacado de este estudio radica en llevar a cabo una investigación que integre observaciones realizadas en una misma escala espacial y temporal de la mayoría de los procesos implícitos en la construcción de los arrecifes de coral y que, además, considere el contexto ambiental en el cual se desarrollan los sistemas arrecifales evaluados. Nuestro fin último, es generar presupuestos de carbonatos completos que reflejen con precisión el estado de salud de los arrecifes de México.



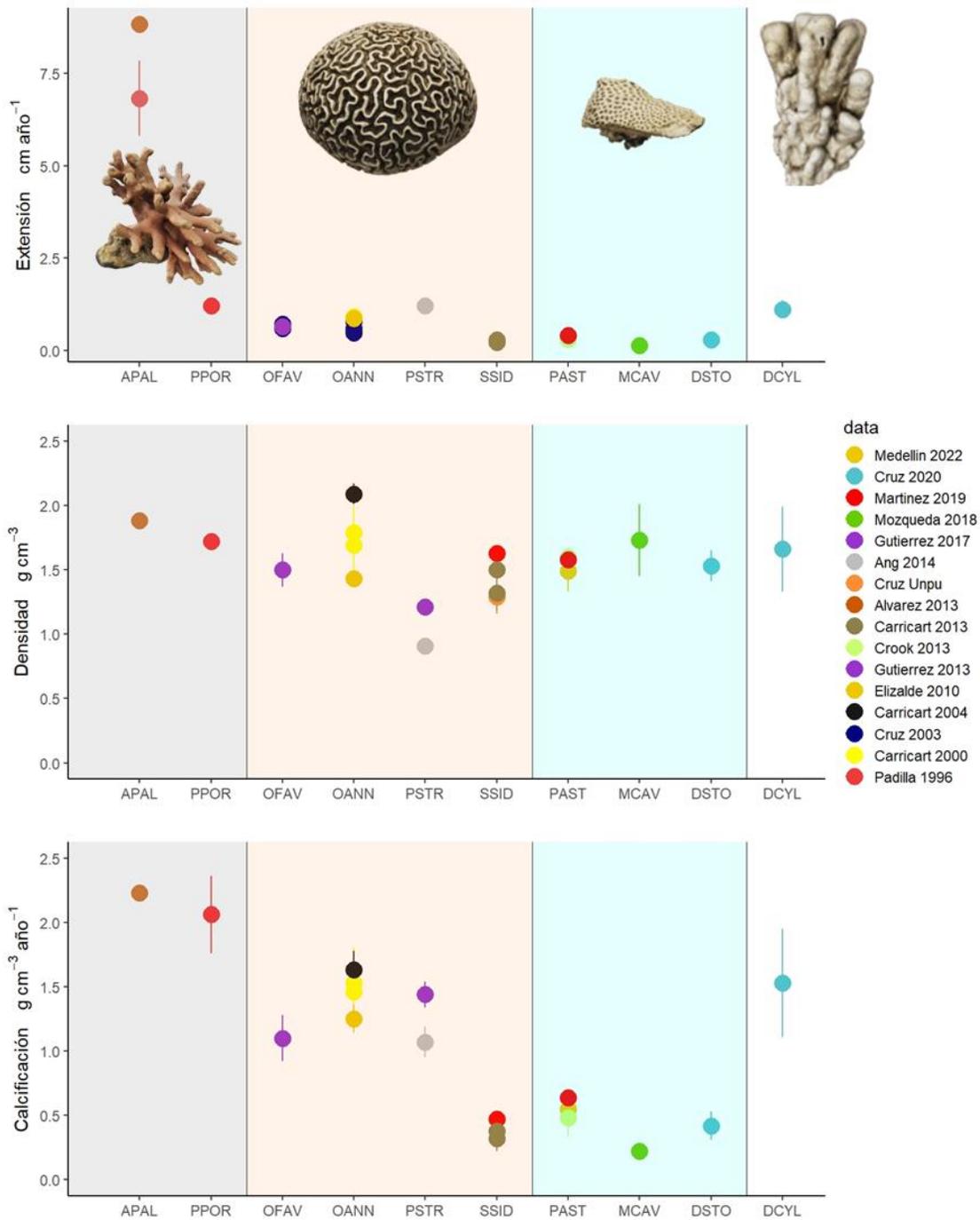
**Figura 3.** Extensión ( $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$ ) y densidad del esqueleto ( $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ ) de seis especies de *Pocillopora*. Estos valores fueron recopilados de la base de datos del proyecto *ReefBudget* (Indo-Pacific Carbonate Production V1.3). La mayoría de los estudios a escala global que elaboran balances de carbonatos empleando censos visuales, obtienen valores de esta base de datos. Nótese la amplia variabilidad en los valores, resultado de un gradiente de zonas geográficas y métodos empleados. Además, en la mitad de las especies los valores de densidad están ausentes. Se escogieron estas especies para representar la variabilidad en los parámetros de crecimiento debido a que también habitan los arrecifes del Pacífico mexicano. Los círculos representan la media y las líneas verticales la desviación estándar (cuando esta fue proporcionada).



**Figura 4.** Extensión ( $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$ ) y densidad del esqueleto ( $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ ) de cuatro especies de corales pertenecientes a los géneros *Acropora* y *Orbicella*. Estos valores fueron recopilados de la base de datos del proyecto *ReefBudget* (Caribbean carbonate production template V2.2). Nótese la amplia variabilidad en los valores, resultado de un gradiente de zonas geográficas y métodos empleados. Se escogieron estas especies para representar la variabilidad en los valores de crecimiento debido a: **1)** Son conspicuas en los arrecifes del mar Caribe, **2)** Son las especies con mayor contribución de  $\text{CaCO}_3$ , **3)** Son las especies más estudiadas. Los círculos representan la media, en esta base no son proporcionados los valores de desviación estándar.



**Figura 5.** Parámetros de crecimiento de las principales especies de corales constructores de arrecifes del Pacífico mexicano. Los valores de los tres parámetros fueron recopilados de artículos y bases de datos. Estos valores representan el estado de conocimiento de este campo de estudio en México. Nótese que existe variabilidad elevada incluso en valores obtenidos para la misma región. Los círculos representan la media y las líneas verticales la desviación estándar (cuando esta fue proporcionada). La zona sombreada agrupa las especies con morfología ramificada y la iluminada a las especies con morfología nodular y sub-masivas (las especies *P. gigantea*, *P. panamensis* y *P. varians* pueden presentar los dos tipos de crecimientos incluso hasta morfología incrustantes).



**Figura 6.** Parámetros de crecimiento de las principales especies de corales constructores de arrecifes del Caribe mexicano. Los valores de los tres parámetros fueron recopilados de artículos publicados. Estos valores representan el estado de conocimiento de este campo de estudio en México. Nótese que existe variabilidad elevada incluso en valores obtenidos en la misma región. Los círculos representan la media y las líneas verticales la desviación estándar (cuando esta fue proporcionada). La zona sombreada en gris agrupa las especies con morfología ramificada (APAL= *A. palmata*, PPOR=*P. porites*), la rosa a las especies masivas (OFAV= *O. faveolata*, OANN= *O. annularis*, PSTR= *P.*

*strigosa*, SSID= *S. siderea*), la zona azul agrupa a especies sub-masivas (PAST= *P. astreoides*, MCAV= *M. cavernosa*, DSTO= *D. stokesii*) y la blanca a una especie nodular (DCYL= *D. cylindrus*).

## 1.7 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

### Preguntas de investigación e hipótesis.

Utilizando los datos de calcificación y bioerosión, medidos *in situ*, en arrecifes de dos ecorregiones marinas mexicanas (Pacífico y Caribe), se pretende responder las siguientes preguntas:

#### 1) **¿Los procesos de calcificación y bioerosión, a nivel comunidad, tendrá diferencias entre los entornos donde se desarrollen los arrecifes?**

Consideramos que los arrecifes están sujetos a diversas condiciones, incluida la diversidad biológica, los parámetros ambientales y las presiones antropogénicas, y teniendo en cuenta la variabilidad temporal de estos factores, se anticipa que los arrecifes exhiban balances de  $\text{CaCO}_3$  diferenciales, dependiendo la región (Caribe vs Pacífico) y el estado de conservación (perturbado vs no perturbado). Es probable que las disparidades en la temperatura, el pH y la concentración de nutrientes, incidan en la capacidad de los organismos para calcificar y erosionar  $\text{CaCO}_3$ . Particularmente esperamos que los arrecifes del Caribe y Pacífico mexicano, muestren diferencias en la composición de organismos asociados con la producción y erosión  $\text{CaCO}_3$ , lo que, en última instancia, podría influir en la geomorfología y la cantidad de  $\text{CaCO}_3$  producida en cada eco-región.

#### 2) **¿Cuáles especies son más susceptibles a los procesos de bioerosión?**

Esperamos que las especies de coral con tasas de densidad reducidas ( $\text{g CaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-3}$ ), serán más propensas a efectos de erosión. De la misma forma, las especies que se encuentren creciendo donde las condiciones de pH, SST y nutrientes son más extremas, serán las especies que presentarán las tasas de erosión más altas.

#### 3) **¿Cuál es la condición en las que se encuentran los arrecifes de coral de México en términos de su producción de $\text{CaCO}_3$ ?**

Con los datos que se obtendrán de la fase experimental, se generarán balances que permitirán establecer el estado de salud en el que se encuentran los principales arrecifes del Pacífico y Caribe mexicano.

## **1.8 Objetivo General:**

Caracterizar, mediante mediciones *in situ*, el balance de carbonatos en arrecifes que se desarrollan en el Caribe y Pacífico mexicano, con el fin de cuantificar la contribución de  $\text{CaCO}_3$  en cada uno de los procesos constructivos y destructivos que tienen lugar en el arrecife.

### **1.8.1 Objetivos Particulares:**

1. Determinar la contribución relativa de organismos específicos a la producción de  $\text{CaCO}_3$
2. Evaluar la importancia relativa de los diferentes procesos bioerosionadores y cuantificar la remoción del material calcáreo en el arrecife.
3. Caracterizar temporalmente las poblaciones de organismos que acrecientan/erosionan los arrecifes en las áreas de estudio seleccionadas y su contribución relativa a cada proceso.
4. Generar una estimación cuantitativa de la producción neta de  $\text{CaCO}_3$  para cada arrecife, mediante mediciones *in situ*.
5. Observar la relación entre los parámetros ambientales (p. ej., pH, temperatura, carbono inorgánico disuelto,  $\Omega_{ar}$ ) con distintos procesos constructivos y erosivos.

## 1.9 Referencias.

1. Alvarado, J. J., Cortés, J., Guzman, H., & Reyes-Bonilla, H. (2016). Density, size, and biomass of *Diadema mexicanum* (Echinoidea) in Eastern Tropical Pacific coral reefs. *Aquatic Biology*, 24(3), 151-16
2. Alvarado, J. J., Grassian, B., Cantera-Kintz, J. R., Carballo, J. L., & Londoño-Cruz, E. (2017). Coral reef bioerosion in the eastern tropical Pacific. *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment*, 369-403.
3. Alvarez-Filip, L., Carricart-Ganivet, J. P., Horta-Puga, G., & Iglesias-Prieto, R. (2013). Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific reports*, 3(1), 3486.
4. Alvarez-Filip, L., González-Barrios, F. J., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A., & Estrada-Saldívar, N. (2022). Stony coral tissue loss disease decimated Caribbean coral populations and reshaped reef functionality. *Communications Biology*, 5(1), 440.
5. Allemand, D., Ferrier-Pagès, C., Furla, P., Houlbrèque, F., Puverel, S., Reynaud, S., ... & Tambutté, É. (2004). Biomineralisation in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. *Comptes Rendus Palevol*, 3(6-7), 453-467.
6. Allsopp, M. H., De Lange, W. J., Veldtman, R., & Eardley, C. D. (2009). Valuing insect pollination services with cost of replacement. *PLoS One*, 3(9), e3128.
7. Andersson, A. J., & Gledhill, D. (2013). Ocean acidification and coral reefs: effects on breakdown, dissolution, and net ecosystem calcification. *Annual review of marine science*, 5, 321-348.
8. Blanchon, P., Richards, S., Bernal, J. P., Cerdeira-Estrada, S., Ibarra, M. S., Corona-Martínez, L., & Martell-Dubois, R. (2017). Retrograde accretion of a Caribbean fringing reef controlled by hurricanes and sea-level rise. *Frontiers in Earth Science*, 5, 78.
9. Blanchon, P., Jones, B., & Ford, D. C. (2002). Discovery of a submerged relic reef and shoreline off Grand Cayman: further support for an early Holocene jump in sea level. *Sedimentary Geology*, 147(3-4), 253-270.
10. Bosscher, H. (1993). Computerized tomography and skeletal density of coral skeletons. *Coral Reefs*, 12, 97-103.
11. Carricart-Ganivet, J. P., & Merino, M. (2001). Growth responses of the reef-building coral *Montastraea annularis* along a gradient of continental influence in the southern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 68(1), 133-146.
12. Carricart-Ganivet, J. P., Cabanillas-Teran, N., Cruz-Ortega, I., & Blanchon, P. (2012). Sensitivity of calcification to thermal stress varies among genera of massive reef-building corals. *Plos one*, 7(3), e328
13. Carriquiry, J. D., Cupul-Magaña, A. L., Rodríguez-Zaragoza, F., & Medina-Rosas, P. (2001). Coral bleaching and mortality in the Mexican Pacific during the 1997–98 El Niño and prediction from a remote sensing approach. *Bulletin of Marine Science*, 69(1), 237-249.
14. Carilli, J. E., Norris, R. D., Black, B., Walsh, S. M., & McField, M. (2008). Local stressors reduce coral resilience to bleaching. *PLoS ONE*, 4(7), e6324.
15. Cabral-Tena, R. A., Medellín-Maldonado, F., Granja-Fernández, R., González-Mendoza, T. M., & López-Pérez, A. (2023). Presupuesto de carbonato en el parche de arrecife de La Entrega, Oaxaca, Sur del Pacífico Mexicano. *Hidrobiológica*, 33(2).
16. Calderón-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., & Carriquiry, J. D. (2007). El papel de los arrecifes coralinos en el flujo de carbono en el océano: estudios en el Pacífico mexicano. *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*, 215-226.
17. Cantin, N. E., & Lough, J. M. (2014). Surviving coral bleaching events: Porites growth anomalies on the Great Barrier Reef. *PloS one*, 9(2), e88720.
18. Cantin, N. E., Cohen, A. L., Karnauskas, K. B., Tarrant, A. M., & McCorkle, D. C. (2010). Ocean warming slows coral growth in the central Red Sea. *Science*, 329(5989), 322-325.
19. Chapa-Balcorta, C., Hernandez-Ayon, J. M., Durazo, R., Beier, E., Alin, S. R., & López-Pérez, A. (2015). Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO<sub>2</sub> system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120(12), 7752-7770.

- 20 Crook, E. D., Cohen, A. L., Rebolledo-Vieyra, M., Hernandez, L., & Paytan, A. (2013). Reduced calcification and lack of acclimatization by coral colonies growing in areas of persistent natural acidification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(27), 11044-11049.
- 21 Colombo-Pallotta, M. F., Rodríguez-Román, A., & Iglesias-Prieto, R. (2010). Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glycerol. *Coral Reefs*, *29*, 899-
- 22 Cornwall, C. E., Revill, A. T., Hall-Spencer, J. M., Milazzo, M., Raven, J. A., & Hurd, C. L. (2017). Inorganic carbon physiology underpins macroalgal responses to elevated CO<sub>2</sub>. *Scientific Reports*, *7*(1), 46297.
- 23 Cornwall, C. E., Carlot, J., Branson, O., Courtney, T. A., Harvey, B. P., Perry, C. T., ... & Comeau, S. (2023). Crustose coralline algae can contribute more than corals to coral reef carbonate production. *Communications Earth & Environment*, *4*(1), 105.
- 24 Courtney, T. A., Kindeberg, T., & Andersson, A. J. (2020). Coral calcification responses to the North Atlantic Oscillation and coral bleaching in Bermuda. *PLoS One*, *15*(11), e0241854.
- 25 Dove, S. G., Brown, K. T., Van Den Heuvel, A., Chai, A., & Hoegh-Guldberg, O. (2020). Ocean warming and acidification uncouple calcification from calcifier biomass which accelerates coral reef decline. *Communications Earth & Environment*, *1*(1), 55.
- 26 Eakin, C. M. (1996). Where have all the carbonates gone? A model comparison of calcium carbonate budgets before and after the 1982–1983 El Niño at Uva Island in the eastern Pacific. *Coral Reefs*, *15*, 109-119.
- 27 Eakin, C. M., Morgan, J. A., Heron, S. F., Smith, T. B., Liu, G., Alvarez-Filip, L., ... & Yusuf, Y. (2010). Caribbean corals in crisis: record thermal stress, bleaching, and mortality in 2005. *PloS one*, *5*(11), e13969.
- 28 Edmunds, P. J. (2005). Effect of elevated temperature on aerobic respiration of coral recruits. *Marine Biology*, *146*, 655-663.
- 29 Edinger, E. N., Jompa, J., Limmon, G. V., Widjatmoko, W., & Risk, M. J. (1998). Reef degradation and coral biodiversity in Indonesia: effects of land-based pollution, destructive fishing practices and changes over time. *Marine Pollution Bulletin*, *36*(8), 617-630.
- 30 Enochs, I. C., Manzello, D. P., Kolodziej, G., Noonan, S. H., Valentino, L., & Fabricius, K. E. (2016). Enhanced macroboring and depressed calcification drive net dissolution at high-CO<sub>2</sub> coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *283*(1842), 20161742.
- 31 Enochs, I. C., & Glynn, P. W. (2017). Coral reef frameworks resist coral bleaching. *PLoS One*, *12*(9), e0185719.
- 32 Estrada-Saldívar, N., Jordán-Dalhgren, E., Rodríguez-Martínez, R. E., Perry, C., & Alvarez-Filip, L. (2019). Functional consequences of the long-term decline of reef-building corals in the Caribbean: evidence of across-reef functional convergence. *Royal Society Open Science*, *6*(10), 190298.
- 33 Eyre, B. D., Andersson, A. J., & Cyronak, T. (2014). Benthic coral reef calcium carbonate dissolution in an acidifying ocean. *Nature Climate Change*, *4*(11), 969-976.
- 34 Eyre, B. D., Cyronak, T., Drupp, P., De Carlo, E. H., Sachs, J. P., & Andersson, A. J. (2018). Coral reefs will transition to net dissolving before end of century. *Science*, *359*(6378), 908-911.
- 35 Gattuso, J. P., Allemand, D., & Frankignoulle, M. (1999). Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: a review on interactions and control by carbonate chemistry. *American Zoologist*, *39*(1), 160-183.
- 36 Glynn, P. W., & Morales, G. E. L. (1997). Coral reefs of Huatulco, West Mexico: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Revista de Biología Tropical*, *45*(3), 1033-1047.
- 37 Glynn, P. W., & Manzello, D. P. (2015). Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance. *Coral reefs in the Anthropocene*, 67-97.
- 38 González-Barrios, F. J., & Álvarez-Filip, L. (2018). A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Ecological indicators*, *95*, 877-886.
- 39 Goreau, T. F. (1959). The physiology of skeleton formation in corals. I. A method for measuring the rate of calcium deposition by corals under different conditions. *The Biological Bulletin*, *116*(1), 59-75.
- 40 Guinotte, J. M., Buddemeier, R. W., & Kleypas, J. A. (2003). Future coral reef habitat marginality: temporal and spatial effects of climate change in the Pacific basin. *Coral reefs*, *22*, 551-558.

- 41 Harrington, L., Fabricius, K., De'Ath, G., & Negri, A. (2004). Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. *Ecology*, 85(12), 3428-3437.
- 42 Hoegh-Guldberg, O. (1999). Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine and Freshwater Research*, 50, 839-866.
- 43 Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., ... & Hatziolos, M. (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *science*, 318(5857), 1737-1742.
- 44 Hofmann, G. E., Smith, J. E., Johnson, K. S., Send, U., Levin, L. A., Micheli, F., ... & Martz, T. R. (2011). High-frequency dynamics of ocean pH: a multi-ecosystem comparison. *PloS one*, 6(12), e28983.
- 45 Hubbard, D. K., Miller, A. I., & Scaturro, D. (1990). Production and cycling of calcium carbonate in a shelf-edge reef system (St. Croix, US Virgin Islands); applications to the nature of reef systems in the fossil record. *Journal of Sedimentary Research*, 60(3), 335-360.
- 46 Hughes, T. P., Rodrigues, M. J., Bellwood, D. R., Ceccarelli, D., Hoegh-Guldberg, O., McCook, L., ... & Willis, B. (2007). Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current biology*, 17(4), 360-365.
- 47 IPCC. (2007). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press.
- 48 López-Pérez, R. A., Calderón-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., Carriquiry, J. D., Medina-Rosas, P., Cupul-Magaña, A. L., ... & Luna-Salguero, B. M. (2012). Coral communities and reefs from Guerrero, southern Mexican Pacific. *Marine Ecology*, 33(4), 407-416.
- 49 Leggat, W. P., Camp, E. F., Suggett, D. J., Heron, S. F., Fordyce, A. J., Gardner, S., ... & Ainsworth, T. D. (2019). Rapid coral decay is associated with marine heatwave mortality events on reefs. *Current Biology*, 29(16), 2723-2730.
- 50 Kleypas, J. A., Buddemeier, R. W., Archer, D., Gattuso, J. P., Langdon, C., & Opdyke, B. N. (1999). Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science*, 284(5411), 118-120.
- 51 Kleypas, J. A., & Langdon, C. (2006). Coral reefs and changing seawater chemistry. In J. T. Phinney, O. Hoegh-Guldberg, J. Kleypas, W. Skirving, & A. Strong (Eds.), *Coral reefs and climate change: Science and management* (pp. 73-110).
- 52 Lough, J. M., & Barnes, D. J. (1997). Several centuries of variation in skeletal extension, density and calcification in massive Porites colonies from the Great Barrier Reef: a proxy for seawater temperature and a background of variability against which to identify unnatural change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 211(1), 29-67.
- 53 Lough, J. M., & Barnes, D. J. (2000). Environmental controls on growth of the massive coral Porites. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 245(2), 225-243.
- 54 Lowe, R. J., & Falter, J. L. (2015). Oceanic forcing of coral reefs. *Annual review of marine science*, 7, 43-66.
- 55 Manzello, D. P., Enochs, I. C., Kolodziej, G., & Carlton, R. (2015). Coral growth patterns of *Montastraea cavernosa* and *Porites astreoides* in the Florida Keys: the importance of thermal stress and inimical waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 471, 198-207.
- 56 Manzello, D. P., Enochs, I. C., Bruckner, A., Renaud, P. G., Kolodziej, G., Budd, D. A., ... & Glynn, P. W. (2014). Galápagos coral reef persistence after ENSO warming across an acidification gradient. *Geophysical Research Letters*, 41(24), 9001-9008.
- 57 Manzello, D. P., Kleypas, J. A., Budd, D. A., Eakin, C. M., Glynn, P. W., & Langdon, C. (2008). Poorly cemented coral reefs of the eastern tropical Pacific: Possible insights into reef development in a high-CO2 world. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(30), 10450-10455.
- 58 McCulloch, M., Falter, J., Trotter, J., & Montagna, P. (2012). Coral resilience to ocean acidification and global warming through pH up-regulation. *Nature Climate Change*, 2(8), 623-627.
- 59 McField, M. D. (1999). Coral response during and after mass bleaching in Belize. *Bulletin of Marine Science*, 64(1), 155-172.

- 60 Morse, J. W., Andersson, A. J., & Mackenzie, F. T. (2006). Initial responses of carbonate-rich shelf sediments to rising atmospheric pCO<sub>2</sub> and “ocean acidification”: Role of high Mg-calcites. *Geochimica et cosmochimica Acta*, 70(23), 5814-5830.
- 61 Medellín-Maldonado, F., Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Calderón-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, C., Chapa-Balcorta, C., & Zepeta-Vilchis, R. C. (2016). Calcification of the main reef-building coral species on the Pacific coast of southern Mexico. *Ciencias Marinas*, 42(3), 209-225.
- 62 Medellín-Maldonado, F., Cruz-Ortega, I., Pérez-Cervantes, E., Norzagaray-López, O., Carricart-Ganivet, J. P., López-Pérez, A., & Alvarez-Filip, L. (2023). Newly deceased Caribbean reef-building corals experience rapid carbonate loss and colonization by endolithic organisms. *Communications Biology*, 6(1),
- 63 Medellín-Maldonado, F., Granja-Fernández, R., González-Mendoza, T. M., Garcia-Medrano, D., Cabral-Tena, R., Alvarez-Filip, L., & López-Pérez, A. (2023). Macrobioerosión de corales constructores de arrecifes y su impacto en la dinámica de carbonatos en los arrecifes de Huatulco, México. *Hidrobiológica*, 33(2).
- 64 Medina-Valmaseda, A. E., Rodríguez-Martínez, R. E., Alvarez-Filip, L., Jordan-Dahlgren, E., & Blanchon, P. (2020). The role of geomorphic zonation in long-term changes in coral-community structure on a Caribbean fringing reef. *PeerJ*, 8, e10103.
- 65 Medina-Valmaseda, A. E., Blanchon, P., Alvarez-Filip, L., & Pérez-Cervantes, E. (2022). Geomorphically controlled coral distribution in degraded shallow reefs of the Western Caribbean. *PeerJ*, 10, e12590.
- 66 Moberg, F., & Rönnbäck, P. (2003). Ecosystem services of the tropical seascape: interactions, substitutions and restoration. *Ocean & Coastal Management*, 46(1-2), 27-46.
- 67 Molina-Hernández, A., González-Barríos, F. J., Perry, C. T., & Álvarez-Filip, L. (2020). Two decades of carbonate budget change on shifted coral reef assemblages: are these reefs being locked into low net budget states?. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1940), 20202305.
- 68 Morrison, D. (1988). Comparing fish and urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. *Ecology*, 69(5), 1367-1382.
- 69 Mumby, P. J. (2009). Herbivory versus corallivory: are parrotfish good or bad for Caribbean coral reefs?. *Coral Reefs*, 28(3), 683-690.
- 70 Muller, E. M., Rogers, C. S., Spitzack, A. S., & Van Woesik, R. (2008). Bleaching increases likelihood of disease on *Acropora palmata* (Lamarck) in Hawksnest Bay, St John, US virgin islands. *Coral Reefs*, 27, 191-195.
- 71 Nava, H., & Carballo, J. L. (2008). Chemical and mechanical bioerosion of boring sponges from Mexican Pacific coral reefs. *Journal of experimental Biology*, 211(17), 2827-2831.
- 72 Neumann, A. C. (1966). Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography*, 11(1), 92-108.
- 73 Norzagaray-López, C. O., Calderon-Aguilera, L. E., Hernández-Ayón, J. M., Reyes-Bonilla, H., Carricart-Ganivet, J. P., Cabral-Tena, R. A., & Balart, E. F. (2015). Low calcification rates and calcium carbonate production in *Porites panamensis* at its northernmost geographic distribution. *Marine ecology*, 36(4), 1244-1255.
- 74 Norzagaray-López, C. O., Calderón-Aguilera, L. E., Barranco, L., Cabral-Tena, R. A., Carricart-Ganivet, J. P., Cupul-Magaña, A., ... & Tortolero-Langarica, A. (2019). Arrecifes y comunidades coralinas. *Paz-Pellat, F., JM Hernández-Ayón, R. Sosa-Ávalos & AS*.
- 75 Nyström, M., Folke, C., & Moberg, F. (2000). Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in ecology & evolution*, 15(10), 413-417.
- 76 Pandolfi, J. M., Connolly, S. R., Marshall, D. J., & Cohen, A. L. (2011). Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. *science*, 333(6041), 418-422.
- 77 Perry, C. T. (2007). Hopley D, Smithers SG, Parnell KE: The Geomorphology of the Great Barrier Reef: development, diversity, and change: Published 2007, Hardback, Cambridge University Press, ISBN: 978-0-521-85302-6, RRP£ 80/US \$150.
- 78 Perry, C. T., & Hepburn, L. J. (2008). Syn-depositional alteration of coral reef framework through bioerosion, encrustation and cementation: taphonomic signatures of reef accretion and reef depositional events. *Earth-Science Reviews*, 86(1-4), 106-144.

- 79 Perry, C. T., Spencer, T., & Kench, P. S. (2008). Carbonate budgets and reef production states: a geomorphic perspective on the ecological phase-shift concept. *Coral Reefs*, *27*, 853-866.
- 80 Perry, C. T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Edinger, E. N., Smithers, S. G., Steneck, R. S., & Mumby, P. J. (2014). Changing dynamics of Caribbean reef carbonate budgets: emergence of reef bioeroders as critical controls on present and future reef growth potential. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*(1796), 20142018.
- 81 Perry, C. T., Alvarez-Filip, L., Graham, N. A., Mumby, P. J., Wilson, S. K., Kench, P. S., ... & Macdonald, C. (2018). Loss of coral reef growth capacity to track future increases in sea level. *Nature*, *558*(7710), 396-400.
- 82 Pernice, M., Raina, J. B., Rådecker, N., Cárdenas, A., Pogoreutz, C., & Voolstra, C. R. (2020). Down to the bone: the role of overlooked endolithic microbiomes in reef coral health. *The ISME Journal*, *14*(2), 325-334.
- 83 Pratchett, M. S., Munday, P. L., Wilson, S. K., Graham, N. A., Cinner, J. E., Bellwood, D. R., ... & McClanahan, T. R. (2008). Effects of climate-induced coral bleaching on coral-reef fishes—ecological and economic consequences. In *Oceanography and marine biology* (pp. 257-302). CRC Press.
- 84 Reyes-Bonilla, H., & Calderon-Aguilera, L. E. (1999). Population density, distribution and consumption rates of three corallivores at Cabo Pulmo Reef, Gulf of California, Mexico. *Marine Ecology*, *20*(3-4), 347-357.
- 85 Reyes-Bonilla, H. (2003). Coral reefs of the Pacific coast of México. In *Latin American coral reefs* (pp. 331-349). Elsevier Science.
- 86 Olán-González, M., Reyes-Bonilla, H., Álvarez-Filip, L., Pérez-España, H., & Olivier, D. (2020). Fish diversity divergence between tropical eastern pacific and tropical western Atlantic coral reefs. *Environmental biology of fishes*, *103*, 1323-1341.
- 87 Skirving, W., Enríquez, S., Hedley, J. D., Dove, S., Eakin, C. M., Mason, R. A., ... & Iglesias-Prieto, R. (2017). Remote sensing of coral bleaching using temperature and light: progress towards an operational algorithm. *Remote Sensing*, *10*(1), 18.
- 88 Schönberg, C. H., Fang, J. K., Carreiro-Silva, M., Tribollet, A., & Wisshak, M. (2017). Bioerosion: the other ocean acidification problem. *ICES Journal of Marine Science*, *74*(4), 895-925.
- 89 Stolarski, J. (2003). Three-dimensional micro- and nanostructural characteristics of the skeleton of the Scleractinia (Cnidaria, Anthozoa). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, *227*(3), 315-331.
- 90 Tribollet, A., Atkinson, M., & Langdon, C. (2002). Effects of elevated pCO<sub>2</sub> on epilithic and endolithic metabolism of reef carbonates. *Global Biogeochemical Cycles*, *16*(4), 32-1.
- 91 Tribollet, A., & Golubic, S. (2005). Cross-shelf differences in the pattern and pace of bioerosion of experimental carbonate substrates exposed for 3 years on the northern Great Barrier Reef, Australia. *Coral reefs*, *24*, 422-434.
- 92 Tortolero-Langarica, J. J. A., Carricart-Ganivet, J. P., Cupul-Magaña, A. L., & Rodríguez-Troncoso, A. P. (2017). Historical insights on growth rates of the reef-building corals *Pavona gigantea* and *Porites panamensis* from the Northeastern tropical Pacific. *Marine environmental research*, *132*, 23-32.
- 93 van Hooijdonk, R., Maynard, J. A., Liu, Y., & Lee, S. K. (2015). Downscaled projections of Caribbean coral bleaching that can inform conservation planning. *Global change biology*, *21*(9), 3389-3401.
- 94 Van Woesik, R., & Cacciapaglia, C. W. (2018). Keeping up with sea-level rise: Carbonate production rates in Palau and Yap, western Pacific Ocean. *PLoS One*, *13*(5), e0197077.
- 95 Wainwright, S. A. (1963). Skeletal organization in the coral, *Pocillopora damicornis*. *Journal of Cell Science*, *3*(66), 169-183.
- 96 Young, C. N., Schopmeyer, S. A., & Lirman, D. (2012). A review of reef restoration and coral propagation using the threatened genus *Acropora* in the Caribbean and Western Atlantic. *Bulletin of Marine Science*, *88*(4), 1075-1098.
- 97 Woodley, J. D., Chornesky, E. A., Clifford, P. A., Jackson, J. B. C., Kaufman, L. S., Knowlton, N., ... & Sides, E. M. (1981). Hurricane Allen's impact on Jamaican coral reefs. *Science*, *214*(4522), 749-755.

## Capítulo I. Calcificación primaria

### Título: “Parámetros de crecimiento de las principales especies presentes en los arrecifes del Pacífico Sur y Caribe mexicano”

#### 1 Introducción

El crecimiento de los corales escleractinios implica un aumento de su tejido vivo y la formación de esqueleto nuevo (Medellín-Maldonado et al. 2022). Estos parámetros de crecimiento están influenciados por las variaciones estacionales en las condiciones ambientales en las que se desarrollan los corales (Carricart-Ganivet et al. 2012, Medellín-Maldonado et al. 2016). Al analizar el esqueleto de los corales y sus tres variables de crecimiento (también llamadas características esclerocronológicas): **1**) densidad del esqueleto ( $\text{g}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{cm}^{-3}$ ), **2**) tasa de extensión anual ( $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$ ), y **3**) tasa de calcificación ( $\text{g}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ ), se obtiene información crucial sobre las condiciones ambientales en las que prospera su crecimiento (Carricart-Ganivet et al. 2000). Particularmente, las características esclerocronológicas en conjunto, ofrecen indicios sobre la sensibilidad de cada especie de coral a diferentes estresores (Carricart-Ganivet et al. 2012) y su grado de tolerancia para persistir bajo diversas condiciones ambientales a lo largo del tiempo (Castillo et al. 2012, Manzello 2015). Dado que el crecimiento de los corales escleractinios es fundamental para la persistencia y construcción de los arrecifes coralinos (Perry et al. 2008, Alvarez-Filip et al. 2009, Manzello 2010), ya que el  $\text{CaCO}_3$  secretado para construir sus esqueletos se acumula y forma en la estructura arrecifal (Kleypas et al. 2001), cuantificar sus parámetros de crecimiento permite evaluar el estado de salud en el que se encuentran los corales y su capacidad para mantener o acrecentar el arrecife a través del tiempo (Kleypas et al. 2001, Perry et al. 2012).

En este contexto, las presiones derivadas de la acidificación oceánica (Pandolfi et al. 2011), el aumento de la temperatura (Carricart-Ganivet 2004) y las enfermedades (Alvarez-Filip et al. 2019, Estanda-Saldivar et al. 2020), tienen efectos adversos sobre el crecimiento y abundancia de los corales (Gardner et al. 2003), principalmente al reducir su capacidad de calcificación y provocar mortalidades masivas, modificando la composición de la comunidad de corales (Alvarez-Filip et al. 2009, Alvarez-Filip et al. 2013), y en última instancia,

disminuyendo la contribución de  $\text{CaCO}_3$  por parte de los corales en los arrecifes a nivel global (Kennedy et al. 2013).

Sin embargo, las perturbaciones anteriormente descritas afectan de manera diferencial a cada especie de coral, según su capacidad de adaptación a las presiones en el medio en que se desarrollan (Loya et al. 2001, Williams et al. 2008). Además, se ha observado que la complejidad estructural y el funcionamiento de los arrecifes están estrechamente ligados al tipo de especies de coral que dominen el sustrato arrecifal (González-Barrios y Alvarez-Filp 2018, Cabral-Tena et al. 2020). Bajo este contexto, es razonable suponer que las tasas de calcificación, cobertura y, por ende, la producción de  $\text{CaCO}_3$  son temporal y espacialmente variables (Brown et al. 2021).

Considerando lo anterior, los objetivos de este capítulo son contrastar las características esclerocronológicas históricas obtenidas en el Pacífico y Caribe mexicano para observar las posibles variaciones que pudieran estar afectando los presupuestos de carbonatos construidos a partir de estos datos, y determinar las características esclerocronológicas de la mayoría de especies que comprenden la comunidad coralina a escala regional en cada una de las zonas consideradas en este estudio (Pacífico y Caribe). Esto es fundamental para **1**) obtener valores precisos de los parámetros de crecimiento, que sirvan como línea de base para realizar balances de carbonatos (evitando la variación de los datos históricos), **2**) medir la contribución real de  $\text{CaCO}_3$  de cada especie de coral en un mismo tiempo y espacio, y **3**) reducir los sesgos asociados con las metodologías y **4**) ampliar el número de especies de las que se tiene registro de sus características de esclerocronológicas. Los resultados desprendidos de esta investigación, nos permitirán tener mejor comprensión de las transiciones locales que experimentan los arrecifes coralinos.

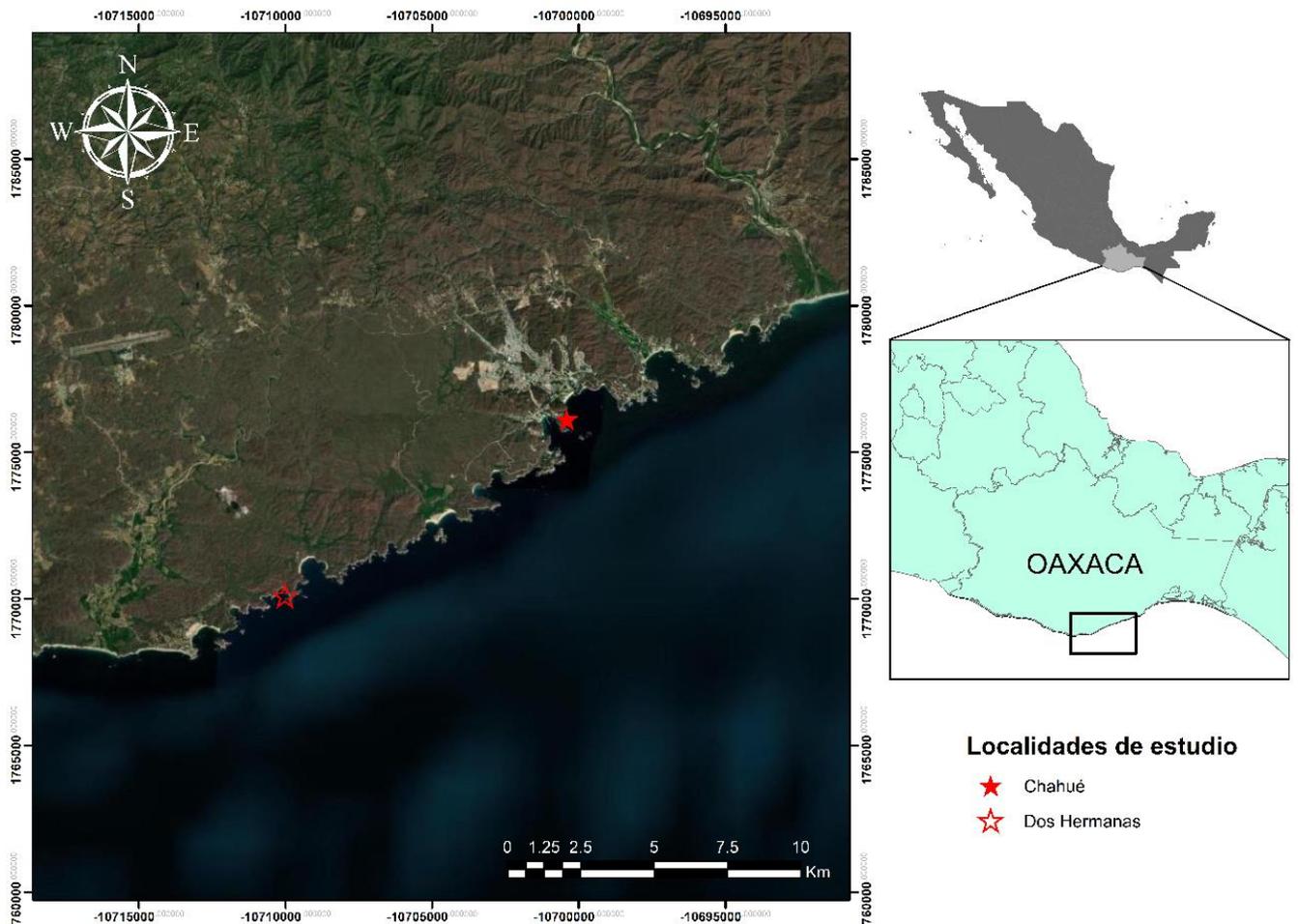
## **2 Métodos**

### **2.1 Área de estudio**

#### **2.1.2 Pacífico**

La colecta de muestras de coral en el Pacífico sur mexicano (PSM) comprendió dos unidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, situadas en la costa oriental de México: Dos Hermanas ( $15^{\circ}42' \text{ N}$ ,  $96^{\circ}12' \text{ W}$ ) y Chahué ( $15^{\circ}44' \text{ N}$ ,  $96^{\circ}07' \text{ W}$ ) (Fig. 1). El arrecife Chahué se

caracteriza por estar en una zona con asentamientos humanos bien desarrollados, además, está cerca de la desembocadura de ríos (López-Pérez et al. 2019), por este motivo las presiones locales como el aumento de nutrientes y la calidad del agua podrían ser marcadamente diferentes a las condiciones del arrecife Dos Hermanas debido a que éste se encuentra alejado de asentamientos humanos y desembocaduras de ríos. Los arrecifes ubicados en esta zona del PSM experimentan intensos periodos de surgencias (marzo–abril) (Chapa-Balcorta et al. 2015); durante estos periodos se ha observado que la temperatura superficial del mar (TSM) puede disminuir hasta de  $\sim 8^{\circ}$  C (promedio anual  $28.71^{\circ}$  C), además de descensos en el pH de hasta 0.6 unidades (escala total) y una menor saturación de  $\Omega_{ar}$  (de 4.3 a 1.1) (Chapa-Balcorta et al. 2015). En estos arrecifes, se han reportado 16 especies de corales hermatípicos pertenecientes a tres géneros (Reyes-Bonilla & Leyte-Morales, 1998). No obstante, la producción de  $\text{CaCO}_3$  es dominada por 5 especies del género *Pocillopora* (*P. meandrina*, *P. damicornis*, *P. capitata*, *P. verrucosa*, *P. inflata*) (Medellín-Maldonado et al. 2016), dos especies del género *Pavona* (*P. gigantea* y *P. varians*) y una especie del género *Porites* (*P. panamensis*), las especies de estos dos últimos géneros contribuyen en proporciones significativamente menores, además que el mayor porcentaje de su producción está restringida a aguas más profundas ( $>10\text{m}$ ) (Glynn y Leyte-Morales 1997, Medellín-Maldonado et al. 2016).

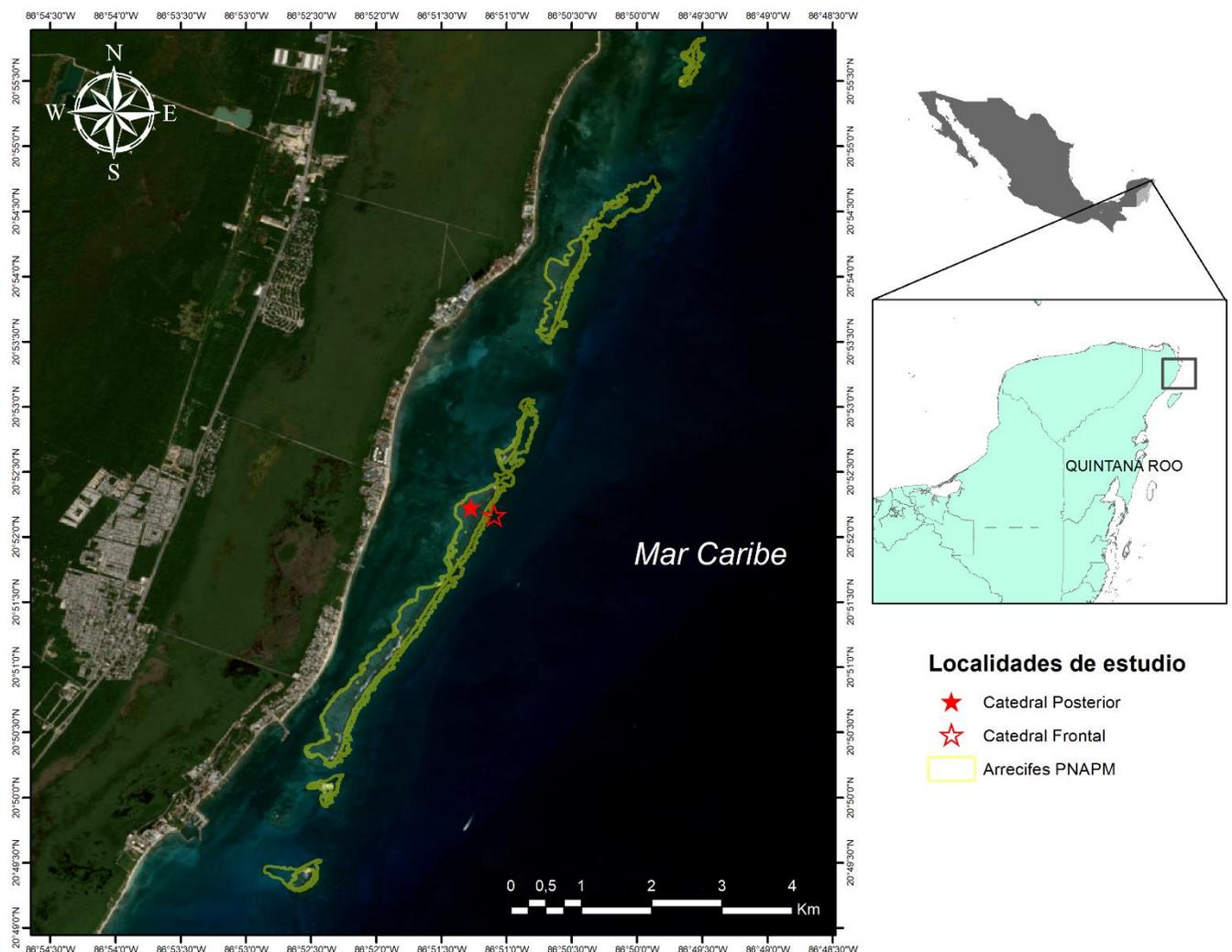


**Figura 1.** Localización geográfica de las unidades arrecifales donde se recolectaron las muestras. Se destaca la proximidad de la unidad arrecifal Chahué a áreas de intenso desarrollo humano y desembocaduras de ríos, en contraste con la ubicación más alejada de la unidad arrecifal Dos Hermanas de estas zonas.

### 2.1.2 Caribe

En el Sistema Arrecifal de Puerto Morelos, Quintana Roo, se seleccionó una zona de arrecife posterior y una zona de arrecife frontal (Fig. 2), Catedral Posterior (CP, 20° 521189-86°.511480) y Catedral Frontal (CF, 20° 52889-86°.511670) por presentar un marcado gradiente biogeoquímico (Crook et al. 2012). Este gradiente está influenciado por la presencia de diversas plumas de descarga de agua subterráneas al mar (conocidos como “ojos”), ubicadas a lo largo de la laguna arrecifal del arrecife posterior (Crook et al. 2012, Martínez et al. 2019). Estos ojos son el resultado de la compleja red acuífera y las características cársticas de la Península de Yucatán (Beddows et al. 2002). El agua que se

libera de estas zonas se caracteriza por registrar niveles de salinidad menores ( $27.3 \pm 0.45$ ) al de las aguas circundantes ( $\sim 35.72$ ) (Crook et al. 2012, Coronado et al. 2007). Además, el agua descargada de estas zonas es marcadamente más ácida (pH  $\sim 7.30$ ), que el agua restante del arrecife (pH  $\sim 8.19$ ) (Crook et al. 2012, Young et al. 2018), por otra parte, la temperatura que sale de estas descargas es menor a la circundante (Young et al. 2018). Finalmente, la saturación del  $\Omega_{ar}$  de las descargas presenta saturaciones bajas ( $\Omega_{ar} < 1$ ) (Crook et al. 2012). Este gradiente fisicoquímico permite evaluar el efecto de la variación del pH, temperatura y saturación de  $\Omega_{ar}$  sobre la producción de carbonatos entre zonas arrecifales. La diferencia en la profundidad de ambos sitios fluctuó entre  $\sim 2m$ , esto, para minimizar las posibles influencias asociadas con la cantidad y calidad de luz que cada zona pudiera estar experimentando (Gutiérrez-Estrada 2017). La distancia de los sitios de muestreo respecto a la costa fue de  $< 0.94$  km para CP y de  $> 1.63$  km para CF.



**Figura 2.** Localización geográfica de las unidades arrecifales donde se recolectaron las muestras. Las curvas de nivel amarillas delimitan el polígono exclusivamente dentro del área arrecifal. Se observa la división natural de los sitios de muestreo por una barrera arrecifal, formada por la agregación de carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ) de corales, con una contribución significativa de *Acropora palmata*.

## 2.2 Recolección de muestras

Con el objetivo de estimar las características esclerocronológicas de las especies con mayor dominio en cada arrecife, se colectaron muestras de coral en los dos arrecifes del Pacífico mexicano (Chahué y Dos Hermanas) y en las dos zonas arrecifales del arrecife de Puerto Morelos (posterior y frontal), de acuerdo con los siguientes diseños de muestreo para cada región.

**2.2.1 Pacífico:** Los fragmentos obtenidos de las especies pertenecientes al género *Pocillopora*, se obtuvieron en dos tipos de hábitats, **1)** en viveros fijados al sustrato a una profundidad de (~4 m) construidos con marcos de cloruro de polivinilo (PVC) de 1 × 1 m con malla plástica de polietileno de alta densidad (tamaño de malla de 18 × 18 mm) (Fig. 3 a-b. **2)** y a lo largo y ancho de placas creadas naturalmente por el entramado de ramas de *Pocillopora* spp. ubicadas a ~3m de profundidad (Fig. 3c). Emplear estos dos tipos de muestreos permitió por un lado marcar las colonias de los viveros con alizarina para tener un marco temporal de referencia y seguir su desarrollo por dos años (2018-2020) y, por otro lado, abarcar diferentes estrategias de crecimiento de las colonias, debido a que las colonias de los viveros tenían espacio para extender sus ramas en los ejes vertical y horizontal, mientras que las ramas que se desarrollan en las placas solo pueden hacerlo en el eje vertical. Ambos tipos de crecimientos son conspicuos en los arrecifes ubicados a lo largo del Pacífico mexicano (Glynn y Leyte-Morales 1997). En ambas unidades arrecifales se colectaron colonias de *Pocillopora meandrina*, *Pocillopora damicornis*, *Pocillopora capitata* y *Pocillopora verrucosa*. Por su parte, la colecta de muestras de las especies *Porites panamensis*, *Pavona varians* y *Pavona gigantea* (especies masivas), se realizó exclusivamente en el arrecife Dos Hermanas, debido que estas especies no se desarrollan en el arrecife Chahué. Para estas especies en agosto del 2020 se colectaron fragmentos de ~20cm de diámetro empleando cincel y martillo.



**Figura 3.** Ejemplo de recolecta de colonias y fragmentos de *Pocillopora* spp. **a)** Vivero construido con PVC y malla plástica de 1 x 1 m. **b)** Crecimiento de los fragmentos dos años después. Durante este periodo (~2 años), las colonias fueron marcadas con rojo de alizarina. **c)** Recolecta de fragmentos de *Pocillopora* spp. en placa construida por el entramado de ramas. Los fragmentos recolectados bajo este enfoque, solo fueron utilizados para el análisis de densitometría.

**2.2.2 Caribe:** Para establecer la contribución de  $\text{CaCO}_3$  de diferentes especies en los arrecifes de Puerto Morelos recolectamos fragmentos y colonias de coral de 15 especies: *Acropora palmata*, *Porites porites*, *Agaricia tenuifolia*, *Agaricia agaricites*, *Orbicella faveolata*, *Orbicella annularis*, *Colpophyllia natans*, *Pseudodiploria strigosa*, *Pseudodiploria clivosa*, *Siderastrea siderea*, *Porites astreoides*, *Montastrea cavernosa*, *Dichocoenia stokesii* y *Stephanocoenia intersepta*. Estas especies fueron seleccionadas porque **1)** Representan las especies con mayor contribución de  $\text{CaCO}_3$  y distribución en el sistema arrecifal de Puerto Morelos, **2)** Representan un gradiente de morfologías (p. ej. ramificadas, masivas, foliosas, incrustantes), **3)** Por su estrategia de vida y contribución a la acreción del arrecife,

representan diferentes tipos de especies (p. ej. especies constructoras de arrecife y oportunistas, maleza, etc.) (Alvarez-Filip et al. 2013) y 4) Algunas especies como *O. faveolata*, *P. strigosa*, *S. siderea* y *P. astreoides* se encuentran bien representadas en ambas zonas arrecifales (posterior y frontal). El número total, el tipo de colecta y la zona del arrecife en la que se colectaron las muestras de cada especie se muestran en la tabla (1). Brevemente para las especies de crecimiento ramificado, foliar e incrustante, se obtuvieron fragmentos con la ayuda de un cincel y martillo. Por su parte, para las especies de crecimiento masivo y pseudo-masivos se obtuvieron núcleos de 3 cm de diámetro y 5-15 cm de longitud, empleando talado eléctrico sumergible (Nemo Power Tools LTD), con una broca de diamante. Todos los núcleos se perforaron desde la superficie del eje de crecimiento máximo hacia el centro de la colonia. Los huecos en las colonias se rellenaron con plastilina epóxica para evitar la bioerosión de las colonias y promover el crecimiento del tejido vivo. Finalmente, para algunas colonias de *O. faveolata*, *P. strigosa*, *S. siderea* y *P. astreoides* se colectaron colonias completas de >30 cm de diámetro con el objetivo de complementar análisis de bioerosión interna (ver Capítulo IV).

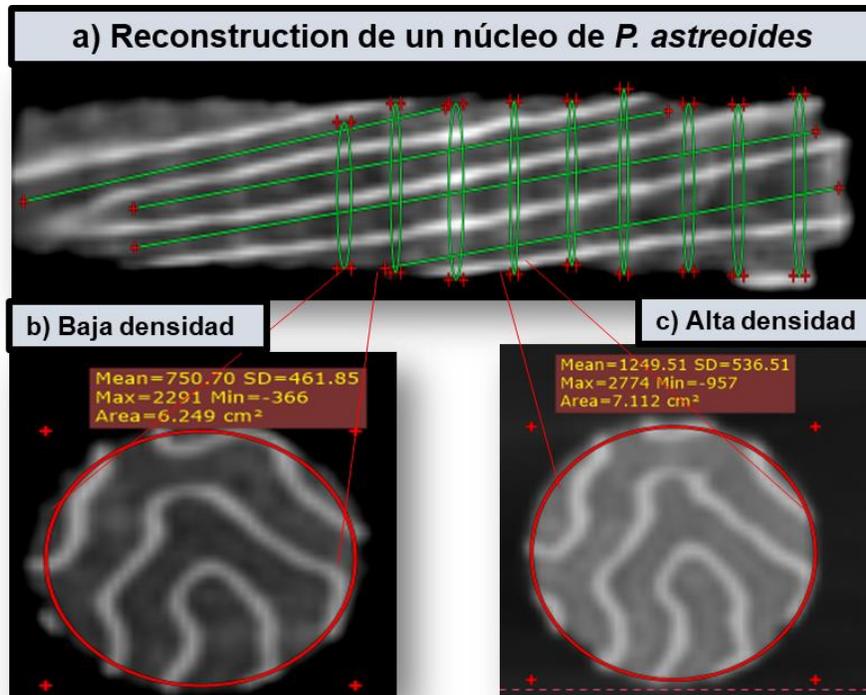
## 2.3 Características esclerocronológicas

**2.3.1 Densidad:** La densidad del esqueleto ( $\text{g}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{cm}^{-3}$ ), de las especies de coral con morfologías masivas y sub-masivas en ambas ecorregiones, se determinó a partir de tomografías computarizadas de rayos X (TC) (Fig. 4). Para este propósito, se empleó un tomógrafo médico, modelo ORBITS CT system. Los núcleos y colonias colectadas se orientaron longitudinalmente en filas de 4-5 a lo largo de la mesa de exploración acompañados de un estándar de aragonita constituido por 8 bloques de grosor y densidad conocida ( $2.83 \text{ g}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{cm}^{-3}$ ) fabricados a partir de la concha de *Tridacna máxima* (Carricart-Ganivet y Barnes 2007). Los parámetros se establecieron de acuerdo a la densidad del conjunto de especies analizadas en cada set de escaneo (122-145 Kv y 60-150 mAs). Cada imagen tenía un espesor de 0.5 mm y se reconstruyeron en incrementos de 2.5 mm utilizando el algoritmo “Bone”. Las imágenes de cada estudio fueron exportadas desde el tomógrafo en formato DICOM. A partir de las imágenes DICOM se hicieron reconstrucciones tridimensionales de las muestras utilizando el software RADIANT. Posteriormente, se midió en unidades Hounsfield (HU) la densidad promedio de cada bloque

del estándar, para trazar una curva de calibración, a partir de la cual se derivó la densidad del coral (Medellín-Maldonado et al. 2022). Finalmente se crearon imágenes compuestas (información extrapolada de las HU a partir de un conjunto de imágenes), para obtener las HU promedio del set de imágenes 2D dentro de cada banda de alta y baja densidad (Fig. 5). La densidad media anual de cada muestra se definió como el promedio de las HU entre las bandas de alta y baja densidad. En el caso de las especies con crecimiento ramificado, que carecen de una referencia temporal de crecimiento (p. ej., bandas de densidad anual), la densidad esquelética se obtuvo a partir del promedio de HU del set de imágenes ubicadas en el rango de crecimiento anual medido según la especie (ver siguiente sección).



**Figura 4.** Escaneo de colonias por medio del tomógrafo médico ORBITS CT system. Ejemplo de algunas colinas (a), núcleos (b) y fragmentos (c), de coral dispuestas en la mesa de exploración. Nótese como cada escaneo fue acompañado de dos estándares de densidad conocido (cubos y cuña de  $\text{CaCO}_3$  aragonítico contruidos a partir de conchas de *Tridacna máxima*).



**Figura 5.** Flujo de trabajo para estimar la densidad de los esqueletos de coral. **a)** Reconstrucción de un núcleo de *P. strigosa* por medio de imágenes DICOM, las líneas verdes señalan las bandas de alta densidad y el eje de crecimiento de la colonia. **b-c)** Imágenes compuesta de las bandas de densidad construidas a partir de todas las imágenes transversales que se ubican en el espacio que abarca cada banda (líneas rojas). Nótese como las Unidades Hounsfield (HU) promedio son mayores en la imagen compuesta de la banda de alta densidad (rectángulo rojo).

**2.3.2 Extensión:** Para las especies masivas la tasa de extensión ( $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$ ) se estimó como la distancia lineal entre dos bandas de baja densidad consecutivas. En el caso de las colonias de *Pocillopora* spp. (crecimiento ramificado), la extensión del esqueleto se obtuvo empleando un taladro (Dremel 100 Series Rotary Tool), equipado con disco de diamante, para devastar las ramas hasta encontrar las marcas de alizarina (Fig. 6). Luego, empleando un vernier digital ( $\pm 0.1$  mm de precisión), se midió la distancia desde la línea teñida de rojo de alizarina hasta el ápice de la ramificación. Por su parte, la extensión de las especies con morfología ramificada y foliar pertenecientes al Caribe mexicano, se midieron a través de modelación 3D por fotogrametría, los detalles del método pueden ser consultados en Lange et al. (2022). Es necesario destacar que las colonias utilizadas para medir la extensión por fotogrametría no son las mismas colonias a las que se le midió la densidad del esqueleto, no

obstante, los corales utilizados para ambas metodologías habitaban el mismo parche arrecifal, además los análisis de densitometría y fotogrametría se hizo en el mismo margen temporal (2020).



**Figura 6.** Rama de *P. verrucosa*, desvastada para encontrar las marcas de alizarina (flechas rojas). Nótese la red plástica del vivero en la base de la rama (flecha verde).

**2.3.3 Calcificación:** Para las colonias con ambos tipos de crecimiento, la tasa de calcificación ( $\text{g} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ ) se calculó como el producto de la densidad y la extensión del esqueleto (Lough y Barnes 2000).

## 2.4 Análisis

En este punto solo se reportan los valores de las características esclerocronológicas sin análisis estadísticos entre sitios (estas diferencias entre localidades de cada ecorregión se abordarán más adelante integrando los diferentes procesos de calcificación y erosión). Los parámetros de crecimiento de los corales representan por si solos gran relevancia, ya que estos valores serán los utilizados para parametrizar la metodología *Reef-Budget* y construir los balances de carbonatos en nuestras zonas de estudio. Finalmente, con el objetivo de observar la posible variación entre nuestros resultados y aquellos obtenidos en otras latitudes del Caribe y Pacífico en años anteriores a este estudio, se recolectaron datos de las

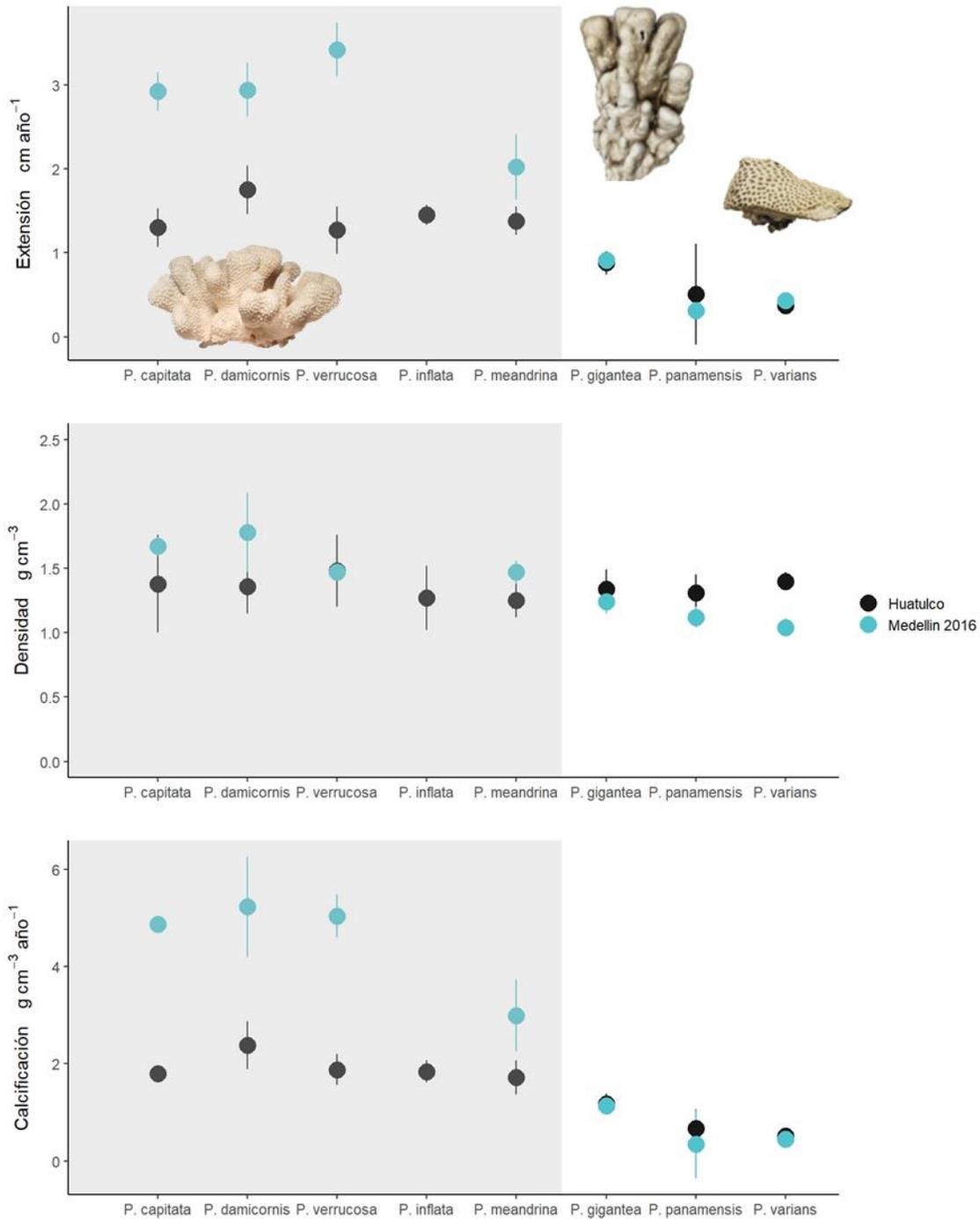
características esclerológicas publicadas en la literatura revisada por pares y bases de datos personales.

### 3 Resultados

**3.1 Pacífico:** Los valores de las características esclerológicas (promedio anual  $\pm$  desviación estándar), de las especies de coral analizadas, se muestran en la tabla 1. En términos generales, se observa que las especies con morfología ramificada son las que poseen mayores contribuciones de carbonato en los arrecifes del PSM (Fig. 7). En este sentido, las especies pertenecientes al género *Pocillopora* tienen una tasa de calcificación entre  $1.88 \pm 0.32$  a  $2.38 \pm 0.49$   $\text{g} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ . Por su parte los géneros masivos presentaron un orden de magnitud menor en su contribución de carbonatos, registrando tasas de calcificación anual entre  $0.51 \pm 0.09$  a  $1.18 \pm 0.19$   $\text{g} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ . Esta diferencia en la tasa de calcificación entre morfologías obedece principalmente a la elevada extensión que poseen las especies del género *Pocillopora*, las cuales presentaron una tasa de extensión promedio de  $1.43 \pm 0.22$   $\text{cm} \cdot \text{año}^{-1}$ , superando sensiblemente la tasa de extensión promedio registrada por las especies masivas  $0.59 \pm 0.26$   $\text{cm} \cdot \text{año}^{-1}$ .

**Tabla 1.** Promedio ( $\pm$  desviación estándar) de la densidad del esqueleto, la tasa de extensión y la tasa de calcificación anual de las principales especies de coral del Pacífico Sur mexicano. **r**= morfología ramificada; **n**= morfología nodular; **sm**= morfología sub-masiva; **i**= incrustante; **avr**= valores promedio de ambas unidades arrecifales; **DH**= arrecife Dos Hermanas.

Especie	Extensión ( $\text{cm} \cdot \text{año}^{-1}$ )	$\pm$ SD	Densidad ( $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ )	$\pm$ SD	Calcificación ( $\text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ )	$\pm$ SD	Arrecife
<i>P. damicornis</i> (r)	1.75	0.29	1.36	0.12	2.38	0.49	avr
<i>P. meandrina</i> (r)	1.38	0.17	1.25	0.13	1.72	0.35	avr
<i>P. capitata</i> (r)	1.30	0.23	1.38	0.38	1.79	0.14	avr
<i>P. inflata</i> (r)	1.45	0.12	1.27	0.25	1.84	0.23	avr
<i>P. verrucosa</i> (r)	1.27	0.28	1.48	0.28	1.88	0.32	avr
<i>P. panamensis</i> (n; sm; i)	0.51	0.60	1.31	0.14	0.67	0.39	DH
<i>P. varians</i> (n; sm; i)	0.37	0.05	1.40	0.17	0.51	0.08	DH
<i>P. gigantea</i> (n; sm; i)	0.88	0.14	1.34	0.15	1.18	0.20	DH

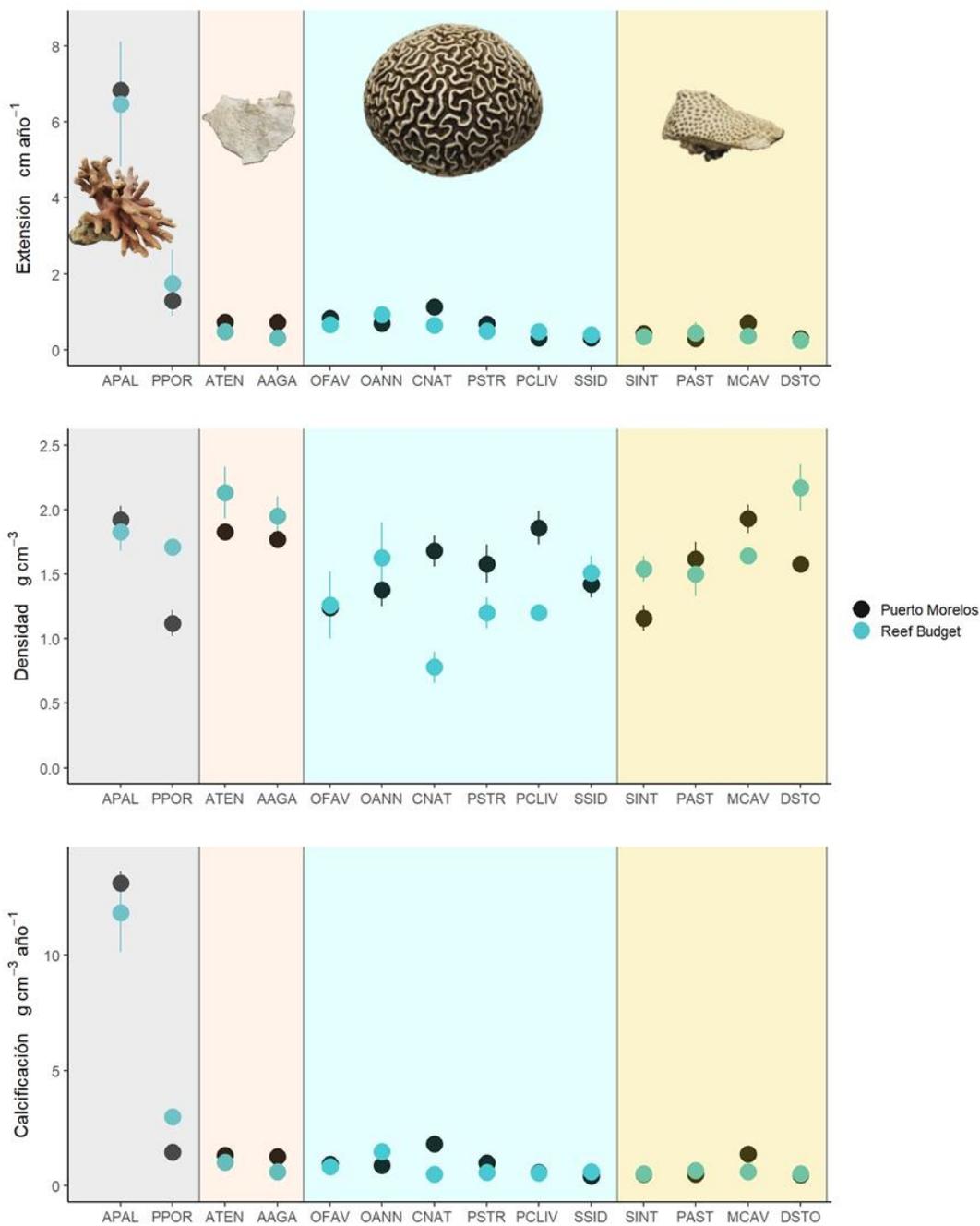


**Figura 7.** Comparación de los parámetros de crecimiento de las principales especies de corales que habitan los arrecifes de Huatulco (Pacífico sur mexicano), obtenidas en nuestros análisis (círculos negros) vs los obtenidos por Medellín-Maldonado et al. 2016 (círculos azules) para este mismo sitio, pero a partir de colonias colectadas en 2013. Los círculos representan la media y las líneas verticales la desviación estándar. Nótese que las especies con morfología ramificada son las que mayor cantidad de CaCO<sub>3</sub> secretan. Las especies *P. gigantea*, *P. panamensis* y *P. varians* pueden presentar hasta tres tipos de crecimientos (nodular, sub-masivas e incrustante).

**3.2 Caribe:** Los valores de las características esclerocronológicas (promedio anual  $\pm$  desviación estándar), de las especies de coral analizadas, se muestran en la Figura 7 y la Tabla 2. Entre las especies con morfología ramificada, *P. porites* registró una calcificación promedio de  $1.45 \pm 0.21$  g·CaCO<sub>3</sub>·cm<sup>-2</sup>·año<sup>-1</sup> y *A. palmata* obtuvo una tasa de  $13.13 \pm 0.49$  g·CaCO<sub>3</sub>·cm<sup>-2</sup>·año<sup>-1</sup>, siendo esta última, la tasa de calcificación más alta registrada para todas las especies analizadas. Respecto a las especies con morfología foliar, *A. agaricites* obtuvo una calcificación de  $1.28 \pm 0.13$  g·CaCO<sub>3</sub>·cm<sup>-2</sup>·año<sup>-1</sup>, mientras que la tasa de calcificación promedio anual de *A. tenuifolia* fue de  $1.31 \pm 0.09$  g·CaCO<sub>3</sub>·cm<sup>-2</sup>·año<sup>-1</sup>. *P. clivosa* promedió una calcificación de  $0.59 \pm 0.17$  g·CaCO<sub>3</sub>·cm<sup>-2</sup>·año<sup>-1</sup> y *C. natans* de  $1.82 \pm 0.13$  g·CaCO<sub>3</sub>·cm<sup>-2</sup>·año<sup>-1</sup> siendo las tasas de calcificación más baja y más alta, de las especies con morfología masiva, respectivamente. Por su parte *S. siderea* ( $0.42 \pm 0.11$  g·CaCO<sub>3</sub>·cm<sup>-2</sup>·año<sup>-1</sup>) y *M. cavernosa* ( $1.39 \pm 0.61$  g·CaCO<sub>3</sub>·cm<sup>-2</sup>·año<sup>-1</sup>), representaron la tasa de calcificación más baja y alta de las especies pertenecientes a la morfología sub-masiva. Finalmente *S. intercepta* especie con morfología incrustante obtuvo una calcificación de  $0.49 \pm 0.04$  g·CaCO<sub>3</sub>·cm<sup>-2</sup>·año<sup>-1</sup>.

**Tabla 2.** Promedio ( $\pm$  desviación estándar) de la densidad del esqueleto, la tasa de extensión y la tasa de calcificación anual de las principales especies de coral del Caribe mexicano. **r**= morfología ramificada; **f**= morfología foliar; **m**= morfología masiva; **sm**= morfología sub-masiva; **avr**= valores promedio de ambas zonas arrecifales.

Especie		Extensión	$\pm$ SD	Densidad	$\pm$ SD	Calcificación	$\pm$ SD	Zona
		(cm·año <sup>-1</sup> )		(g·cm <sup>-3</sup> )		(g·cm <sup>-2</sup> ·año <sup>-1</sup> )		
<i>A. palmata</i>	(r)	<b>6.83</b>	<b>0.42</b>	1.92	0.11	<b>13.13</b>	<b>0.49</b>	posterior
<i>P. porites</i>	(r)	1.3	0.17	1.12	0.10	1.45	0.21	avr
<i>A. tenuifolia</i>	(f)	0.72	0.08	1.83	0.05	1.31	0.09	posterior
<i>A. agaricites</i>	(f)	0.72	0.08	1.77	0.05	1.28	0.13	avr
<i>O. faveolata</i>	(m)	0.82	0.01	1.24	0.05	0.94	0.23	avr
<i>O. annularis</i>	(m)	0.68	0.21	1.37	0.13	0.90	0.31	posterior
<i>C. natans</i>	(m)	1.11	0.16	1.68	0.12	1.82	0.13	posterior
<i>P. strigosa</i>	(m)	0.67	0.13	1.58	0.15	0.99	0.18	avr
<i>P. clivosa</i>	(m)	0.31	0.09	1.85	0.13	0.59	0.17	frontal
<i>S. siderea</i>	(m)	0.30	0.12	1.41	0.10	0.42	0.11	avr
<i>S. intercepta</i>	(sm)	0.43	0.01	1.16	0.09	0.49	0.04	frontal
<i>P. astreoides</i>	(sm)	0.28	0.09	1.61	0.13	0.49	0.13	avr
<i>M. cavernosa</i>	(sm)	0.70	0.16	<b>1.93</b>	<b>0.11</b>	1.39	0.16	frontal



**Figura 8.** Comparación de los parámetros de crecimiento de las principales especies de corales que habitan del Caribe mexicano, obtenidas en nuestros análisis (círculos negros) vs los valores obtenidos en la base de datos *ReefBudget* V2.2 Caribe (círculos azules) reportadas para el Caribe mexicano (ponderando los valores de todos los estudios). Los círculos representan la media y las líneas verticales la desviación estándar. La zona sombreada en gris agrupa las especies con morfología

ramificada (APAL= *A. palmata*, PPOR=*P. porites*), la rosa a las especies foliosas (ATEN= *A. teunifolia*; AGA= *A. agaricites*), la zona azul a las morfologías masivas (OFAV= *O. faveolata*, OANN= *O. annularis*, PSTR= *P. strigosa*, PCLIV= *P. clivosa*, SSID= *S. siderea*), la zona naranja agrupa a especies sub-masivas (SINT= *S. intercepta*, PAST= *P. astreoides*, MCAV= *M. cavernosa*, DSTO= *D. stokesii*).

#### 4 Discusión

Las características esclerocronológicas medidas en los corales de ambas ecorregiones revelan dos resultados importantes 1) En ambos sitios, las especies con morfología ramificada muestran la mayor contribución de  $\text{CaCO}_3$  y 2) Se observan variaciones temporales y espaciales en los tres parámetros de crecimiento de los corales. Estos hallazgos son especialmente relevantes ya que, en primer lugar, se han medido por primera vez en un mismo tiempo y espacio la extensión, densidad y calcificación de las especies de mayor importancia en términos de construcción arrecifal del Pacífico y Caribe mexicano. Además, nuestros análisis abarcaron especies con morfologías ramificadas y foliosas, de las cuales se desconocían uno o incluso todos los parámetros de crecimiento (Lange et al. 2019). La superación de estas lagunas de información permite generar balances de  $\text{CaCO}_3$  con menor margen de error asociado a la metodología, zona geográfica y marco temporal, permitiendo construir evaluaciones más precisas del estado en el que se encuentran los arrecifes de estas dos ecorregiones.

Si bien las especies que se desarrollan en el Pacífico mexicano abarcan un gradiente de morfologías amplio (ramificada, nodular, sub-masivas e incrustantes), la mayor proporción de cobertura coralina se atribuye a las especies con morfología ramificada (Medellín-Maldonado et al. 2016, Cabral-Tena et al. 2018, 2023). Esta predominancia de especies ramificadas se traduce en tasas de calcificación significativamente altas, lo que ha resultado en estimaciones de producción de  $\text{CaCO}_3$  que sobrepasa los niveles óptimos a escalas globales (consultar Fig. 1 de la introducción) (niveles óptimos de producción  $5\text{-}10 \text{ kg}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{m}^2\cdot\text{año}^{-1}$  en Perry et al. 2018). De hecho, hasta antes del 2023 solo en tres arrecifes del Pacífico mexicano se han registrado producciones menores a  $5 \text{ kg}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{m}^2\cdot\text{año}^{-1}$  (Bahía de los Ángeles, Cabo Pulmo, e Islas Marietas) (Calderón-Aguilera 2007, Norzagaray-López et al. 2019). Sin embargo, a excepción de Bahía de los Ángeles donde las poblaciones de corales son naturalmente bajas en comparación con otros arrecifes del Pacífico mexicano,

los valores de producción bruta de Cabo Pulmo y Marietas, se calcularon después de eventos de blanqueamiento coralino y huracanes intensos que diezmaron significativamente las poblaciones de pocilopóridos. El estudio realizado por Norzagaray-López et al. (2015), subraya la importancia de la contribución de  $\text{CaCO}_3$  por parte de las especies con morfología ramificada, al estimar la producción bruta en ausencia de estas especies (es decir, solo considerar especies masivas), los valores de producción bruta del complejo *Porites* spp. y *Pavona* spp. exhibieron niveles inferiores a  $0.5 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{año}^{-1}$ .

En relación a las especies que habitan los arrecifes del Caribe mexicano, observamos que la especie *A. palmata* tiene la contribución de  $\text{CaCO}_3$  más alta de todas las especies analizadas para el Caribe, pero también respecto al Pacífico mexicano (Fig. 8). Esta característica se vincula con altos niveles de producción bruta de  $\text{CaCO}_3$  calculados para arrecifes del Caribe, los cuales albergaban parches bien desarrollados de esta especie (González-Barrios et al. 2018). Sin embargo, en tiempos recientes, se ha constatado una marcada disminución en el porcentaje de cobertura de esta especie en los arrecifes caribeños, atribuibles a enfermedades, eventos de blanqueamiento y la incidencia de huracanes (González-Barrios et al. 2023). Esta dimisión en las poblaciones de *Acropora* spp. ha generado cambios en el ensamblaje de especies, favoreciendo la dominancia de especies con morfologías foliosas y sub-masivas, caracterizadas por una menor tasa de calcificación anual (Fig. 8), lo que, en última instancia, ha impactado la producción bruta de  $\text{CaCO}_3$  de los arrecifes del Caribe mexicano, indicador de salud propuesto para estos ecosistemas.

Como se evidencia en las figuras 7 y 8 (también consultar las Figuras 3-6 de la introducción), el empleo de parámetros de crecimiento coralino obtenidos de otros arrecifes o en marcos temporales amplios, puede introducir un sesgo al subestimar o sobrestimar la producción de  $\text{CaCO}_3$ , dependiendo de las especies dominantes en cada arrecife. Por ejemplo, en los arrecifes de Huatulco, a pesar de la comparación de valores de crecimiento derivados de colonias recolectadas en la misma región, se observa una variabilidad asociada, muy probablemente, al gradiente temporal (Fig. 7). Durante el periodo que abarcan ambas investigaciones (~7 años), los arrecifes de Huatulco, así como los del mundo, han experimentado aumentos en la temperatura del agua y la expansión de asentamientos humanos, factores que podrían incidir en los parámetros de crecimiento de los corales

(Carricart-Ganivet et al. 2012). Esto se refleja en todas las especies de *Pocillopora* spp. principales contribuyentes de carbonatos en esta región, las tasas de calcificación obtenidas en este estudio, revelan reducciones significativas respecto a lo reportado en 2016 (Fig. 7).

Por otro lado, el aspecto metodológico también podría estar influyendo en las discrepancias observadas. En este estudio, estimamos la extensión esquelética de *Pocillopora* spp. a partir de múltiples mediciones realizadas en distintas colonias y ejes de crecimiento (ramas apicales y laterales), mientras que en Medellín-Maldonado et al. (2016), la extensión se midió exclusivamente en las ramas del eje de crecimiento máximo. Las disparidades observadas aquí, podrían ser aún mayores si se comparan con los valores obtenidos en otras regiones del Pacífico mexicano (consultar Fig. 3 introducción) o en arrecifes del Indo-Pacífico (consultar Fig. 4 introducción). Por lo tanto, se sugiere que las densidad y extensión de los corales ramificados, se calculen a partir de mediciones obtenidas de diferentes ángulos de crecimiento (p. ej., ramas centrales y laterales).

Estos mismos factores de variación están implícitos en los valores obtenidos en la base de datos de *ReefBudget* del Caribe. En esta base, se combinan valores procedentes de distintos arrecifes situados a lo largo y ancho del mar Caribe, los cuales han sido obtenidos mediante metodologías diversas (consultar Fig. 2 de la introducción). Además, bajo el enfoque *ReefBudget*, cuando una especie carece del valor de uno o todos los parámetros de crecimiento, se le asigna el valor medido en otra especie del mismo género, o incluso, de otro género, pero de la misma morfología acrecentando el error asociado al cálculo de la producción de  $\text{CaCO}_3$  (Lange et al. 2019). Bajo el contexto anterior, los resultados permiten reducir el error en la obtención de los parámetros de crecimiento de los corales que habitan las zonas de estudio, lo que permite construir balances más precisos. Por otra parte, nuestros hallazgos aportan nueva información sobre los parámetros de crecimiento de especies que no habían sido reportadas en el Caribe mexicano (Tabla 3) (Lange et al. 2019).

**Tabla 3.** Nueva información de parámetros de crecimiento de diferentes especies que habitan en los arrecifes del Caribe mexicano. Parámetros: extensión ( $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$ ); densidad ( $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ ); calcificación ( $\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ ).

Especie	Parámetro de crecimiento
---------	--------------------------

---

<i>A. palmata</i>	densidad y calcificación
<i>A. tenuifolia</i>	densidad y calcificación
<i>A. agaricites</i>	densidad y calcificación
<i>C. natans</i>	extensión, densidad y calcificación
<i>P. clivosa</i>	extensión, densidad y calcificación
<i>S. intercepta</i>	extensión, densidad y calcificación

---

## 5 Referencias

- 1 Alvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Côté, I. M., & Watkinson, A. R. (2009). Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1669), 3019-3025.
- 2 Alvarez-Filip, L., Carricart-Ganivet, J. P., Horta-Puga, G., & Iglesias-Prieto, R. (2013). Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific reports*, 3(1), 3486.
- 3 Beddows, P. A., Smart, P. L., Whitaker, F. F., & Smith, S. L. (2002). Density stratified groundwater circulation on the Caribbean Coast of Yucatan peninsula, Mexico. In *Karst Waters Institute Special Publication 7: Hydrogeology and Biology of Post-Paleozoic Carbonate Aquifers* (pp. 129-134).
- 4 Brown, K. T., Bender-Champ, D., Achlatis, M., van Der Zande, R. M., Kubicek, A., Martin, S. B., ... & Hoegh-Guldberg, O. (2021). Habitat-specific biogenic production and erosion influences net framework and sediment coral reef carbonate budgets. *Limnology and Oceanography*, 66(2), 349-365.
- 5 Castillo, K. D., Ries, J. B., Weiss, J. M., & Lima, F. P. (2012). Decline of forereef corals in response to recent warming linked to history of thermal exposure. *Nature Climate Change*, 2(10), 756-760.
- 6 Carricart-Ganivet, J. P., Beltrán-Torres, A. U., Merino, M., & Ruiz-Zárate, M. A. (2000). Skeletal extension, density and calcification rate of the reef building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) in the Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science*, 66(1), 215-224.
- 7 Carricart-Ganivet, J. P. (2004). Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 302(2), 249-260.
- 8 Carricart-Ganivet, J. P., & Barnes, D. J. (2007). Densitometry from digitized images of X-radiographs: methodology for measurement of coral skeletal density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 344(1), 67-72.
- 9 Carricart-Ganivet, J. P., Cabanillas-Teran, N., Cruz-Ortega, I., & Blanchon, P. (2012). Sensitivity of calcification to thermal stress varies among genera of massive reef-building corals. *Plos one*, 7(3), e32859.
- 10 Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Reyes-Bonilla, H., Calderon-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, C. O., Rodríguez-Zaragoza, F. A., ... & Ayala-Bocos, A. (2018). Calcification of coral assemblages in the eastern Pacific: Reshuffling calcification scenarios under climate change. *Ecological Indicators*, 95, 726-734.
- 11 Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Alvarez-Filip, L., González-Barrios, F. J., Calderon-Aguilera, L. E., & Aparicio-Cid, C. (2020). Functional potential of coral assemblages along a typical Eastern Tropical Pacific reef tract. *Ecological Indicators*, 119, 106795.
- 12 Cabral-Tena, R. A., Medellín-Maldonado, F., Granja-Fernández, R., González-Mendoza, T. M., & López-Pérez, A. (2023). Presupuesto de carbonato en el parche de arrecife de La Entrega, Oaxaca, Sur del Pacífico Mexicano. *Hidrobiológica*, 33(2).

- 13 Calderón-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., & Carriquiry, J. D. (2007). El papel de los arrecifes coralinos en el flujo de carbono en el océano: estudios en el Pacífico mexicano. *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*, 215-226.
- 14 Chapa-Balcorta, C., Hernandez-Ayon, J. M., Durazo, R., Beier, E., Alin, S. R., & López-Pérez, A. (2015). Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO<sub>2</sub> system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120(12), 7752-7770.
- 15 Crook, E. D., Potts, D., Rebolledo-Vieyra, M., Hernandez, L., & Paytan, A. (2012). Calcifying coral abundance near low-pH springs: implications for future ocean acidification. *Coral Reefs*, 31, 239-245.
- 16 Coronado, C., Candela, J., Iglesias-Prieto, R., Sheinbaum, J., López, M., & Ocampo-Torres, F. J. (2007). On the circulation in the Puerto Morelos fringing reef lagoon. *Coral Reefs*, 26, 149-163.
- 17 Gardner, T. A., Côté, I. M., Gill, J. A., Grant, A., & Watkinson, A. R. (2003). Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *science*, 301(5635), 958-960.
- 18 Glynn, P. W., & Morales, G. E. L. (1997). Coral reefs of Huatulco, West Mexico: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Revista de Biología Tropical*, 45(3), 1033-1047.
- 19 González-Barrios, F. J., & Álvarez-Filip, L. (2018). A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Ecological indicators*, 95, 877-886.
- 20 González-Barrios, F. J., Estrada-Saldívar, N., Pérez-Cervantes, E., Secaira-Fajardo, F., & Álvarez-Filip, L. (2023). Legacy effects of anthropogenic disturbances modulate dynamics in the world's coral reefs. *Global Change Biology*, 29(12), 3285-3303.
- 21 López-Pérez, A., Granja-Fernández, R., Valencia-Méndez, O., Aparicio-Cid, C., Torres-Huerta, A. M., Barrientos-Luján, N. A., ... & Hernández, L. (2019). Biodiversity associated with southern Mexican Pacific coral systems. *Mexican Aquatic Environments: A General View from Hydrobiology to Fisheries*, 119-144.
- 22 Kennedy, E. V., Perry, C. T., Halloran, P. R., Iglesias-Prieto, R., Schönberg, C. H., Wisshak, M., ... & Mumby, P. J. (2013). Avoiding coral reef functional collapse requires local and global action. *Current biology*, 23(10), 912-918.
- 23 Kleypas, J. A., Buddemeier, R. W., & Gattuso, J. P. (2001). The future of coral reefs in an age of global change. *International Journal of Earth Sciences*, 90, 426-437.
- 24 Lange, I. D., Perry, C. T., & Alvarez-Filip, L. (2020). Carbonate budgets as indicators of functional reef "health": A critical review of data underpinning census-based methods and current knowledge gaps. *Ecological Indicators*, 110, 105857.
- 25 Loya, Y., Sakai, K., Yamazato, K., Nakano, Y., Sambali, H., & Van Woesik, R. (2001). Coral bleaching: the winners and the losers. *Ecology letters*, 4(2), 122-131.
- 26 Lough, J. M., & Barnes, D. J. (2000). Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 245(2), 225-243.
- 27 Martinez, A., Crook, E. D., Barshis, D. J., Potts, D. C., Rebolledo-Vieyra, M., Hernandez, L., & Paytan, A. (2019). Species-specific calcification response of Caribbean corals after 2-year transplantation to a low aragonite saturation submarine spring. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1905), 20190572.
- 28 Manzello, D. P. (2010). Coral growth with thermal stress and ocean acidification: lessons from the eastern tropical Pacific. *Coral reefs*, 29(3), 749-758.
- 29 Manzello, D. P., Enochs, I. C., Kolodziej, G., & Carlton, R. (2015). Coral growth patterns of *Montastraea cavernosa* and *Porites astreoides* in the Florida Keys: the importance of thermal stress and inimical waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 471, 198-207.
- 30 Medellín-Maldonado, F., Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Calderón-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, C., Chapa-Balcorta, C., & Zepeta-Vilchis, R. C. (2016). Calcificación de las principales especies de corales constructoras de arrecifes en la costa del Pacífico del sur de México. *Ciencias marinas*, 42(3), 209-225.
- 31 Medellín-Maldonado, F., López-Pérez, A., Ruiz-Huerta, L., & Carricart-Ganivet, J. P. (2022). Understanding corallite demography to comprehend potential bias in sclerochronology: Analysis of coral modular growth by micro-computed tomography. *Limnology and Oceanography*, 67(12), 2665-2676.
- 32 Norzagaray-López, C. O., Calderon-Aguilera, L. E., Hernández-Ayón, J. M., Reyes-Bonilla, H., Carricart-Ganivet, J. P., Cabral-Tena, R. A., & Balart, E. F. (2015). Low calcification rates and calcium carbonate

- production in *Porites panamensis* at its northernmost geographic distribution. *Marine ecology*, 36(4), 1244-1255.
- 33 Pandolfi, J. M., Connolly, S. R., Marshall, D. J., & Cohen, A. L. (2011). Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. *science*, 333(6041), 418-422.
  - 34 Perry, C. T., Edinger, E. N., Kench, P. S., Murphy, G. N., Smithers, S. G., Steneck, R. S., & Mumby, P. J. (2012). Estimating rates of biologically driven coral reef framework production and erosion: a new census-based carbonate budget methodology and applications to the reefs of Bonaire. *Coral Reefs*, 31, 853-868.
  - 35 Reyes-Bonilla, H., & Leyte-Morales, G. E. (1998). Corals and coral reefs of the Puerto Angel region, west coast of Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 46(3), 679-681.
  - 36 Williams, G. J., Graham, N. A., Jouffray, J. B., Norström, A. V., Nyström, M., Gove, J. M., ... & Wedding, L. M. (2019). Coral reef ecology in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33(6), 1014-1022.
  - 37 Young, C., Martin, J. B., Branyon, J., Pain, A., Valle-Levinson, A., Mariño-Tapia, I., & Vieyra, M. R. (2018). Effects of short-term variations in sea level on dissolved oxygen in a coastal karst aquifer, Quintana Roo, Mexico. *Limnology and Oceanography*, 63(1), 352-362.

## Capítulo II. Calcificación secundaria

### Título: “Perspectivas sobre la calcificación secundaria: Desde los actores clave, hasta los efímeros”

#### 1. Introducción

Los organismos calcificadores, tales como las algas calcáreas incrustantes (CCA's), briozoos, poliquetos, moluscos cirrípedos y balanos, constituyen el conjunto de calcificadores secundarios presentes en los arrecifes de coral (Price et al. 2012, Roik et al. 2018). Cada uno de estos grupos morfofuncionales desempeña un papel ecológico y geo-funcional específico, contribuyendo de manera distinta a la estructura y función de los arrecifes (Randi et al. 2021). Por ejemplo, las CCA's y briozoos son elementos fundamentales en la consolidación del  $\text{CaCO}_3$  secretado por los corales, contribuyendo directamente al incremento de la estructura arrecifal. Por otra parte, grupos como los poliquetos, cirrípedos y balanos desempeñan otro tipo funciones, como la producción de sedimentos (Browne et al. 2021, Johnson et al. 2022). Bajo este contexto, la identificación de los grupos de calcificadores secundarios más abundantes de cada región arrecifal, proporciona información crucial sobre los procesos geo-funcionales predominantes en distintos arrecifes de coral (Randi et al. 2021).

Dentro del conjunto de calcificadores secundarios, las CCA's emergen como el grupo más destacado desde una perspectiva geo-funcional (Browne et al. 2021). Esto se debe a que, al cubrir los esqueletos de coral, las CCA's no solo contribuyen a la estabilización de  $\text{CaCO}_3$  por medio de la cementación sino que, además, ciertas especies, especialmente las de crecimiento incrustante, reducen la actividad erosiva tanto en la superficie como al interior de los esqueletos (Pernice et al. 2020). Esta función ecológica adquiere una relevancia especial en situaciones de mortalidad masiva causada por enfermedades o blanqueamiento. Un ejemplo de ello lo proporciona el estudio de Khen et al. (2022), quienes observaron que los arrecifes con una mayor cobertura de CCA's después de un evento de mortalidad masiva, lograron recuperar su estabilidad funcional después de algunos años, a diferencia de aquellos arrecifes donde los esqueletos muertos fueron colonizados por tapetes de algas filamentosas. Esta recuperación se atribuyó a la capacidad de las CCA's para mitigar los procesos de erosión de los esqueletos muertos y, simultáneamente, promover el reclutamiento de larvas

de coral y aglutinar niveles altos de  $\text{CaCO}_3$  (Harrington et al. 2004). Además, se ha observado que las CCA's pueden asumir el papel principal en la producción de carbonatos en arrecifes que se desarrollan en entornos con condiciones ambientales marginales como las presentes en la parte norte del golfo de California (Randi et al. 2021, Cornwall et al. 2023).

La variabilidad de factores ambientales como la luz, pH, el oxígeno disuelto, la temperatura y el oleaje, ejerce una influencia significativa sobre la composición de la comunidad de calcificadores secundarios, lo que modifica, en última instancia la tasa de producción de  $\text{CaCO}_3$  por parte de este grupo de organismos (Price et al. 2012, Vargas-Ángel et al. 2015, Browne et al. 2021). Como se ha mencionado en secciones anteriores, la luz desempeña un papel fundamental en el proceso de calcificación primaria (corales); de manera similar, la producción de  $\text{CaCO}_3$  de las CCA's está condicionada por la cantidad de luz que sus pigmentos fotosintéticos pueden capturar (Tambutté et al. 2011). Por otra parte, se ha observado que las variaciones de la temperatura ( $\pm 1^\circ\text{C}$  arriba de la media), afectan la extensión y, por tanto, la tasa de calcificación de las CCA's (Short et al. 2015). Finalmente, los distintos trabajos han demostrado que los arrecifes que experimentan fluctuaciones diarias sustanciales en la temperatura ( $\sim 0.78^\circ\text{C}$ ) y pH ( $\sim 0.2$  unidades), registran tasas de calcificación secundaria menores que aquellos arrecifes donde la temperatura y pH son más estables (Price et al. 2012, Vargas-Ángel et al. 2015, Roik et al. 2018). Por lo tanto, dado que distintos parámetros ambientales influyen en las tasas metabólicas de los calcificadores secundarios, estimulando o reduciendo sus tasas de calcificación, resulta imperativo medir la contribución de carbonato proveniente de los calcificadores secundarios en distintas zonas arrecifales y en diversas temporadas, con el objetivo de observar patrones ambientales y temporales que puedan estar modificando su producción de  $\text{CaCO}_3$ .

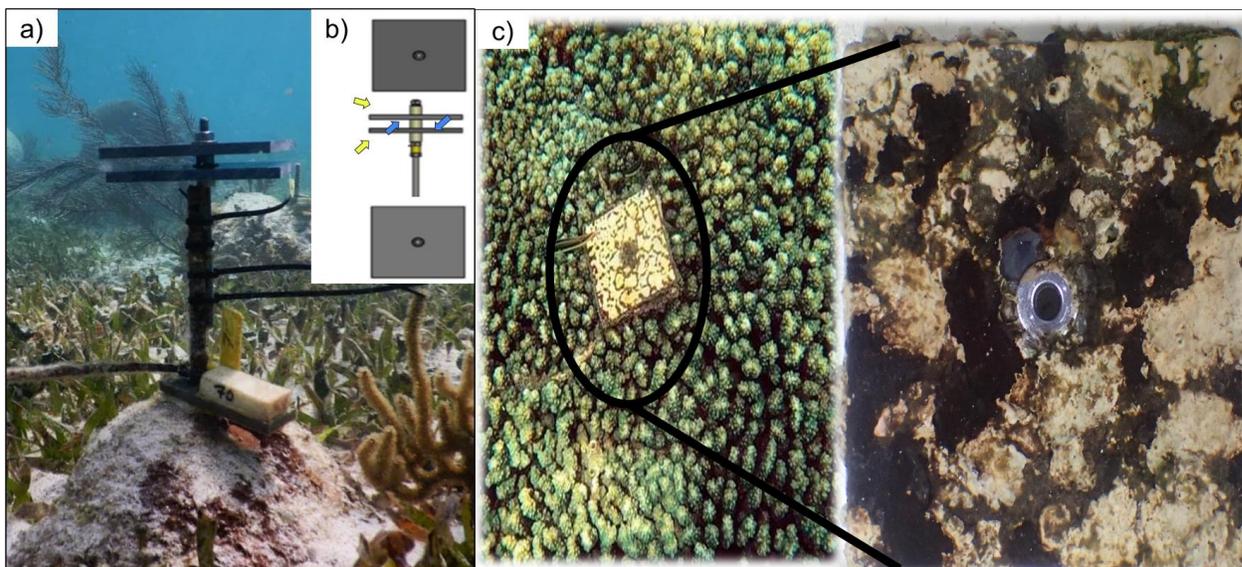
Por otro lado, la identificación de los principales grupos de calcificadores secundarios responsables de la producción de  $\text{CaCO}_3$  en diferentes arrecifes distribuidos en distintas eco-regiones, puede proporcionar indicios valiosos sobre el estado de las funciones geológicas desde escalas locales hasta regionales. En este sentido, el Pacífico mexicano ha sido el escenario de numerosos estudios centrados en la producción secundaria de  $\text{CaCO}_3$ . Estas investigaciones han revelado que los arrecifes del Pacífico mexicano exhiben bajas producciones de  $\text{CaCO}_3$  provenientes de CCA's, mientras que otros grupos menos

prominentes en términos de construcción arrecifal, como los balanos, contribuyen en altas proporciones (Alvarado-Rodríguez et al. 2019, 2022, 2023, Nava et al. 2022, Orrante-Alcaraz et al. 2023). Por el contrario, un estudio realizado en el Caribe mexicano demostró que la comunidad de calcificadores secundarios es conformada principalmente por grupos “cementadores” como las CCA’s, serpúlidos y briozoos (Hepburn et al. 2014). Bajo el contexto anterior, determinar la tasa de calcificación y, especialmente, comprender la composición de la comunidad de calcificadores secundarios en los arrecifes del Pacífico y del Caribe mexicano, enriquecerá nuestro entendimiento sobre el desarrollo y el estado actual de estos sistemas desde una perspectiva geo-funcional. Particularmente esperamos que el nivel de cobertura de los diferentes grupos de calcificadores secundarios en arrecifes del Pacífico y Caribe mexicano tendrá sensibles diferencias debido a las condiciones ambientales que gobierna cada ecoregión. Dichas diferencias incidirán directamente con la capacidad de los arrecifes de acumular  $\text{CaCO}_3$  afectando su geo-funcionalidad. Para abordar esta cuestión, desplegamos Unidades de Acreción y Calcificación (CAU, por sus siglas en inglés) (Johnson et al. 2022), durante periodos de 6 y 12 meses en dos arrecifes del Pacífico y dos arrecifes del Caribe, con el fin de cuantificar el  $\text{CaCO}_3$  aportado por el grupo de calcificadores secundarios e identificar la composición de las comunidades de sucesión temprana de este grupo de organismos.

## **2. Métodos**

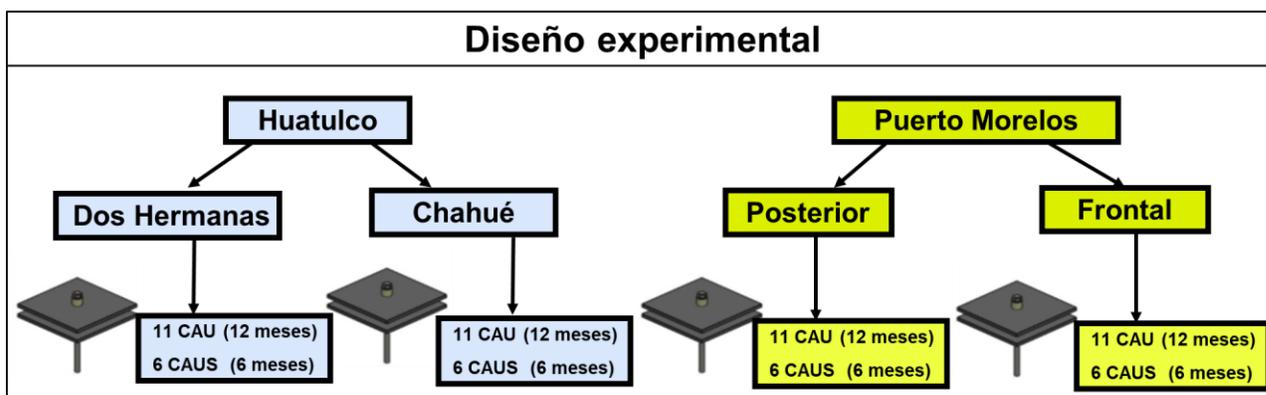
Para estimar el  $\text{CaCO}_3$  aportado por los organismos calcificadores secundarios seguimos la metodología propuesta por Price et al. (2012) y estandarizada por Johnson et al. (2022). Para ello, usamos unidades experimentales de calcificación y acreción (CAU’s), las cuales consisten en dos placas de PVC gris no toxico con dimensiones de 10 x 10 cm. Ambas placas se insertan en una varilla de acero que se ancla al sustrato (Fig. 1). Las placas de PVC se disponen de forma paralela entre ellas, separadas a 1 cm. Este arreglo permite que la unidad albergue cuatro microhábitats diferentes (dos iluminados y dos poco iluminados), semejando la complejidad estructural de los arrecifes, al promover la formación de superficies que limitan o aumentan factores como la calidad de luz, el nivel de sedimentación, exposición a las corrientes, saturación oxígeno y nivel de pH (Johnson et al. 2022), condiciones que se

sabe a priori que afectarán la producción de  $\text{CaCO}_3$  de las comunidades conspicuas y cripticas que se asienten en los distintos microhábitats de cada unidad.



**Figura 1.** Ejemplo de una Unidad de Calcificación y Acreción (CAU). **a)** CAU instalada sobre una colonia de coral muerta en el arrecife posterior de Puerto Morelos. **b)** Cada unidad consta de dos placas de PVC insertadas en una varilla, la superficie superior e inferior de cada placa, crean un microhábitat diferente, dos iluminados (flechas amarillas) y dos poco iluminados (flechas azules). **c)** CAU instalada sobre placa de *Pocillopora* spp. en arrecife Chahué.

De octubre de 2020 hasta julio de 2022, se instalaron 17 unidades en cada uno de los arrecifes donde obtuvimos las muestras de corales (consultar Capítulo I para ver área de estudio). Las unidades fueron colectadas 12 ( $n= 11$ ) y 6 ( $n= 6$ ) meses posteriores a su despliegue en cada unidad arrecifal (Fig. 2). En tres de las cuatro unidades arrecifales se recuperaron la totalidad de unidades desplegadas. Solo en el arrecife frontal de Puerto Morelos, se extraviaron 4 unidades producto del paso de dos huracanes categoría 3 y 4 que impactaron este arrecife en el 2021. Al final del experimento, se analizaron 320 microhábitats (40 unidades= 80 placas x 4 superficies) en el experimento de 12 meses y 224 microhábitats (28 unidades= 56 placas x 4 superficies) en el experimento de 6 meses.



**Figura 2.** Diseño experimental seguido en ambas ecorregiones. Debido a la pérdida de 4 unidades experimentales en el arrecife frontal producto del paso de dos huracanes, el número de CAUS´s para el experimento de 12 meses, se redujo de 11 unidades a siete.

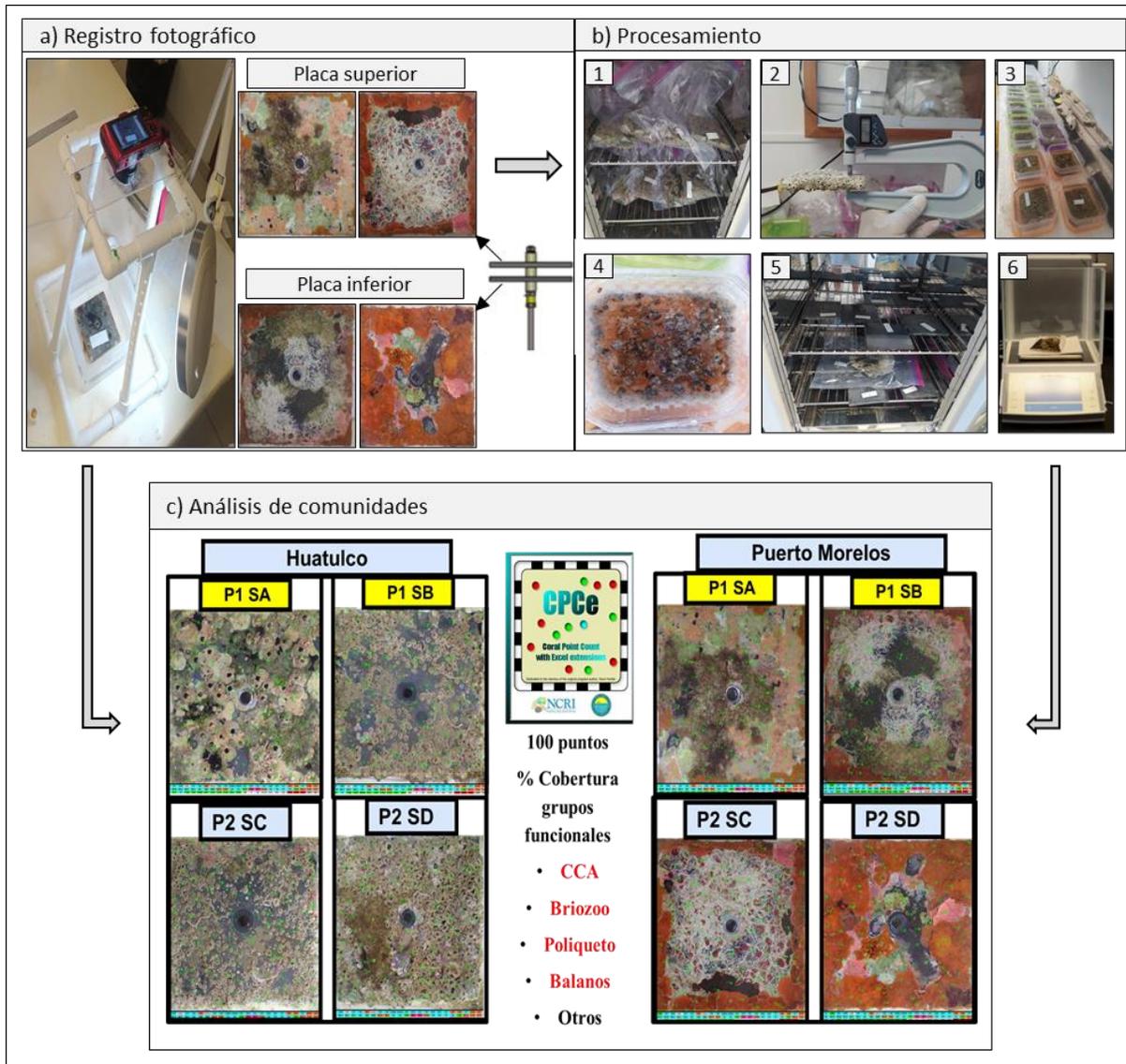
## 2.1 Procesamiento de muestras

Después de recuperar las CAU´s, cada unidad fue desmontada en el laboratorio. Las dos superficies de cada placa de PVC, fueron etiquetadas, sumergidas en agua de mar y fotografiadas para la posterior identificación de las comunidades colonizadoras (Fig. 3a). Posteriormente, cada placa por separado se metió en una bolsa ziploc y se secó a 60°C hasta alcanzar un peso constante (- 0.01g) (Fig. 3 b1). Empleando una báscula analítica (precisión 0.001g), se obtuvo el peso seco de cada placa. Posteriormente se raspó las superficies B y C de las placas de PVC superior e inferior respectivamente, y nuevamente fueron pesadas para obtener el valor de masa de cada superficie. A continuación, a las unidades desplegadas durante 12 meses en ambas ecorregiones, utilizando un micrómetro (precisión 0.001mm) se obtuvieron las medidas de acreción (es decir, elevación de las estructuras calcáreas en mm) en cuatro puntos aleatorios de la superficie A de la placa superior y la superficie D de la placa inferior, y se les restó el espesor de las placas de PVC (6.073 mm) (Fig. 3 b2). Posteriormente cada placa fue sumergida en recipientes plásticos con HCl al 5% hasta que se disolvieron todas las estructuras de CaCO<sub>3</sub> (~36 hrs, con recambio de agua cada 12 hrs) (Fig. 3 b3). La biomasa orgánica restante se filtró empleando filtros de celulosa previamente pesados (Fig. 3 b4). Cada placa de PVC libre de CaCO<sub>3</sub> y materia orgánica fue marcada, secada y vuelta a pesar (Fig. 3 b5). Los filtros fueron secados durante 24 hrs, a 60° y posteriormente pesados (Fig. 3 b6). Finalmente, utilizando el registro fotográfico de cada superficie, se identificaron

los principales grupos funcionales y se obtuvo su índice de cobertura mediante el software Coral Point Count con extensión de Excel (CPCe V. 3.4) (Fig. 3 c). Este análisis constó de 100 puntos ubicados aleatoriamente en cada superficie, para identificar el organismo debajo de cada punto y posteriormente agruparlo en el grupo morfofuncional que corresponde (CCA, briozoo, esponjas, poliquetos, tunicados, moluscos, balanos, etc.). Una vez concluido todos los pasos descritos anteriormente, con los valores del peso seco de cada superficie antes de la descalcificación, el peso de la placa sin material biológico y el peso de la materia orgánica filtrada, se calculó la cantidad de g de  $\text{CaCO}_3 \cdot \text{cm}^2$  y luego transformada a  $\text{kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{año}^{-1}$  mediante la siguiente ecuación:

Tasa de calcificación neta = (masa de  $\text{CaCO}_3$  \*/ #días de exposición) /  $0.01 \text{m}^2$  (ecuación 1)

\* La masa de  $\text{CaCO}_3$  puede ser por superficie, placa o unidad dependiendo lo que se quiera calcular, siempre y cuando sea ajustada el área de cada superficie.



**Figura 3.** Flujo de trabajo para analizar las CAU's. **a)** Registro fotográfico de las cuatro superficies sumergiendo y etiquetando cada placa en agua de mar. **b)** pasos para obtener el peso seco de la unidad, medir la acreción/elevación de las estructuras calcáreas y el peso neto del  $\text{CaCO}_3$  (sin materia orgánica). **c)** Análisis de cobertura por medio del software Coral Point Count de los grupos morfofuncionales asentados en cada superficie (100 puntos estratificados aleatoriamente en cada superficie).

## 2.2 Análisis

En este punto solo se informan las tasas de calcificación secundaria neta de cada ecorregión, además se construyeron modelos lineales mixtos para observar las diferencias en la tasa de calcificación entre los microhábitats (superficies, 4 niveles), el periodo del experimento (12 y 6 meses) y la interacción de estos factores de cada ecorregión. Para esto, construimos modelos lineales mixtos (LMM's) con intersección y pendientes aleatorias, considerando al microhábitat y tiempo de despliegue como factores fijos. La identidad de la unidad experimental (ID), unidad arrecifal y ecorregión (Pacífico, Caribe) fue considerada como factores aleatorios anidados. Este enfoque reconoce cada CAU's como la unidad de observación y evita la pseudo replicación al no considerar los microhábitats como observaciones independientes (Fig. 4 a, d, g y h). Además, para observar la influencia significativa de algún grupo de calcificadores secundarios (p. ej., CCA, briozoo, balanos, etc) sobre la calcificación neta de la unidad, se construyó un segundo tipo de LMM, que consideró a los grupos morfofuncionales como factor fijo, mientras que el ID, unidad arrecifal y ecorregión fueron fijados como factores aleatorios (Fig. 4 b, c, e y f).

Se construyeron otro grupo de LMM's para observar la diferencia entre la tasa de acreción ( $\text{mm}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{año}^{-1}$ ), estos consistieron en modelos que consideraron al microhábitat, tiempo de despliegue y grupos morfofuncionales como factores fijos. Mientras que la identidad de la unidad experimental (ID), unidad arrecifal y ecorregión (Pacífico, Caribe) fueron establecidas como factores aleatorios anidados (Fig. 5 y 6).

Finalmente, para identificar las diferencias entre el porcentaje de cobertura de distintos grupos morfofuncionales entre los tiempos de despliegue y las diferentes superficies de las CAU's, construimos un tercer grupo de LMM para cada grupo (p. ej., CCA, briozoo, balanos, etc) donde los predictores fijos fueron la interacción entre el microhábitat y el tiempo de despliegue y el ID de cada unida, el arrecife y ecorregión, se establecieron como factores aleatorios (Fig. 7 b-k). Todos los modelos se construyeron utilizando el paquete *lme4* en R. Los análisis estadísticos entre sitios para observar diferencias estadísticas entre arrecifes de cada ecorregión se abordarán más adelante desacoplando los diferentes procesos de calcificación y erosión. La bondad de ajuste de cada LMM se evaluó con el paquete *DHARMA* mediante un análisis de residuales. Para probar las diferencias estadísticas de los

diferentes niveles de los factores fijos de cada modelo, se realizó un análisis de varianza (pruebas de chi-cuadrado de Wald tipo II) empleando la función Anova del paquete *car*. Dado que algunos modelos tenían más de tres niveles de muestreo (es decir, superficie A, B, C, D y diferentes grupos morfo-funcionales), se utilizó una prueba de contrastes individuales utilizando el paquete *lsmeans* para evaluar las diferencias entre los niveles.

Los resultados sobre la calcificación neta de la comunidad de calcificadores secundarios aquí presentada, es por si sola un aporte de gran relevancia, ya que estos valores serán los utilizados para parametrizar la metodología *Reef-Budget* y construir los balances de carbonatos en nuestras zonas de estudio. El análisis de la variación en la calcificación secundaria entre arrecifes de una misma eco-región (p. ej., Chahué vs Dos Hermanas) será abordado más adelante integrando los diferentes procesos de calcificación y erosión.

### **3. Resultados**

#### **3.1 Tasa de calcificación y efecto de las comunidades colonizadoras sobre la producción de CaCO<sub>3</sub>**

Las tasas de calcificación de las CAU's desplegadas en el Pacífico y Caribe de México exhibieron diferencias significativas entre los periodos de 6 y 12 meses (Pacífico  $\chi^2 = 4.93$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.02$ ; Caribe  $\chi^2 = 5.49$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.01$ ) (Fig. 4 **a** y **d**). En ambas eco-regiones, el set de unidades recuperado después de 6 meses registró una menor producción de CaCO<sub>3</sub> secundario, que sus similares recuperadas a los 12 meses después de su instalación. Para el Pacífico sur mexicano, la tasa de calcificación en las unidades con 6 meses de despliegue fue de  $1.21 \pm 0.51 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ . Mientras que las CAU's con 12 meses de despliegue mostraron una tasa de calcificación de  $1.69 \pm 0.73 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ .

Por su parte, las unidades instaladas en el Caribe de México mostraron una calcificación de  $0.32 \pm 0.7 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  y de  $0.45 \pm 0.23 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  para las unidades desplegadas a 6 y 12 meses respectivamente. Las CCA's fueron el único grupo en ejercer un efecto significativo sobre la tasa de calcificación a nivel unidad (considerando todas las superficies), este efecto, el cual fue negativo, solo se observó en el grupo de CAU's desplegadas durante 6 meses en arrecifes del Pacífico mexicano ( $\chi^2 = 7.39$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ) (Fig. 4 **b**). Por su parte, en las CAU's desplegadas durante 12 meses, el porcentaje de

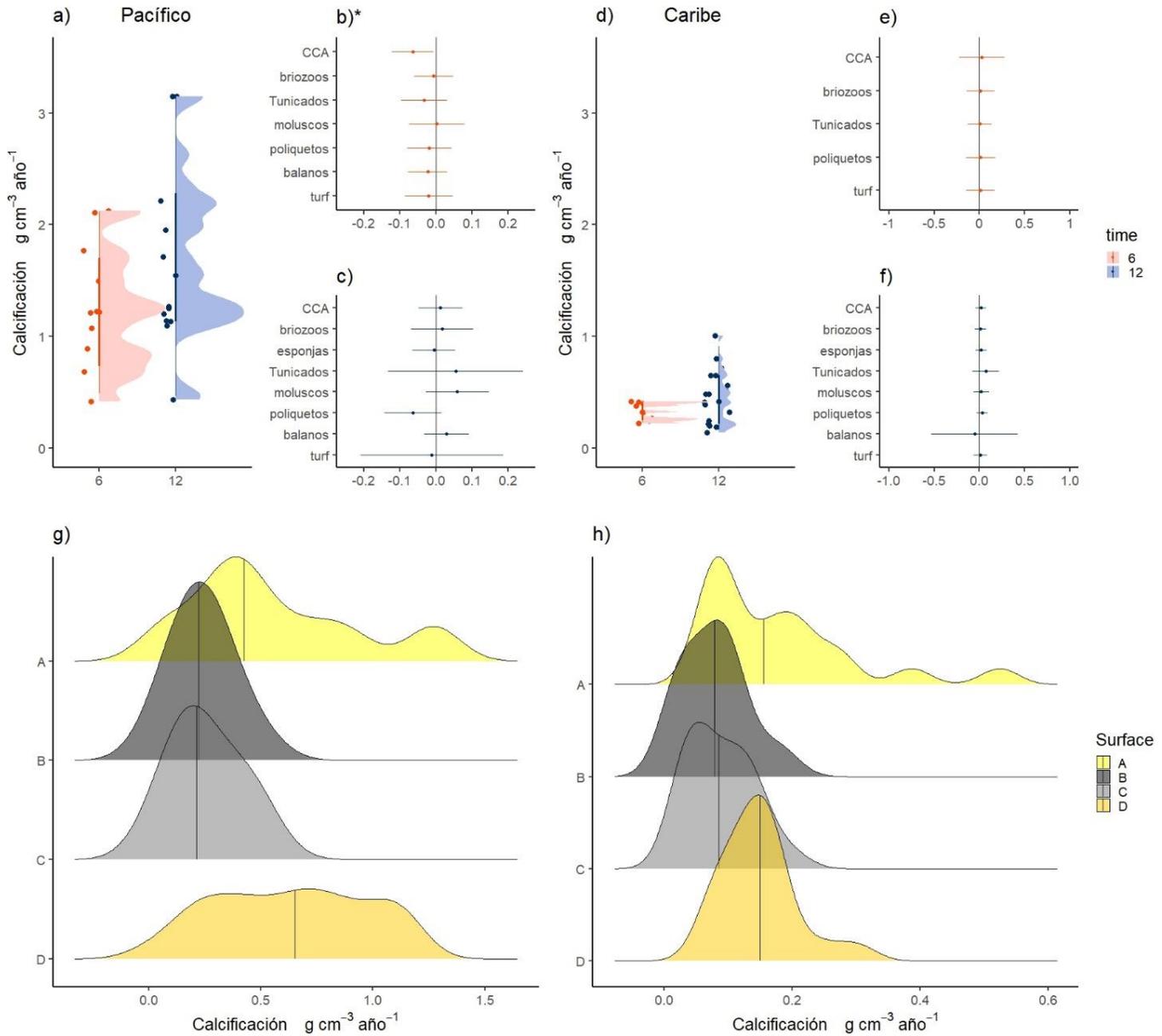
cobertura de ningún grupo, tuvo influencia sobre la producción neta de  $\text{CaCO}_3$  (Fig. 4 c). Este mismo patrón fue observado en el Caribe, debido a que ningún grupo morfo-funcional influyó significativamente en la tasa de calcificación de ambos periodos (Fig. panel 4 e y f).

Los análisis que desacoplaron la calcificación de cada superficie/microhábitats de las unidades desplegadas durante 12 meses (este análisis solo se aplicó en las unidades de este periodo), indicaron que existen diferencias significativas en la tasa de calcificación entre superficies de cada eco-región (Fig. 4 g y h). En ambas eco-regiones las superficies A y D (bien iluminadas), exhibieron tasas de calcificación significativamente superiores a las tasas observadas en las superficies B y C (mal iluminadas) (Tabla 1). En el Pacífico, los moluscos tuvieron un efecto positivo significativo sobre la calcificación de la superficie C ( $\chi^2 = 4.67$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.03$ ), mientras que los poliquetos ejercieron un efecto negativo significativo en esta misma superficie ( $\chi^2 = 8.14$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ). Por su parte la superficie D también exhibió un efecto negativo en la producción de  $\text{CaCO}_3$  con el aumento de poliquetos ( $\chi^2 = 5.57$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.01$ ), en el resto de superficies no se observó efecto alguno de ningún grupo.

En el Caribe, en cambio, por lo menos un grupo morfo-funcional ejerció algún efecto en cada superficie. En la superficie A, los briozoos ( $\chi^2 = 6.09$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.01$ ), y tunicados ( $\chi^2 = 4.96$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.02$ ), ejercieron un efecto positivo en la calcificación. La producción de  $\text{CaCO}_3$  de la superficie B fue influenciada positivamente por la cobertura de moluscos ( $\chi^2 = 4.23$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.03$ ); contrariamente, la presencia de CCA's ( $\chi^2 = 9.50$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ), briozoos ( $\chi^2 = 4.34$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.03$ ), y turf ( $\chi^2 = 3.23$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.05$ ) afectó la producción de carbonatos de esta superficie. Los poliquetos fueron el único grupo que ejerció un efecto positivo sobre la calcificación de la superficie C. Finalmente, los grupos cementadores como las CCA's ( $\chi^2 = 8.48$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ), briozoos ( $\chi^2 = 4.32$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.03$ ), y poliquetos ( $\chi^2 = 6.30$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.01$ ), ejercieron efectos positivos en la calcificación de la superficie D.

**Tabla 1.** Contrastes de la calcificación secundaria entre superficies de cada eco-región. Método de grados de libertad (df): Kenward-Roger, ajuste del valor de p: método de Tukey para comparar una familia de 4 estimaciones (superficies), nivel de confianza utilizado: 0.95.

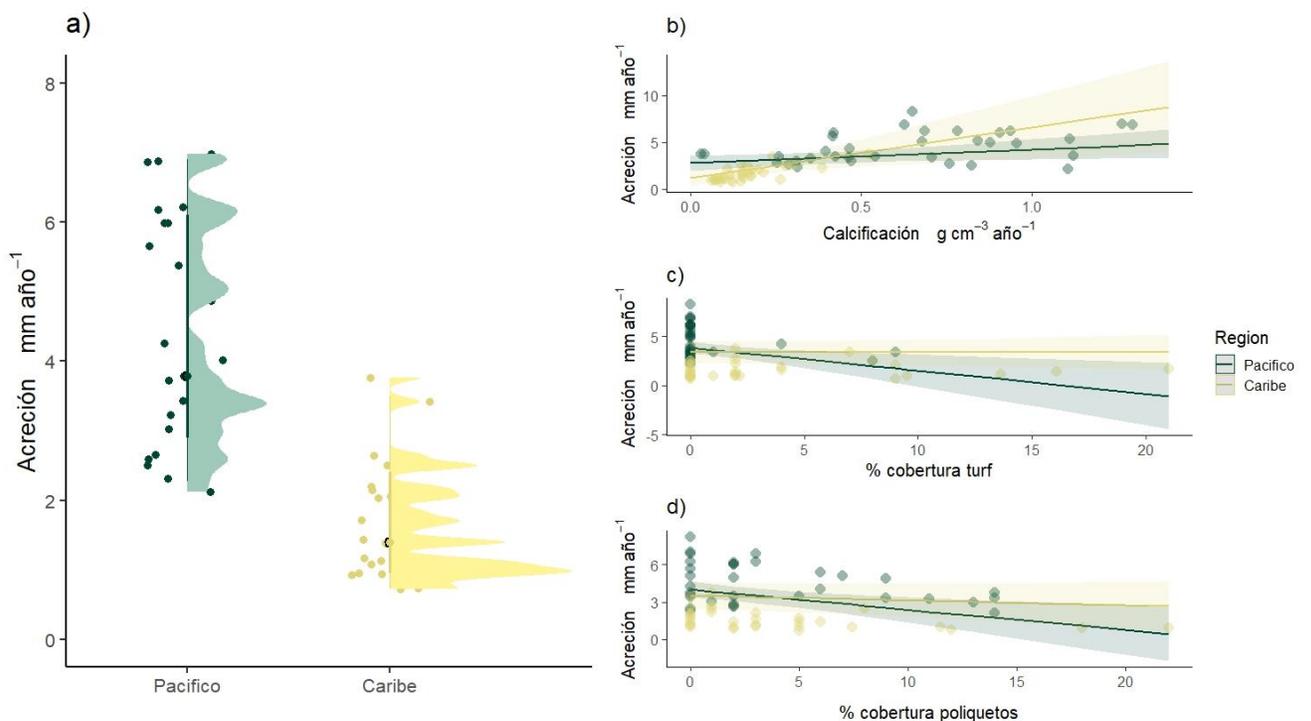
Eco-región	Superficie	estimates	df	p.value
Pacífico	A - B	0.31	42.0	>0.01*
Pacífico	A - C	0.29	76.5	>0.01*
Pacífico	A - D	-0.08	76.5	0.76
Pacífico	B- C	-0.01	76.5	0.99
Pacífico	B - D	-0.39	76.5	>0.01*
Pacífico	C - D	-0.37	42.0	>0.01*
Caribe	A - B	0.09	38.2	>0.01*
Caribe	A - C	0.08	61.0	>0.01*
Caribe	A - D	0.02	61.0	0.66
Caribe	B- C	-0.01	61.0	0.97
Caribe	B - D	-0.07	61.0	0.03*
Caribe	C - D	-0.06	38.2	0.02*



**Figura 4.** Tasa de calcificación secundaria obtenidas a través de las unidades de calcificación y acreción (CAU's). **a y b)** Comparación en la tasa de calcificación entre CAU's de diferente periodo de despliegue de cada eco-región evaluada (Pacífico y Caribe mexicano). Los puntos indican las CAU's analizadas en cada período y el área sombreada a la izquierda su distribución respecto a los valores de calcificación. **b, c, d y f)** Graficas de las estimaciones de coeficientes y los intervalos de confianza de los modelos lineales mixtos (LMM). Los puntos representan la pendiente promedio de cada modelo y las líneas representan el coeficiente e indican los IC del 95%. Las pendientes son significativamente diferentes de cero si sus IC del 95% no se superponen con la línea vertical centrada en cero. **g y d)** Distribución y densidad de la tasa de calcificación anual en cada superficie, el área total bajo la curva representa la totalidad de unidades desplegadas durante 12 meses. A mayor altura de cada curva indica mayor densidad de datos en determinada tasa de calcificación. Los colores representan el nivel de luz que perciben cada superficie. Todos los gráficos se basaron en los modelos LMM.

### 3.2 Tasa de acreción en las CAU's

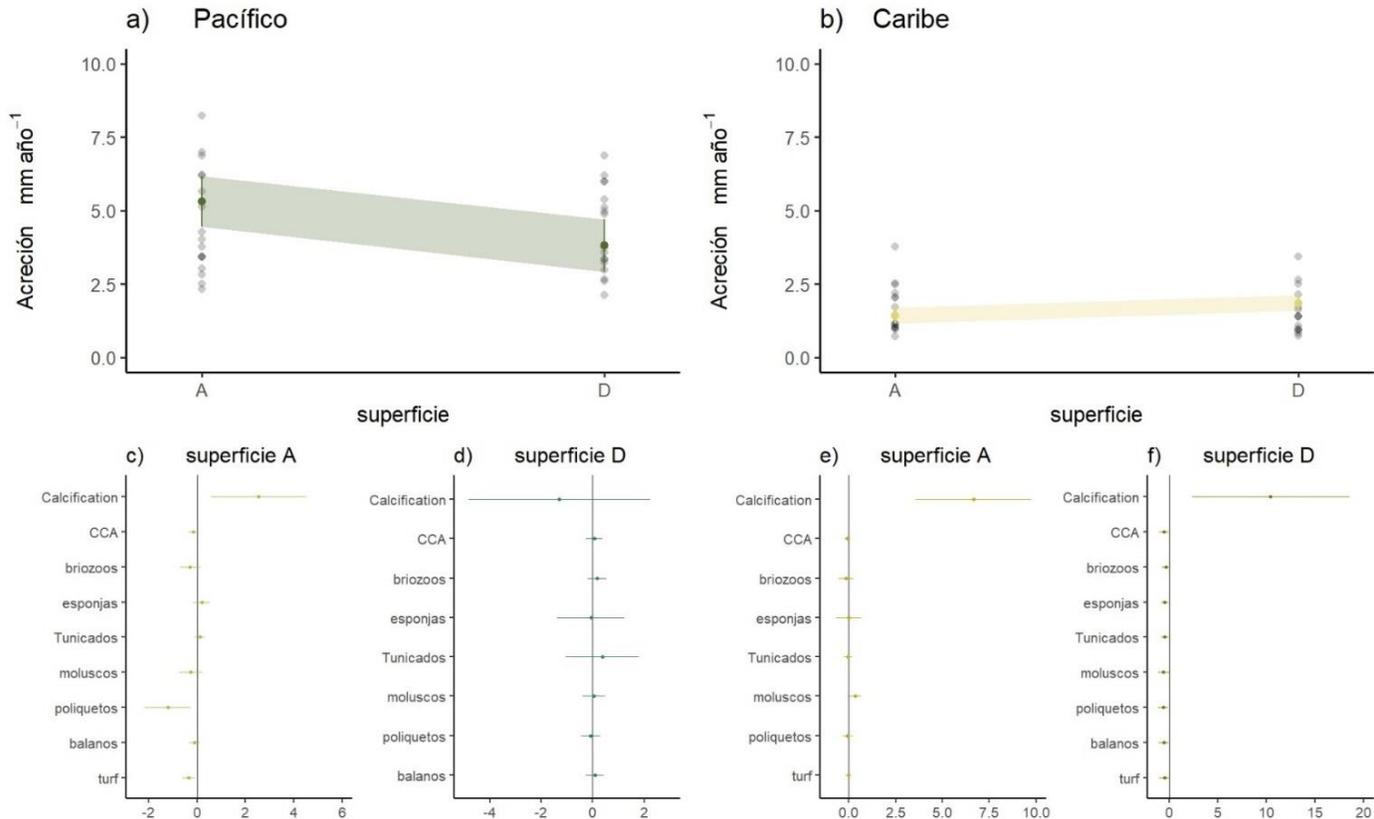
La tasa de acreción anual ( $\text{mm año}^{-1}$ ) de las CAU's desplegadas en el Pacífico fue de  $4.44 \pm 1.61 \text{ mm} \cdot \text{CaCO}_3 \text{ año}^{-1}$ , mientras que en el Caribe de México se registró una tasa de  $1.62 \pm 0.77 \text{ mm} \cdot \text{CaCO}_3 \text{ año}^{-1}$ . Estas tasas exhibieron diferencias significativas entre ecorregiones ( $\chi^2 = 7.27$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ) (Fig. 5a). Se observó que la tasa de calcificación a nivel unidad (considerando las medidas de  $\text{g} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  de las superficies A y D) de ambas ecorregiones, guardan una relación positiva significativa con las tasas de acreción ( $\chi^2 = 8.53$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ) (Fig. 5b). El porcentaje de cobertura de los tapetes algales (turf), influenciaron negativamente la tasa de acreción de las unidades desplegadas en los arrecifes del Pacífico ( $\chi^2 = 6.76$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ) (Fig. 5c). Además, coincidió que, en ambas ecorregiones, el porcentaje de cobertura de los balanos ejercieran un efecto significativo negativo sobre la tasa de acreción a nivel unidad ( $\chi^2 = 0.11$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ).



**Figura 5.** Tasa de acreción secundaria obtenidas a través de las unidades de calcificación y acreción (CAU's). **a)** Comparación en la tasa de acreción entre CAU's de diferente eco-región (Pacífico y Caribe mexicano). Los puntos indican el número de superficies (A y C) analizadas y el área sombreada a su izquierda su distribución respecto a los valores de calcificación. **b-d)** Estimaciones de tendencias lineales de los LMM, de los factores que influyeron significativamente con la tasa de acreción. Todos los gráficos se basaron en los modelos LMM.

Por su parte los análisis a nivel superficie (desacoplando las medidas de las superficies A y D), mostraron diferencias significativas en la tasa de acreción entre las superficies A y D de las CAU's desplegadas en el Pacífico ( $\chi^2 = 3.78$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.05$ ) y Caribe de México ( $\chi^2 = 5.28$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.02$ ) (Fig. 6 a-b). Un hallazgo destacable es que la tasa de acreción de las superficies **A** de las CAU's instaladas en el Pacífico fue mayor a la tasa de acreción observadas en las superficies **D**, mientras que en el Caribe se observó el patrón inverso (Fig. 6 a-b). La tasa de acreción en las superficies **A** de las CAU's recuperadas en el Pacífico se vio influenciada positivamente por la tasa de calcificación medida en esta superficie ( $\chi^2 = 16.93$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.05$ ), e influenciada negativamente por el porcentaje de cobertura de los siguientes grupos: **CCA's** ( $\chi^2 = 5.24$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.02$ ), **briozoos** ( $\chi^2 = 4.34$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.03$ ), **poliquetos** ( $\chi^2 = 16.93$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.05$ ) y **turf** ( $\chi^2 = 16.85$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.05$ ) (Fig. 6 c). La tasa de acreción de la superficie **D** de estas mismas unidades (Pacífico), no fue influenciada significativamente por ninguna variable considerada en nuestro modelo (Fig. 6 d).

Respecto a las CAU's recuperadas en el Caribe, observamos que la tasa de calcificación de las superficies **A** ejerció un efecto positivo sobre la tasa de acreción ( $\chi^2 = 16.93$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.05$ ), el resto de variables no ejercieron ningún efecto significativo sobre la acreción de esta superficie (Fig. 6 e). Por su parte, las superficies **D** con mayor tasa de acreción fueron afectadas por todas las variables consideradas en nuestro modelo, no obstante, el único factor en ejercer un efecto positivo fue la tasa de calcificación medida en esta superficie (**Calcificación**  $\chi^2 = 16.61$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ; **CCA's**  $\chi^2 = 14.52$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ; **briozoos**  $\chi^2 = 6.83$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ; **esponjas**  $\chi^2 = 16.16$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ; **tunicados**  $\chi^2 = 14.51$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ; **moluscos**  $\chi^2 = 12.37$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ; **poliquetos**  $\chi^2 = 16.85$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ , **balanos**  $\chi^2 = 12.96$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ; **turf**  $\chi^2 = 7.73$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ) (Fig. 6 f).



**Figura 6.** Tasa de acreción secundaria a nivel superficie. **A-b)** Comparación en la tasa de acreción entre las superficies A y D, de cada eco-región (Pacífico y Caribe mexicano). Los puntos indican el número de superficies analizadas. **c-f)** Graficas de las estimaciones de coeficientes y los intervalos de confianza de los modelos lineales mixtos (LMM). Los puntos representan la pendiente promedio de cada modelo y las líneas representan el coeficiente e indican los IC del 95%. Las pendientes son significativamente diferentes de cero si sus IC del 95% no se superponen con la línea vertical centrada en cero. Todos los gráficos se basaron en los modelos LMM.

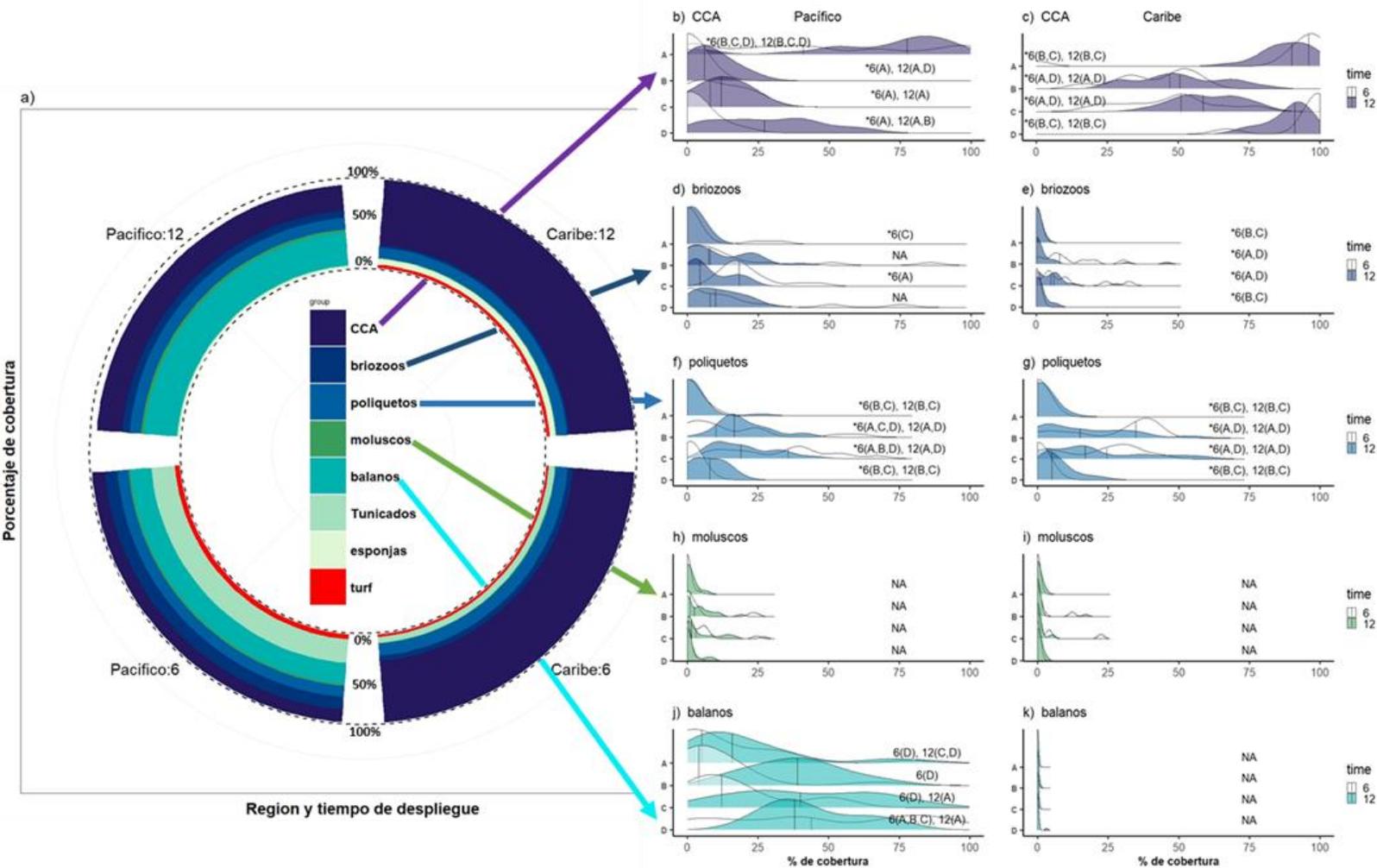
### 3.3 Composición de las comunidades colonizadoras en las CAU's

En términos generales, los organismos que colonizaron las unidades experimentales desplegadas en ambos periodos y eco-regiones pertenecen a ocho grupos morfofuncionales. De estos grupos solo las CCA, briozoos, poliquetos, moluscos y balanos se consideran organismos calcificadores secundarios (Randi et al. 2021). La composición detallada de la comunidad se informa en la Figura 7a. En resumen, las comunidades que colonizaron los subconjuntos de CAU's desplegado en los arrecifes del Pacífico fueron dominadas por balanos, exhibiendo una cobertura del 23.03% en las CAU's instaladas durante 6 meses y del 36.47% en las unidades con periodo experimental de 12 meses. Contrastantemente, los

balanos fueron el único grupo sin registro de cobertura en las unidades desplegadas en el Caribe en ambos periodos. En las unidades caribeñas las CCA's fueron el grupo dominante, registrando una cobertura del 67.74% en el periodo de 6 meses y de 72.22% en el periodo de 12 meses. Es importante señalar que en todas la CAU's desplegadas (ambos periodos y eco-regiones), solo se encontraron tres reclutas de coral en el subconjunto de unidades recuperadas después de 6 meses en el Caribe mexicano, mismos que pertenecían a la especie *Porites astreoides*, representando un porcentaje promedio en este subconjunto de unidades del 0.45%. La composición de las comunidades que colonizaron las CAU's a nivel unidad entre ambos periodos experimentales recuperadas en los arrecifes del Pacífico, difirió significativamente en casi todos los grupos, excepto moluscos y poliquetos (Fig. 7 b, d, f, h, j)(CCA's  $\chi^2=6.85$ ,  $df=1$ ,  $p>0.01$ ; **briozoos**  $\chi^2=6.06$ ,  $df=1$   $p=0.01$ ; **balanos**  $\chi^2=14.88$ ,  $df=1$ ,  $p>0.01$ ; **tunicados**  $\chi^2=62.10$ ,  $df=1$ ,  $p>0.01$ ; **esponjas**  $\chi^2=5.20$ ,  $df=1$ ,  $p=0.02$ ; **turf**  $\chi^2=10.85$ ,  $df=1$ ,  $p>0.01$ ). Por su parte las CAU's recuperadas en el Caribe mexicano, no mostraron un cambio significativo en la composición de los grupos morfofuncionales calcificantes entre periodos experimentales (Fig. 7 c, e, g, i, k), no obstante, otros grupos no calcificantes como las esponjas ( $\chi^2=6.85$ ,  $df=1$ ,  $p>0.01$ ), y tunicados ( $\chi^2=26.91$ ,  $df=1$ ,  $p>0.01$ ), exhibieron cambios significativos.

En cuanto a la diferencia en el porcentaje de cobertura entre superficies de un mismo periodo (6 o 12 meses), en general la cobertura entre grupos morfofuncionales difirió entre superficies, siendo las superficies A y/o D, en la mayoría de los casos, significativamente diferentes a las superficies B y/o C (ver información detallada en el Fig. 7 b-k). Por su parte, en la interacción periodo-superficie, observamos que la cobertura de CCA's en las superficies A y D de las unidades instaladas en el Pacífico con un periodo experimental de 6 meses fueron significativamente diferentes a sus semejantes con 12 meses de periodo experimental ( $\chi^2=9.93$ ,  $df=3$ ,  $p=0.01$ ). La cobertura de poliquetos también difirió significativamente entre periodos en la superficie C ( $\chi^2=19.27$ ,  $df=3$ ,  $p>0.01$ ). Los balanos mostraron una diferencia significativa en su cobertura entre periodos en las superficies B y C ( $\chi^2=14.52$ ,  $df=3$ ,  $p>0.01$ ). La cobertura de tunicados fue significativamente mayor en las superficies D y C de las unidades con un tiempo de 6 meses respecto a las mismas superficies con un periodo de 12 meses ( $\chi^2=40.01$ ,  $df=3$ ,  $p>0.01$ ). Finalmente, el turf solo mostro diferencias entre periodos en la superficie A ( $\chi^2=9.99$ ,  $df=3$ ,  $p=0.01$ ). La interacción periodo-

superficie en las unidades recuperadas en arrecifes del Caribe mexicano mostraron que solo dos grupos de organismos no calcificadores asentados en las superficies B y C difieren significativamente entre periodos (tunicados  $\chi^2 = 29.84$ ,  $df = 3$ ,  $p > 0.01$ ; esponjas  $\chi^2 = 10.64$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.01$ ).



**Figura 7.** Resultados de los análisis de imágenes realizados a las unidades de calcificación y acreción (CAU's). **a)** Porcentaje de cobertura de los distintos grupos funcionales. La mitad izquierda del círculo registra los valores de cobertura de las unidades desplegadas en el Pacífico mexicano, mientras que la mitad derecha muestra los valores de cobertura de las CAU's desplegadas en el Caribe mexicano. La parte superior e inferior del círculo organiza el periodo de despliegue de las unidades. **b-j)** Distribución y densidad del porcentaje de cobertura de cada grupo morfo-funcional observado en cada superficie, el área total bajo la curva representa la totalidad de cobertura de cada grupo. A mayor altura de cada curva indica mayor densidad de datos en determinado porcentaje de cobertura. Solo se muestran los grupos de calcificadores.

#### 4. Discusión

Después de 18 meses de experimentación (6 meses primer set de unidades, 12 meses segundo set de unidades), durante los cuales se analizó el desarrollo de la tasa de calcificación, la tasa de acreción y la composición de las especies reclutadas en las superficies de las Unidades de Calcificación y Acreción (CAU's), desplegadas en dos eco-regiones durante diferentes periodos, nuestros resultados revelan una alta variabilidad en la tasa de calcificación secundaria a escalas micro-ambientales, temporales y regionales. Esta variabilidad destaca la influencia predominante de la capacidad de los organismos calcificadores para aglutinar carbonatos verticalmente y su densidad ( $\text{g}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{cm}^3$ ), incluso por encima del porcentaje de cobertura de estos organismos (Fig. 6). Observamos que la composición y sucesión de las comunidades de organismos calcificantes y no calcificantes, están reguladas por diferentes factores ambientales que inciden en diferente proporción a lo largo del tiempo en las distintas superficies de cada unidad.

Consideramos que el principal hallazgo de la investigación, radica en evidenciar que la composición de la comunidad de organismos calcificadores que colonizan las CAU's en cualquier arrecife, es de especial relevancia para determinar la relación entre la producción de  $\text{CaCO}_3$  secundaria y la capacidad de aglutinamiento de carbonatos. Es decir, la capacidad de los arrecifes para acrecentarse no depende directamente de la cantidad de carbonato secretado, importa más, la identidad de los organismos que están secretando el  $\text{CaCO}_3$  y bajo qué condiciones ambientales lo están haciendo (Randi et al. 2021).

Para comprender lo anterior, debemos partir de que la producción de  $\text{CaCO}_3$  secundario reportado para ambos periodos y eco-regiones registradas en nuestros experimentos, representa la calcificación secundaria neta, debido a que las unidades fueron afectadas durante todo el periodo experimental por procesos de calcificación de diferentes grupos morfofuncionales (Jonhson et al. 2021) y diferentes factores erosivos como son el ramoneo de peces y erizos (Cornwall et al. 2023), disolución por respiración de la materia orgánica producida por los organismos colonizadores (Romanó de Orte et al. 2021) y posibles desprendimiento de microestructuras por efecto mecánico como consecuencia de corrientes y oleaje (Cornwall et al. 2023). Esta tasa de calcificación secundaria neta, ha sido ampliamente utilizada, como un indicador de la capacidad de los arrecifes para aumentar su

estructura (Mallela 2007, Browne et al. 2021, Cornwall et al. 2023). Sin embargo, dicha capacidad, depende en gran medida de los organismos dominantes que han secretado el  $\text{CaCO}_3$  en las unidades experimentales (Price et al. 2012, Vargas-Ángel 2015, Crook et al. 2016). Por ejemplo, las tasas de calcificación significativamente más altas registradas en ambos periodos en los arrecifes del Pacífico podrían sugerir una mayor capacidad de construcción en comparación con los arrecifes del Caribe, donde se observaron tasas de calcificación más bajas (Fig. 4 a-b). Sin embargo, en el Pacífico, la producción de  $\text{CaCO}_3$  secundario se atribuye principalmente a los balanos debido a que están en mayor proporción que el resto de los grupos morfofuncionales (Fig. 7). No obstante, el carbonato secretado por los balanos, se considera efímero en términos de cementación arrecifal, ya que no contribuye a la consolidación de las estructuras carbonatadas (Roik et al. 2023). En contraste, en el Caribe mexicano, la producción de  $\text{CaCO}_3$  secundario se atribuye principalmente a las CCA's y briozoos (Fig. 7), organismos considerados los principales responsables en la cementación de carbonatos arrecifales (Mallela 2007, Price et al. 2012, Roik et al. 2023). Por este motivo, se puede concluir que los arrecifes del Caribe mexicano tienen mayor capacidad para cementar las estructuras calcáreas que sus contrapares en el Pacífico mexicano.

A pesar de que los análisis que relacionaron la tasa de calcificación y la cobertura de los grupos morfofuncionales a nivel de unidad pudieran desafiar los planteamientos anteriores, debido a que los resultados de estos análisis mostraron que el porcentaje de cobertura de ningún grupo tuvo una influencia positiva con la calcificación secundaria (Fig. 4 b, c, e y f). Es esencial considerar que la densidad y altura de las estructuras de  $\text{CaCO}_3$  de diferentes organismos influyen en la tasa de calcificación incluso más que el porcentaje de cobertura en sí mismo (Cornwall et al. 2023). Esta hipótesis se corrobora con la relación positiva observada entre la tasa de calcificación y la tasa acreción, así como el aumento significativo de la tasa de calcificación de ambos periodos sin cambios significativos de la composición de la comunidad a través del tiempo en ambas eco-regiones (Fig. 4 y 7). Además, diferentes estudios que han evaluado la calcificación de organismos secundarios empleando sustratos experimentales, han observado patrones similares, donde la tasa de calcificación aumenta cuando los organismos calcificadores dominantes, comienzan a acumular  $\text{CaCO}_3$  de forma vertical después de colonizar el sustrato horizontalmente (Crook et al. 2016). Lo anterior puede indicar cuatro cosas 1) El reclutamiento y colonización de los grupos calcificadores en

esta latitud ocurren en periodos cortos (menores a 6 meses), 2) No existen interacciones ecológicas, como la competencia, entre las poblaciones de grupos calcificadores lo suficientemente extremas para alterar la composición de la comunidad, 3) Las variaciones en factores ambientales durante el periodo de experimentación (6 y 12 meses), no son lo suficientemente agudas para alterar la composición de la comunidad de los grupos calcificadores a nivel región (Caribe mexicano) y 4) La diferencia en la calcificación entre periodos solo puede atribuirse a la acumulación de  $\text{CaCO}_3$  vertical y/o cambios en la densidad del  $\text{CaCO}_3$  secretado que aumentan la cantidad de carbonato por unidad de área. Si bien este último planteamiento (4), también puede ser atribuido a lo observado en las CAU's desplegadas en arrecifes del Pacífico sur mexicano, la diferencia en el porcentaje de cobertura de los grupos calcificadores a nivel unidad entre ambos periodos experimentales de esta región (menor a los 6 meses, mayor a los 12 meses), sugiere que el reclutamiento de estos grupos es lento ( $> 6$  meses), que la competencia por espacio con otros grupos calcificadores y no calcificadores es intensa y/o que tanto el reclutamiento como la competencia entre grupos calcificadores este influenciados por la variabilidad anual extrema que presenta esta región en factores ambientales como la temperatura, pH,  $\Omega_{\text{ar}}$  y salinidad (Chapa-Balcorta et al. 2015, Medellín-Maldonado et al. 2016, 2023).

La idea de que los factores ambientales modulan la composición de las comunidades de organismos calcificadores y, por ende, condicionan la cantidad y velocidad con la que se acumula el  $\text{CaCO}_3$ , se sustenta en la variabilidad observada en la tasa de calcificación, la tasa de acreción y el porcentaje de cobertura entre las cuatro superficies que conforman cada CAU (Johnson et al. 2021). En este sentido, estas superficies imitan el gradiente de microhábitats presentes en los arrecifes de coral, resultado de su complejidad estructural (Alvarez-Filip et al. 2013). Cada superficie de las CAU's recibe diferentes cantidades y calidades de recursos, similar a lo observado en distintas zonas arrecifales (Johnson et al. 2021). En ambas eco-regiones observamos mayor tasa de calcificación en las superficies bien iluminadas (**A-D**) en comparación con las mal iluminadas (**B-C**) (Fig. 4 g-h), lo que sugiere que factores como la luz y la tasa de sedimentación son determinantes en la acumulación de  $\text{CaCO}_3$  secundario (Cronwall et al. 2023). Este resultado concuerda con múltiples estudios que han demostrado que la calcificación biogénica está principalmente mediada por la luz, debido a que los organismos que secretan  $\text{CaCO}_3$  a mayor velocidad son aquellos que poseen la capacidad de

realizar fotosíntesis o tienen asociaciones simbióticas con estos organismos (Goreau 1959, Schlager 1992, Bosscher 1993, Carricart-Ganivet et al. 2007, Tambutté et al. 2011).

Un estudio realizado en el Pacífico central de México reveló que la superficie **A** recibe 25% más de luz que la superficie **D**, superando incluso hasta en un 60% a las superficies **B** y **C** (Orrante-Alcaraz et al. 2023). Por esta razón, las superficies **A**'s, de las unidades desplegadas en ambos periodos y dos eco-regiones fueron colonizadas principalmente por CCA's (Fig. 7 b y c). Este patrón, aunque en menor proporción, se observó en el resto de superficies de las unidades desplegadas en el Caribe (dominio de CCA's en ambos periodos) (Fig. 7c), sin embargo, las superficies **B**, **C** y **D** de las unidades desplegadas en el Pacífico fueron dominadas por balanos (Fig. 7j). Esta diferencia en el tipo de organismos dominantes puede estar influenciada por las condiciones lumínicas y concentraciones de nutrientes que experimenta cada región arrecifal (Price et al. 2012, Orrante-Alcaraz et al. 2023).

Por ejemplo, los arrecifes del Pacífico sur se caracterizan por una marcada estacionalidad, que incluye dos periodos: secas y lluvias. Durante la época de lluvias, la desembocadura de ríos y escorrentías del relieve geográfico circundante transportan aguas con concentraciones altas de materia orgánica suspendida, lo que disminuyen la entrada de luz a las zonas arrecifales (Granja-Fernández et al. 2008). Por otra parte, los nutrientes transportados por estas descargas aumentan los recursos disponibles para los calcificadores heterótrofos como balanos, moluscos y poliquetos, beneficiando su competencia sobre calcificadores autótrofos como las CCA's (Crook et al. 2016). La disminución en el campo lumínico y el aumento de materia orgánica influyen negativamente en la tasa de calcificación secundaria, reduciendo hasta casi un 50% la producción de  $\text{CaCO}_3$  durante la estación lluviosa, según lo observado por Orrante-Alcaraz et al. (2023), en arrecifes que se desarrollan cercanos a la Isla Isabel, Nayarit, México. En contraste, las modificaciones del espectro lumínico a escalas interanuales en los arrecifes del Caribe mexicano no son tan agudas como en el Pacífico (Guitierrez-Estrada en prep). Por tanto, la composición de las comunidades de organismos calcificadores y no calcificadores que colonizaron las unidades recuperadas a los 6 meses no difiere de las unidades recuperadas a los 12 meses después de su instalación.

Existe otro factor que podría explicar el dominio de balanos en la mayoría de superficies de las unidades instaladas en el Pacífico sur mexicano. Además de las temporadas de lluvias y

secas, los arrecifes en esta la región están influenciados por surgencias estacionales que ocurren en el Golfo de Tehuantepec (Chapa-Balcorta et al. 2015). Estas surgencias transportan masas de agua subsuperficial con bajo niveles de pH, alto contenido de carbono inorgánico disuelto (DIC), altas concentraciones de la presión parcial de CO<sub>2</sub> (pCO<sub>2</sub>) y bajos niveles de  $\Omega_{ar}$  (Chapa-Balcorta 2014). Estudios experimentales realizados en mesocosmos y en arrecifes naturalmente acidificados, han demostrado que las condiciones presentes en las aguas transportadas por las surgencias provocan una disminución en el porcentaje de cobertura de las CCA's de hasta el 90%, siendo desplazadas por algas carnosas y organismos calcificantes heterótrofos (Kuffner et al. 2008, Fabricius et al. 2015, Crook et al. 2016, Price et al. 2016).

A la luz de estas evidencias, planteamos la hipótesis de que el tipo de polimorfo de CaCO<sub>3</sub> (aragonita-Mg), altamente soluble, precipitado por las CCA's reducen su capacidad competitiva en los arrecifes del Pacífico sur en comparación con otros taxones calcificadores que secretan CaCO<sub>3</sub> con bajas niveles de Mg (aragonita-calcita), como los balanos, moluscos y poliquetos (Vargas-Ángel et al. 2015). Además de las evidencias de los estudios mencionados anteriormente, los resultados obtenidos de las unidades recuperadas en los arrecifes del Caribe sustentan esta hipótesis. El Caribe mexicano ha registrado históricamente condiciones favorables para el desarrollo de organismos calcificantes como los corales y CCA's, estas condiciones incluyen altos niveles de pH, bajo DIC, niveles bajos de pCO<sub>2</sub> y concentraciones altas de  $\Omega_{ar}$ , y fue precisamente en esta zona, donde las CCA's dominaron las cuatro superficies en ambos periodos (Crook et al. 2012, Martínez et al. 2019).

Las tasas de calcificación secundaria anual registradas en este estudio para el Pacífico sur mexicano ( $1.69 \pm 0.73 \text{ g} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ ), superan entre un 23.66% y un 75.14% el rango reportado en distintos arrecifes localizados a lo largo de la costa del Pacífico mexicano (Alvarado-Rodríguez et al. 2021,2022, Orrante-Alcaraz et al. 2023). Por ejemplo, Alvarado-Rodríguez et al. (2021) reportó una tasa de media anual de  $1.19 \pm 0.25 \text{ g} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  para una unidad arrecifal denominada Las Gatas que se desarrolla en Zihuatanejo, Guerrero, México. Un año después, estos mismos autores reportaron una tasa de media anual de  $1.29 \pm 0.25 \text{ g} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  para un arrecife cercano a la zona de estudio previa (Islote Zacatoso, Zihuatanejo, Guerrero, México). En años más recientes, dos estudios realizados en

el Pacífico central y el Pacífico norte de México reportaron tasas medias anuales de  $0.42 \pm 0.20 \text{ g}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$  (Orrante-Alcaraz et al. 2023), y  $1.21 \pm 0.19 \text{ g}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$  respectivamente (Alvarado-Rodríguez et al. 2022).

Aunque se reconoce que todo el litoral del Pacífico mexicano representa una zona subóptima para el desarrollo de organismos calcificadores debido a su alta turbiedad, su pH bajo y su intensa variabilidad en la temperatura de sus aguas (Glynn y Ault 2000, Chapa-Balcorta et al. 2015), las condiciones ambientales en los arrecifes de los estudios previamente mencionados (Alvarado-Rodríguez et al. 2021, 2022, Orrante-Alcaraz et al. 2023) son más estables en comparación con nuestra zona de estudio. Particularmente los arrecifes del centro del Pacífico de México no están influenciados por eventos de surgencia que afecten sustancialmente la variabilidad de la temperatura superficial, pH y saturación de  $\Omega_{ar}$ , (Medellín-Maldonado et al. 2016). Sin embargo, a pesar de que el Pacífico central mexicano presentan valores más estables de estos parámetros ambientales, no se observa un aumento en la producción de  $\text{CaCO}_3$  por organismos secundarios. Esto podría estar relacionado con la baja cobertura de coral vivo que presentan los arrecifes en otras latitudes del Pacífico mexicano (Norzagaray-López et al. 2015, Medellín-Maldonado et al. 2016, Tortolero-Langarica 2016), debido a que se ha observado una relación significativa entre el porcentaje de cobertura de corales y la tasa de calcificación de las CCA's (Browne et al. 2021). Además, el estudio realizado por Orrante-Alcaraz et al. (2023), que informó la tasa de calcificación más baja del Pacífico mexicano, se llevó a cabo durante un evento de anomalía térmica debido a un evento del Niño-Oscilación del sur del 2015, el cual afectó el reclutamiento y los procesos metabólicos de diversos organismos, incluidos los procesos de calcificación (Tortolero-Langarica et al. 2017).

La investigación sobre la calcificación secundaria en el Caribe mexicano ha sido limitada. Hasta donde se tiene conocimiento, solo dos estudios han abordado estos procesos, ambos realizados en el sistema arrecifal de Puerto Morelos (Hepburn et al. 2014, Crook et al. 2016). La tasa de calcificación secundaria media anual observada en nuestras unidades experimentales en esta región, se sitúa en el rango superior reportado en estos estudios ( $0.07$  y  $0.47 \text{ g}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ ). Al comparar la tasa de calcificación secundaria media anual obtenida en nuestro estudio con la tasa de calcificación anual promedio de todo el mar Caribe,

observamos que nuestras estimaciones son 85% superiores (ReefBudget Caribbean template V.3). Además, en concordancia con nuestras observaciones, todos los estudios que han analizado los procesos de calcificación secundaria a partir de unidades experimentales en el Caribe, han encontrado que las CCA's son el componente principal de las comunidades tanto en superficies expuestas como cripticas (Bak 1976, Mallela 2007, Mallela y Perry 2007, Kuffner et al. 2013, Crook et al. 2016).

En términos generales, nuestros hallazgos enriquecen nuestra comprensión sobre el desarrollo de las comunidades arrecifales de cada región. Por ejemplo, los arrecifes de Pacífico sur mexicano están compuestos, principalmente, por placas de coral construidas de ramas imbricadas de *Pocillopora* spp. (Medellín-Maldonado et al. 2016, 2023). Estas placas exhiben una alta densidad de ramas que se extienden verticalmente por más de 1 metro, creando una barrera al espectro de luz (Enochs & Manzello, 2012). Esta barrera física, además de limitar la entrada de luz, promueve la formación de microambientes (tanto al interior como en la base de las placas), en donde se pueden generar niveles con bajos niveles de pH y baja saturación de  $\Omega_{ar}$ , condiciones similares a los imitados en las superficies B y C (Hennige et al. 2020). Según nuestros resultados, estas condiciones comprometen el reclutamiento y desarrollo de las CCA's (Medellín-Maldonado et al. 2023), lo que reduce su capacidad para estabilizar las ramas de las placas (Cornwall et al. 2023). Una posible consecuencia de la baja cementación al interior de las placas, es el debilitamiento de toda la estructura, haciéndola susceptible al colapso en escalas temporales cortas (años) (Enochs & Manzello, 2012, Medellín-Maldonado et al. 2023). Por otro lado, dado que el reclutamiento de larvas de coral está vinculado al nivel de cobertura de CCA's, los arrecifes del Pacífico mexicano tienen pocas probabilidades de recuperarse después de eventos de mortalidad masiva de corales como resultado de enfermedades y blanqueamiento (Johnson and Carpenter 2012, López-Pérez et al. 2016).

Existe otro posible impacto negativo, resultado del bajo porcentaje de CCA's observado en el Pacífico, y es que estas, además de consolidar estructuras calcáreas y ayudar al reclutamiento de coral, funcionan como una especie de armadura que protege a las estructuras calcáreas de los procesos erosivos, especialmente en zonas desprotegidas de tejido vivo de coral (Khen et al. 2022). Este aspecto es relevante, ya que la parte viva de las placas de

*Pocilloporas* spp., se limita a los primeros centímetros de la placa, es decir, está restringida a la parte superficial de la estructura coralina (>10 cm), dejando alrededor del 90% de las placas sin protección (si se considera una altura promedio 1 m de las placas, reportado en Medellín-Maldonado et al. 2023), lo que aumenta la susceptibilidad a los procesos erosivos tanto biológicos como químicos, contribuyendo a su debilitamiento y eventual colapso (Hennige et al. 2020). Basándonos en los planteamientos anteriores, proponemos la hipótesis que la reducida cementación la cual impide la retención de sedimentos carbonatados, combinada con la alta erosión presente en los arrecifes del Pacífico sur mexicano (Medellín-Maldonado et al. 2023, ver Capítulo III), impide la formación de un marco arrecifal de CaCO<sub>3</sub> consolidado, diferenciándolos geomorfológicamente de arrecifes de otras latitudes (Bloom 1974, Adey 1975, Blanchon et al. 2022).

En contraste, la región del Caribe mexicano se caracteriza por tener un marco bien definido conformado principalmente por el depósito continuo de CaCO<sub>3</sub> de diversas especies de coral, las cuales son cementadas por organismos como las CCA's y los briozoos (Blanchón et al. 2022). Nuestros resultados sugieren que la velocidad a la que los corales secretan de CaCO<sub>3</sub>, es igualada por los calcificadores secundarios, permitiendo el desarrollo constante del marco del arrecife (ver Capítulo I). Además, la distribución espacial de los corales en esta región (colonias separadas entre sí) y su morfología (colonias de mayor volumen, típicamente masivas) generan una configuración arrecifal que se asemeja en gran medida a las superficies **A** y **D**. Esta disposición facilita una mayor penetración del espectro lumínico incluso en áreas cripticas, lo que beneficia la colonización del sustrato arrecifal por parte de las CCA's (Cornwall et al. 2023).

Como observamos, el empleo de CAU's y el análisis de los procesos que ocurren en ellas, no solo ofrece información crucial sobre la tasa de calcificación secundaria, sino que también, cuando se implementan en arrecifes de coral con condiciones ambientales, ecológicas y geológicas contrastantes, constituyen una herramienta valiosa que enriquecen nuestra comprensión de las interacciones ecológicas que tienen lugar en cada arrecife. Cuando se aborda esta información desde una perspectiva que abarca una escala geográfica amplia, puede incluso mejorar la precisión de nuestra comprensión de la historia y evolución de diversos arrecifes. En este sentido, las CAU's pueden ser consideradas como un proxi

ambiental, ya que capturan una variedad de procesos que ocurren en los arrecifes de coral en escalas temporales relativamente cortas (~12 meses). Por consiguiente, dada su relativa accesibilidad y facilidad de análisis, creemos que su implementación es altamente recomendable para el monitoreo continuo de áreas de interés ecológico, como las áreas naturales protegidas.

## 5 Referencias

- Alvarado-Rodríguez, J. F., Nava, H., & Carballo, J. L. (2019). Spatio-temporal variation in rate of carbonate deposition by encrusting organisms in different reef microhabitats from Eastern Pacific coral reefs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99(7), 1495-1505.
- Alvarado-Rodríguez, J. F., Calderon-Aguilera, L. E., Cabral-Tena, R. A., Norzagaray-López, C. O., Nava, H., Peiffer, L., & Fernández-Aldecoa, R. G. (2022). High sclerobiont calcification in marginal reefs of the eastern tropical Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 557, 151800.
- Alvarado-Rodríguez, J. F., Nava, H., Cabral-Tena, R. A., Norzagaray-López, C., & Calderon-Aguilera, L. E. (2023). Contribución de los heterótrofos a la calcificación secundaria en arrecifes marginales del Pacífico mexicano. *Hidrobiológica*, 33(2), 169-178.
- Bak, R. P. M. (1976). The growth of coral colonies and the importance of crustose coralline algae and burrowing sponges in relation with carbonate accumulation. *Netherlands Journal of Sea Research*, 10(3), 285-337.
- Bloom, A. L., Broecker, W. S., Chappell, J. M. A., Matthews, R. K., & Mesolella, K. J. (1974). Quaternary sea level fluctuations on a tectonic coast: New 230Th/234U dates from the Huon Peninsula, New Guinea. *Quaternary research*, 4(2), 185-205.
- Blanchon, P., Jones, B., & Ford, D. C. (2002). Discovery of a submerged relic reef and shoreline off Grand Cayman: further support for an early Holocene jump in sea level. *Sedimentary Geology*, 147(3-4), 253-270.
- Bosscher, H. (1993). Computerized tomography and skeletal density of coral skeletons. *Coral Reefs*, 12, 97-103.
- Browne, N. K. et al. Predicting responses of geo-ecological carbonate reef systems to climate change: a conceptual model and review. In *Oceanography and Marine Biology: an annual review*. (ed. Hawkins, J, et al.) 229–370 (Taylor & Francis, 2021).
- Carricart-Ganivet, J. P., & Barnes, D. J. (2007). Densitometry from digitized images of X-radiographs: methodology for measurement of coral skeletal density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 344(1), 67-72.
- Chapa-Balcorta, C., Hernandez-Ayon, J. M., Durazo, R., Beier, E., Alin, S. R., & López-Pérez, A. (2015). Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO<sub>2</sub> system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120(12), 7752-7770.
- Crook, E. D., Potts, D., Rebolledo-Vieyra, M., Hernandez, L., & Paytan, A. (2012). Calcifying coral abundance near low-pH springs: implications for future ocean acidification. *Coral Reefs*, 31, 239-245.
- Cornwall, C. E., Carlot, J., Branson, O., Courtney, T. A., Harvey, B. P., Perry, C. T., ... & Comeau, S. (2023). Crustose coralline algae can contribute more than corals to coral reef carbonate production. *Communications Earth & Environment*, 4(1), 105.

- Enochs, I. C., & Manzello, D. P. (2012). Species richness of motile cryptofauna across a gradient of reef framework erosion. *Coral Reefs*, *31*, 653-661.
- Fabricius, K. E., Kluibenschedl, A., Harrington, L., Noonan, S., & De'Ath, G. (2015). In situ changes of tropical crustose coralline algae along carbon dioxide gradients. *Scientific reports*, *5*(1), 9537.
- Glynn, P. W., & Ault, J. S. (2000). A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral reefs*, *19*, 1-23.
- Granja Fernández, M. R., & López Pérez, R. A. (2008). Sedimentación en comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, *56*(3), 1179-1187.
- Harrington, L., Fabricius, K., De'Ath, G., & Negri, A. (2004). Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. *Ecology*, *85*(12), 3428-3437.
- Hennige, S. J., Wolfram, U., Wickes, L., Murray, F., Roberts, J. M., Kamenos, N. A., ... & Etnoyer, P. J. (2020). Crumbling reefs and cold-water coral habitat loss in a future ocean: evidence of “Coralporosis” as an indicator of habitat integrity. *Frontiers in Marine Science*, *7*, 668.
- López-Pérez, A., Guendulain-García, S., Granja-Fernández, R., Hernández-Urraca, V., Galván-Rowland, L., Zepeta-Vilchis, R., & López-López, D. (2016). Reef community changes associated with the 2009–2010 El Niño in the southern Mexican Pacific. *Pacific Science*, *70*(2), 175-190.
- Johnson, M. D., & Carpenter, R. C. (2012). Ocean acidification and warming decrease calcification in the crustose coralline alga *Hydrolithon onkodes* and increase susceptibility to grazing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *434*, 94-101.
- Johnson, M. D., Price, N. N., & Smith, J. E. (2022). Calcification accretion units (CAUs): A standardized approach for quantifying recruitment and calcium carbonate accretion in marine habitats. *Methods in Ecology and Evolution*, *13*(7), 1436-1446.
- Khen, A., Johnson, M. D., Fox, M. D., Clements, S. M., Carter, A. L., & Smith, J. E. (2022). Decadal stability of coral reef benthic communities on Palmyra Atoll, central Pacific, through two bleaching events. *Coral Reefs*, *41*(4), 1017-1029.
- Kuffner, I. B., Andersson, A. J., Jokiel, P. L., Rodgers, K. U. S., & Mackenzie, F. T. (2008). Decreased abundance of crustose coralline algae due to ocean acidification. *Nature geoscience*, *1*(2), 114-117.
- Kuffner, I. B., Hickey, T. D., & Morrison, J. M. (2013). Calcification rates of the massive coral *Siderastrea siderea* and crustose coralline algae along the Florida Keys (USA) outer-reef tract. *Coral Reefs*, *32*, 987-997.
- Mallela, J. (2007). Coral reef encruster communities and carbonate production in cryptic and exposed coral reef habitats along a gradient of terrestrial disturbance. *Coral Reefs*, *26*(4), 775-785.
- Mallela, J., & Perry, C. T. (2007). Calcium carbonate budgets for two coral reefs affected by different terrestrial runoff regimes, Rio Bueno, Jamaica. *Coral reefs*, *26*, 129-145.
- Martinez, A., Crook, E. D., Barshis, D. J., Potts, D. C., Rebolledo-Vieyra, M., Hernandez, L., & Paytan, A. (2019). Species-specific calcification response of Caribbean corals after 2-year transplantation to a low aragonite saturation submarine spring. *Proceedings of the Royal Society B*, *286*(1905), 20190572.
- Medellín-Maldonado, F., Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Calderón-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, C., Chapa-Balcorta, C., & Zepeta-Vilchis, R. C. (2016). Calcification of the main reef-building coral species on the Pacific coast of southern Mexico. *Ciencias Marinas*, *42*(3), 209-225.
- Medellín-Maldonado, F., Cruz-Ortega, I., Pérez-Cervantes, E., Norzagaray-López, O., Carricart-Ganivet, J. P., López-Pérez, A., & Alvarez-Filip, L. (2023). Newly deceased Caribbean reef-building corals experience rapid carbonate loss and colonization by endolithic organisms. *Communications Biology*, *6*(1), 934.

- Nava, H., Alvarado-Rodríguez, J. F., Cárdenas-Alvarado, M. Á., Magaña-Sánchez, I., & Cristóbal-Aguilar, J. C. (2022). Effect of the El Niño 2015–16 on the assemblages of reef building sclerobionts in a coral reef from the eastern Pacific coast. *Marine Biology*, 169(8), 106.
- Norzagaray-López, C. O., Calderon-Aguilera, L. E., Hernández-Ayón, J. M., Reyes-Bonilla, H., Carricart-Ganivet, J. P., Cabral-Tena, R. A., & Balart, E. F. (2015). Low calcification rates and calcium carbonate production in *Porites panamensis* at its northernmost geographic distribution. *Marine ecology*, 36(4), 1244-1255.
- Pernice, M., Raina, J. B., Rädercker, N., Cárdenas, A., Pogoreutz, C., & Voolstra, C. R. (2020). Down to the bone: the role of overlooked endolithic microbiomes in reef coral health. *The ISME Journal*, 14(2), 325-334.
- Price, N. N., Martz, T. R., Brainard, R. E., & Smith, J. E. (2012). Diel variability in seawater pH relates to calcification and benthic community structure on coral reefs.
- Randi, C. B., Becker, A. C., Willemes, M. J., Perry, C. T., Salgado, L. T., de Carvalho, R. T., ... & Pereira-Filho, G. H. (2021). Calcium carbonate production in the southernmost subtropical Atlantic coral reef. *Marine Environmental Research*, 172, 105490.
- Romanó de Orte, M., Koweeck, D. A., Cyronak, T., Takeshita, Y., Griffin, A., Wolfe, K., ... & Caldeira, K. (2021). Unexpected role of communities colonizing dead coral substrate in the calcification of coral reefs. *Limnology and Oceanography*, 66(5), 1793-1803.
- Roik, A., Röthig, T., Pogoreutz, C., Saderne, V., & Voolstra, C. R. (2018). Coral reef carbonate budgets and ecological drivers in the central Red Sea—a naturally high temperature and high total alkalinity environment. *Biogeosciences*, 15(20), 6277-6296.
- Orrante-Alcaraz, J. M., Carballo, J. L., & Yáñez, B. (2023). Seasonal net calcification by secondary calcifiers in coral reefs of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Marine Biology*, 170(2), 16.
- Short, J., Foster, T., Falter, J., Kendrick, G. A., & McCulloch, M. T. (2015). Crustose coralline algal growth, calcification and mortality following a marine heatwave in Western Australia. *Continental Shelf Research*, 106, 38-44.
- Schlager, W. (1992). *Sedimentology and sequence stratigraphy of reefs and carbonate platforms* (Vol. 34). Tulsa: American Association of Petroleum Geologists.
- Tambutté, S., Holcomb, M., Ferrier-Pagès, C., Reynaud, S., Tambuté, É., Zoccola, D., & Allemand, D. (2011). Coral biomineralization: From the gene to the environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 408(1-2), 58-78.
- Tortolero-Langarica, J. D. J. A., Cupul-Magana, A. L., Carricart-Ganivet, J. P., Mayfield, A. B., & Rodríguez-Troncoso, A. P. (2016). Differences in growth and calcification rates in the reef-building coral *Porites lobata*: The implications of morphotype and gender on coral growth. *Frontiers in Marine Science*, 3, 179.
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Carricart-Ganivet, J. P., Cupul-Magaña, A. L., & Rodríguez-Troncoso, A. P. (2017). Historical insights on growth rates of the reef-building corals *Pavona gigantea* and *Porites panamensis* from the Northeastern tropical Pacific. *Marine environmental research*, 132, 23-32.
- Vargas-Angel, B., Richards, C. L., Vroom, P. S., Price, N. N., Schils, T., Young, C. W., ... & Brainard, R. E. (2015). Baseline assessment of net calcium carbonate accretion rates on US Pacific reefs. *PLoS One*, 10(12), e0142196.

## **Capítulo III. Macrobioerosión**

### **Título: “Macrobioerosión de las principales especies de corales constructoras de arrecifes en dos ecoregiones de México: Pacífico y Caribe”**

#### **1. Introducción**

La edificación de los arrecifes surge de la generación de  $\text{CaCO}_3$  aportada por corales y la consiguiente cementación llevada a cabo mayormente por las algas calcificantes incrustantes (CCA's). Estos procesos constructivos en conjunto, facilitan la acreción de los arrecifes mediante la acumulación sostenida de carbonatos (Browne et al. 2021). Sin embargo, en paralelo a estos procesos constructivos, coexisten procesos antagonistas, comúnmente denominados como procesos destructivos, los cuales conllevan la remoción de carbonatos en una variedad de escalas temporales y espaciales (Perry et al. 2008). Estos procesos son ejecutados por una diversidad de organismos y se encuentran influenciados por múltiples variables ambientales (Schönberg et al. 2017). Los procesos destructivos dentro de un arrecife saludable, son de especial importancia porque favorecen la creación de microhábitats, la formación de sedimentos, así como la reincorporación de carbonatos a la columna de agua (Schönberg et al. 2017). El desarrollo y mantenimiento de la estructura carbonatada de los arrecifes, y por consiguiente su persistencia, se atribuyen al predominio de los procesos constructivos sobre los destructivos (Cornwall et al. 2021). Sin embargo, a escala global, se ha observado una reducción en la producción de  $\text{CaCO}_3$  por parte de los procesos constructivos y un aumento en la remoción de carbonatos debido a presiones antropogénicas, lo que está generando efectos negativos en el crecimiento de los arrecifes (Perry et al. 2018). Este fenómeno está conduciendo a los arrecifes a estados de baja producción de carbonatos o incluso a situaciones donde la erosión prevalece sobre la producción (Cornwall et al. 2021).

En años recientes, se ha constatado que los procesos destructivos han emergido como los principales determinantes de los patrones de crecimiento de los arrecifes de coral (Perry et al. 2018, Cornwall et al. 2021). A pesar de esta tendencia, nuestro entendimiento acerca de los diversos procesos destructivos, los organismos implicados en cada uno de ellos y, especialmente, las repercusiones ecológicas del incremento generalizado de estos procesos, aún se encuentra limitado (Lange et al. 2020, Browne et al. 2021). En términos generales, los

procesos destructivos dentro de los arrecifes de coral pueden ser clasificados en tres categorías distintas de acuerdo a su origen: 1) biológico (bioerosión de carbonatos por organismos), 2) químico (disolución de carbonatos por niveles bajos de pH del agua de mar) y 3) físico (fragmentación de estructuras calcáreas por acción mecánica) (Schönberg et al. 2017). Aunque es evidente que la mayoría de los arrecifes de coral en todo el mundo experimentan diariamente los efectos de estos procesos destructivos, la magnitud de su impacto varía significativamente entre diferentes regiones geográficas (por ejemplo, Pacífico, Caribe) (Lange et al. 2020). Además, se observa una notable variabilidad temporal en la incidencia de la bioerosión, disolución y fragmentación, que abarca desde escalas diurnas hasta anuales (Reyes-Nivia et al. 2013, Romanó de Orte et al. 2021). Cabe destacar que los procesos destructivos ocurren tanto en la superficie como en el interior de las estructuras carbonatadas (Medellín-Maldonado et al. 2023). Dada la complejidad y la interacción entre estos procesos, así como la dificultad para desentrañar sus contribuciones individuales, persisten múltiples lagunas de conocimiento que requieren ser abordadas mediante investigaciones adicionales (Lange et al. 2020).

Dentro del extenso espectro de procesos destructivos, probablemente los más estudiados son aquellos que inciden sobre la superficie externa de las estructuras de  $\text{CaCO}_3$  biogénico (p. ej., corales, piedra caliza), dado que la cuantificación del carbonato removido y la identificación de los agentes actuantes (tales como biológicos, químicos y/o físicos) pueden identificarse con mayor precisión (por medio de monitoreo de sus señales tafonómicas distintivas), que aquellos procesos que erosionan el interior de las estructuras carbonatadas (Perry & Hepburn 2008, Schönberg et al. 2017, Lange et al. 2020). Esta preferencia metodológica ha permitido documentar con detalle las tasas de erosión llevadas a cabo por organismos como peces y erizos (Lange et al. 2020), la pérdida de  $\text{CaCO}_3$  por disolución en condiciones acidificadas (Barkley et al. 2015, Mollica et al. 2018) e incluso la remoción de  $\text{CaCO}_3$  tras perturbaciones climáticas como tormentas y huracanes (Browne et al. 2023). Sin embargo, la comprensión de los procesos destructivos de origen biológico y químico que ocurren dentro de los esqueletos de coral sigue siendo limitada (Lange et al. 2020). Para abordar la cuantificación de la erosión interna, se han empleado diversos enfoques, desde el seccionamiento transversal de colonias de coral para observar indicios de erosión (Sammarco et al. 1990, Holmes et al. 2000) hasta el análisis de imágenes 2D obtenidas mediante rayos-

X (Cosain-Díaz et al. 2021). No obstante, debido a que la erosión interna abarca marcas menores a 100  $\mu\text{m}$  (micro-bioerosión) hasta varios centímetros (macro-bioerosionadores), y que los corales son organismos tridimensionales, los enfoques descritos anteriormente podrían subestimar las tasas de erosión interna (Lange et al. 2020).

En este sentido, las tecnologías emergentes como la tomografía computarizada han contribuido a reducir esta brecha de conocimiento. Mediante su aplicación en fragmentos y núcleos obtenidos en esqueletos de coral, se ha observado que el aumento de la actividad erosiva de organismos como algas endolíticas, moluscos y poliquetos está asociado con concentraciones elevadas de nutrientes, el incremento de la temperatura del mar y la disminución del pH del agua circundante (DeCarlo et al. 2015, Silbiger et al. 2016, Enochs et al. 2016, Dee et al. 2023). Sin embargo, la aplicación directa de las tasas de bioerosión calculadas en estudios realizados en arrecifes remotos (p. ej., Fiji, Australia, Hawái) a los sistemas arrecifales ubicados en México se ve obstaculizada debido a las disparidades ambientales entre las regiones arrecifales (Lange et al. 2020). Bajo este contexto, si deseamos comprender las repercusiones ecológicas del incremento generalizado de los procesos destructivos que ocurren al interior de los corales en las regiones del Pacífico y Caribe mexicano es imperativo obtener las tasas de macro-bioerosión interna específicas de estas regiones y observar los patrones ambientales que las modulan. Lo anterior es de especial relevancia si consideramos que en estas regiones se caracterizan por presentar condiciones ambientales y eventos de mortalidad masiva que aumentan considerablemente la actividad de los bioerosionadores (Medellín-Maldonado et al. 2023a, 2023b).

Dada la importancia de la bioerosión como agente modelador de la complejidad estructural de los arrecifes (Perry et al. 2014), y a la falta de estudios para evaluar la actividad de macroerosionadores internos en México (Lange et al. 2020). En este capítulo se cuantificaron las tasas de bioerosión que causan los organismos macro-bioerosionadores en las principales especies de coral constructoras de los arrecifes del Pacífico y Caribe mexicano. Considerando las condiciones ambientales prevalentes en los arrecifes del Pacífico mexicano, como surgencias, bajos niveles de pH, alto contenido de carbono inorgánico disuelto y bajos niveles de  $\Omega_{\text{ar}}$  (Chapa-Balcorta 2015), anticipamos que las tasas de macrobioerosión interna serán significativamente mayores que las obtenidas en los arrecifes del Caribe mexicano. Además,

proponemos que la tasa de macrobioerosión interna estará influenciada por la morfología, volumen y densidad esquelética de cada especie de coral.

Para este propósito empleamos un análisis 3D por medio de tomografía computarizada (TC), el cual permite medir la macro-bioerosión interna que ocurre en toda la colonia. A partir de nuestras estimaciones, en los capítulos posteriores, podremos modificar las operaciones implícitas para calcular los balances de carbonatos y observar el impacto real que ejerce la macro-bioerosión interna sobre la producción de  $\text{CaCO}_3$  de cada eco-región (Pacífico y Caribe). Además, la observación de los patrones y procesos que rigen los fenómenos destructivos en eco-regiones arrecifales contrastantes contribuirá significativamente a mejorar nuestra comprensión sobre los organismos y variables ambientales involucradas en su regulación. Esto, a su vez, facilitará la anticipación y prevención de las implicaciones ecológicas que estos procesos puedan tener en espacios geográficos extensos.

## 2. Métodos

El área de estudio comprende las mismas comunidades arrecifales que los capítulos anteriores, dos comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, situadas en la costa oriental del Pacífico mexicano y dos comunidades arrecifales del Sistema Arrecifal de Puerto Morelos, situadas en la zona norte del Caribe mexicano (ver Área de estudio; Capítulo I). Se siguieron dos enfoques de muestreo de acuerdo a la geomorfología de cada eco-región. **1) Pacífico:** La estructura de los arrecifes del Pacífico sur mexicano consta mayormente de extensas placas coralinas creadas por el entramado de ramas de *Pocillopora* spp. Estas placas son tan extensas y el talud continental tan corto, que una sola placa puede abarcar hasta un rango de profundidad de ~4 m, por este motivo seguimos un método de muestreo aleatorio estratificado para evitar sesgos asociados con la profundidad. Brevemente, sobre las placas de *Pocillopora* spp. se desplegaron tres transectos de 10 metros de longitud a tres metros de profundidad en cada unidad arrecifal. A lo largo de cada transecto, se recolectaron ramas de diferentes especies del género ramificado *Pocillopora* (~15 cm largo, ~3 cm ancho, n = 24, Tabla 1), asegurándonos de dejar por lo menos 1 metro de distancia entre las recolectas. Por otra parte, solo en el arrecife Dos Hermanas se recolectaron fragmentos de colonias de los géneros masivos *Pavona* y *Porites* (En los arrecifes de Huatulco, estas especies solo habitan esta unidad arrecifal), todos a 6 m de profundidad (~10 cm largo, ~15 cm ancho, n = 6, Tabla

1). **2) Caribe:** se obtuvieron de cada unidad arrecifal (posterior y frontal), de tres a cuatro colonias de las especies *Pseudodiploria strigosa*, *Orbicella annularis*, *Siderastrea siderea* y *Porites astreoides*. Las muestras de estas especies fueron recolectadas en un polígono no mayor a 50 m<sup>2</sup> en cada unidad arrecifal, además consideramos una separación entre muestras de al menos 5 metros de longitud. Las colonias recolectadas en ambas eco-regiones no presentaron signos de enfermedades o blanqueamiento al momento de su recolecta.

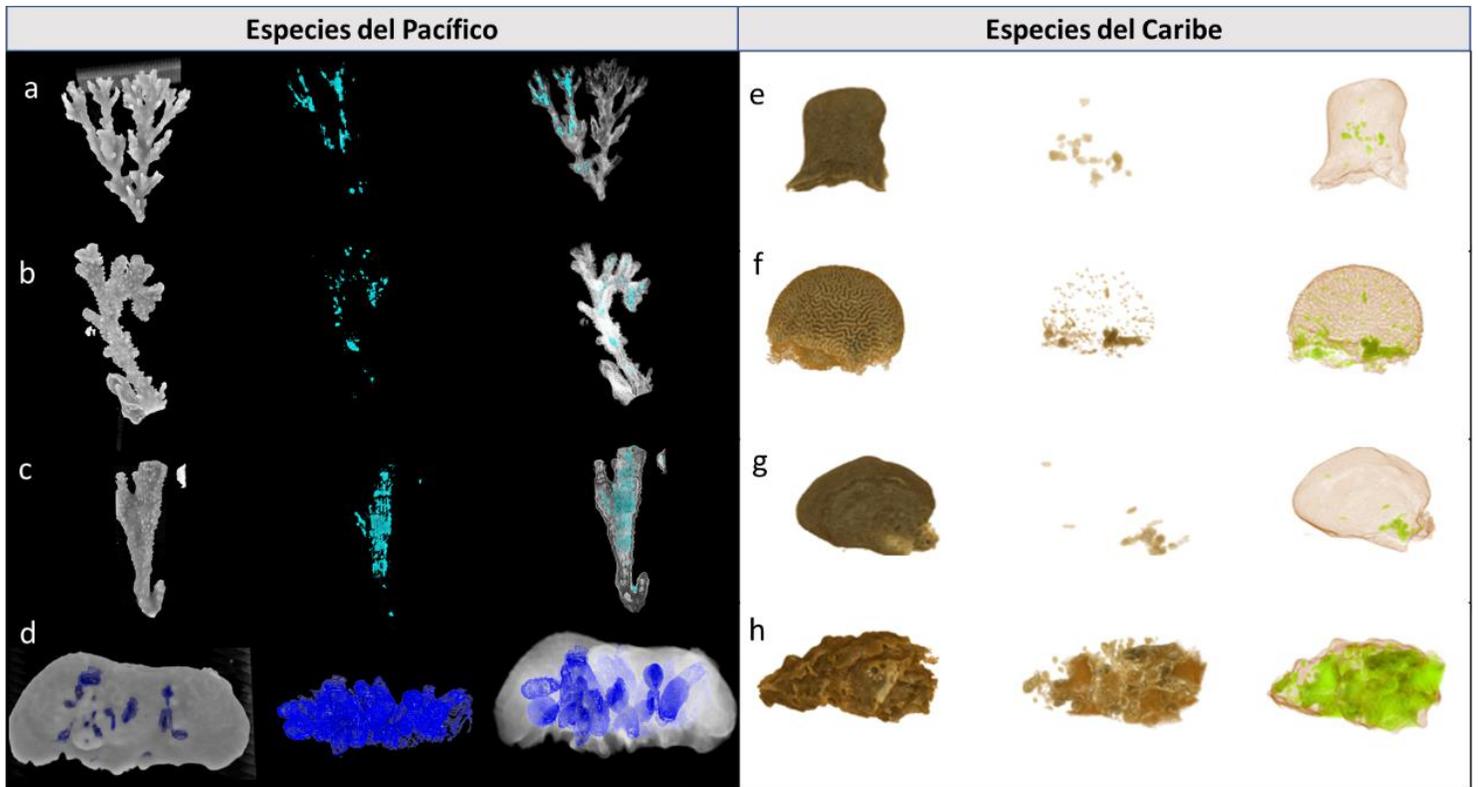
## **2.1 Tomografía computarizada de rayos X**

En el laboratorio, la materia orgánica de los fragmentos y colonias recolectadas se eliminó con una solución de hipoclorito de sodio al 10 %; posteriormente, los corales se lavaron con agua corriente y se secaron a 60 °C durante 24 h. Después, todos los esqueletos fueron escaneados mediante tomografía computarizada (TC), utilizando un equipo Optima 540 de GE Medical Systems. El barrido de las colonias se realizó a un rango de 120-175 kV y 50-78 mA dependiendo de la densidad, tamaño y volumen del esqueleto de cada especie (DeCarlo et al. 2016). Los cortes (imágenes 2D) tuvieron un grosor de 1-2 mm y se reconstruyeron en incrementos de 1-2 mm utilizando el algoritmo “Bone”. Las imágenes 2D de cada escaneo (~700 imágenes) fueron exportadas desde el tomógrafo en formato DICOM para su posterior análisis empleando el programa Drishti v.2.6.3. Los componentes de estas imágenes se reducen a dos colores: 1) blanco, que corresponde al esqueleto coralino (valores altos en Unidades Hounsfield > 1000 HU) y 2) negro, correspondiente al espacio vacío (valores bajos en unidades Hounsfield <-1000 HU) (Medellín-Maldonado et al. 2022, 2023), por consiguiente, las áreas dentro del esqueleto en color negro representan zonas erosionadas. Se identificaron zonas erosionadas mayores a 1 mm en cada imagen dentro de cada escaneo para asegurar que se trataba de marcas atribuibles a macrobioerosionadores. Posteriormente, se empleó la herramienta “contornos activos” para delimitar el perímetro de las marcas de macrobioerosión del resto del esqueleto agregando una etiqueta de color. Esta metodología fue replicada en todas las imágenes 2D, lo que corresponde a una porción de cada área bioerosionada. Luego de la segmentación, se realizó una reconstrucción 3D de la colonia y la zona erosionada para calcular el porcentaje del volumen total erosionado (cm<sup>3</sup>), sobre el volumen de la colonia empleando la función “getvolume” del software Drishti v.2.6.3 (Fig.

1). Posteriormente, se promedió el porcentaje de volumen erosionado por especie en cada arrecife.

Después, para calcular el porcentaje de macrobioerosión causado por cada uno de estos tres grupos: a) moluscos bivalvos, b) esponjas y c) poliquetos, se analizaron visualmente las reconstrucciones 3D de las marcas de macrobioerosión para determinar su origen de acuerdo con su firma tafonómica (forma de la zona bioerosionada; Perry & Hepburn 2008). Posteriormente, se estimó la edad promedio de los fragmentos recolectados de las especies con morfología masivas y ramificadas. Para las primeras, la edad promedio se calculó considerando el número de bandas promedio observadas en los fragmentos de cada especie en las TC's (Medellín-Maldonado et al. 2022). Por su parte, para estimar la edad de las especies con morfología ramificada, se dividió la altura de las ramas por la tasa de extensión anual promedio del género *Pocillopora* obtenidas en el Capítulo I ( $\sim 1.43 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$ ). Finalmente, se estimó la tasa de macrobioerosión interna multiplicando el volumen promedio de macrobioerosión total en cada género de coral ( $\text{cm}^3$ ) por la media de la densidad de su esqueleto ( $\text{g}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ ), dividido por la multiplicación de la edad de la colonia y el

área superficial de las colonias ( $\text{cm}^2$ ) y transformado  $\text{kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  (años; DeCarlo et al. 2015).



**Figura 1.** Análisis de bioerosión volumétrica al interior de los esqueletos de coral. **b-d)** Reconstrucción tridimensional de tomografías computarizadas realizadas a especies de coral pertenecientes al Pacífico sur mexicano. **e-h)** Reconstrucción tridimensional de tomografías computarizadas realizadas a especies de coral pertenecientes al Caribe mexicano. A la izquierda se muestran las reconstrucciones 3D de las colonias, al centro las reconstrucciones 3D de volumen erosionado por diferentes organismos y a la derecha ambas reconstrucciones superpuestas.

## 2.2 Análisis

En este punto solo se informan el porcentaje de macrobioerosión interna total, la tasa anual de macrobioerosión y el porcentaje de macrobioerosión realizada por diferentes grupos morfofuncionales a los esqueletos de cuatro especies. Los análisis estadísticos entre sitios de una misma ecoregión (las diferencias entre localidades de cada ecoregión se abordarán más adelante integrando los diferentes procesos de calcificación y erosión). La tasa de macrobioerosión interna de las principales especies de corales constructoras del Pacífico y Caribe mexicano representan por si solas gran relevancia, ya que estas tasas serán empleadas

para parametrizar la metodología Reef-Budget en nuestras zonas de estudio y construir presupuestos de carbonatos más certeros.

Para determinar la influencia de distintas variables sobre la tasa de macrobioerosión interna construimos modelos lineales mixtos (LMM's) con intersección y pendientes aleatorias, considerando la ecoregión, volumen de la colonia, especie y densidad del esqueleto como factores fijos. La identidad de la colonia (ID) y la unidad arrecifal fueron considerada como variables aleatorias anidadas. Antes de estos modelos, se probaron modelos integrando a los factores fijos las variables de extensión anual y tasa de calcificación, no obstante, estas variables resultaron no significativas y fueron removidas para obtener modelos más parsimoniosos. Todos los modelos se construyeron utilizando el paquete lme4 en R. El ajuste de bondad de cada LMM se evaluó con el paquete DHARMA mediante un análisis de residuos. Para probar las diferencias estadísticas de los diferentes niveles de los factores fijos de cada modelo, se realizó un análisis de varianza (pruebas de chi-cuadrado de Wald tipo II) empleando la función anova del paquete car. Dado que algunos modelos tenían tres o más niveles de muestreo (es decir, especies y diferentes grupos morfo-funcionales como esponjas, moluscos y bivalvos), se utilizó una prueba de contrastes individuales utilizando el paquete lsmeans para evaluar las diferencias entre estos niveles.

### 3. Resultados

Los LMM's indicaron que la tasa de macrobioerosión interna vario entre ecoregiones, especies de una misma ecoregion y morfologías (Fig. 2) (esta última solo en el Pacífico, ya que en el Caribe solo se examinaron morfologías masivas). La tasa de macrobioerosión media para el Pacífico mexicano fue de  $1.55 \pm 0.66 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  (agrupando ambas morfologías), mientras que para el Caribe mexicano la tasa de macrobioerosión media fue de  $0.11 \pm 0.66 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ , mostrando diferencias significativas entre ambas regiones ( $\chi^2=42.41$ ,  $df=1$ ,  $p>0.01$ ). Respecto a las especies analizadas en el Pacífico, no encontramos diferencias significativas en la tasa de macrobioerosión interna entre especies con la misma morfología de crecimiento (Fig. 2a). No obstante, cuando comparamos especies con morfología ramificada vs masiva, encontramos diferencias significativas entre especies ( $\chi^2=46.41$ ,  $df=5$ ,  $p>0.01$ ) (ver resultados de la prueba de contrastes en tabla 1). La tasa de macrobioerosión interna calculada para *P. capitata* fue de  $1.97 \pm 0.81 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ ,

siendo la tasa más alta registrada en todas las especies (Fig. 2 a). *P. verrucosa* registró una tasa de  $1.76 \pm 0.18 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ . Por su parte, *P. inflata* y *P. meandrina* registraron tasas de  $1.83 \pm 0.26$  y  $1.59 \pm 0.58 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  respectivamente. Las especies con morfología masiva registraron tasas sensiblemente menores que las especies con morfología ramificada. *P. gigantea* obtuvo una tasa de macrobioerosión interna de  $0.62 \pm 0.26$  y  $1.59 \pm 0.58 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  y *P. lobata* una tasa de  $0.62 \pm 0.26$  y  $1.59 \pm 0.58 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ .

**Tabla 1.** Contrastes de la tasa de macrobioerosión entre especies del Pacífico sur mexicano. Método de grados de libertad (df): Kenward-Roger, ajuste del valor de p: método de Tukey para comparar las especies, nivel de confianza utilizado: 0.95.

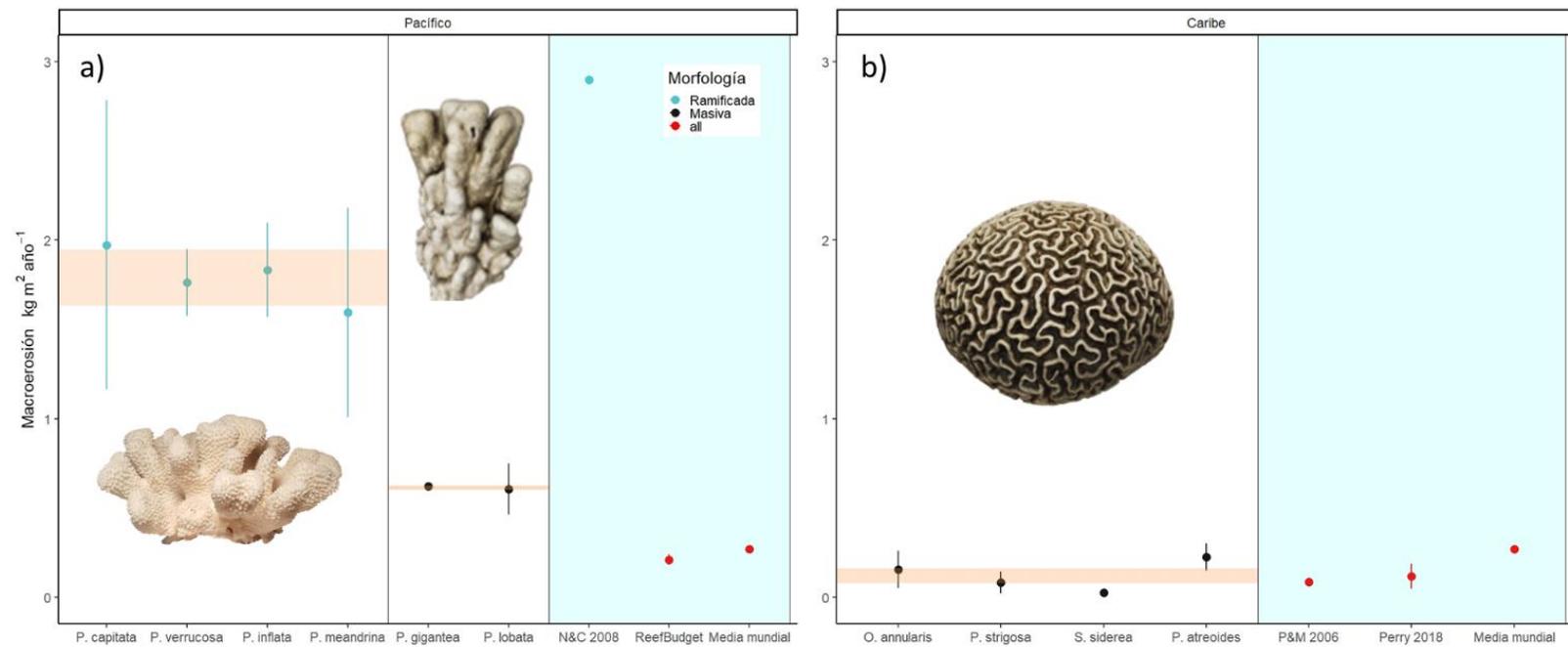
contrast	estimate	SE	df	t.ratio	p.value
<i>P. capitata</i> - <i>P. gigantea</i>	1.76	0.37	40.40	4.73	<0.01**
<i>P. capitata</i> - <i>P. inflata</i>	0.08	0.22	36.80	0.36	1.00
<i>P. capitata</i> - <i>P. lobata</i>	1.75	0.37	40.50	4.76	<0.01**
<i>P. capitata</i> - <i>P. meandrina</i>	0.18	0.23	37.10	0.79	0.97
<i>P. capitata</i> - <i>P. verrucosa</i>	0.15	0.22	36.80	0.72	0.98
<i>P. gigantea</i> - <i>P. inflata</i>	-1.68	0.40	40.40	-4.21	<0.01**
<i>P. gigantea</i> - <i>P. lobata</i>	-0.01	0.31	36.80	-0.03	1.00
<i>P. gigantea</i> - <i>P. meandrina</i>	-1.58	0.42	40.80	-3.78	<0.01**
<i>P. gigantea</i> - <i>P. verrucosa</i>	-1.61	0.39	40.50	-4.17	<0.01**
<i>P. inflata</i> - <i>P. lobata</i>	1.67	0.40	40.50	4.18	<0.01**
<i>P. inflata</i> - <i>P. meandrina</i>	0.11	0.23	36.90	0.46	1.00
<i>P. inflata</i> - <i>P. verrucosa</i>	0.08	0.21	36.80	0.36	1.00
<i>P. lobata</i> - <i>P. meandrina</i>	-1.57	0.41	40.90	-3.83	<0.01**
<i>P. lobata</i> - <i>P. verrucosa</i>	-1.60	0.38	40.60	-4.19	<0.01**
<i>P. meandrina</i> - <i>P. verrucosa</i>	-0.03	0.23	36.90	-0.13	1.00

Por su parte, el modelo que analizó la tasa de macrobioerosión interna de las especies del Caribe mexicano, indico la existencia de diferencias significativas entre especies ( $\chi^2 = 91.73$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ). La prueba de contrastes *post hoc* realizada al modelo, reveló que la diferencia observada solo fue entre *S. siderea* y el resto de las especies (Fig. 2b; tabla 2). La tasa de macrobioerosión interna de *O. annularis* fue de  $0.15 \pm 0.81 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ . Por

su parte *P. strigosa* mostró una tasa de  $0.08 \pm 0.06 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ . La tasa de macrobioerosión interna de *S. siderea* fue de  $0.02 \pm 0.81 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ , siendo la tasa más baja registrada en este estudio. Finalmente *P. astreoides* exhibió una tasa de  $0.22 \pm 0.07 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  poseyendo la tasa más alta en esta ecoregión (Caribe).

**Tabla 2.** Contrastes de la tasa de macrobioerosión entre especies del Caribe mexicano. Método de grados de libertad (df): Kenward-Roger, ajuste del valor de p: método de Tukey para comparar entre especies, nivel de confianza utilizado: 0.95.

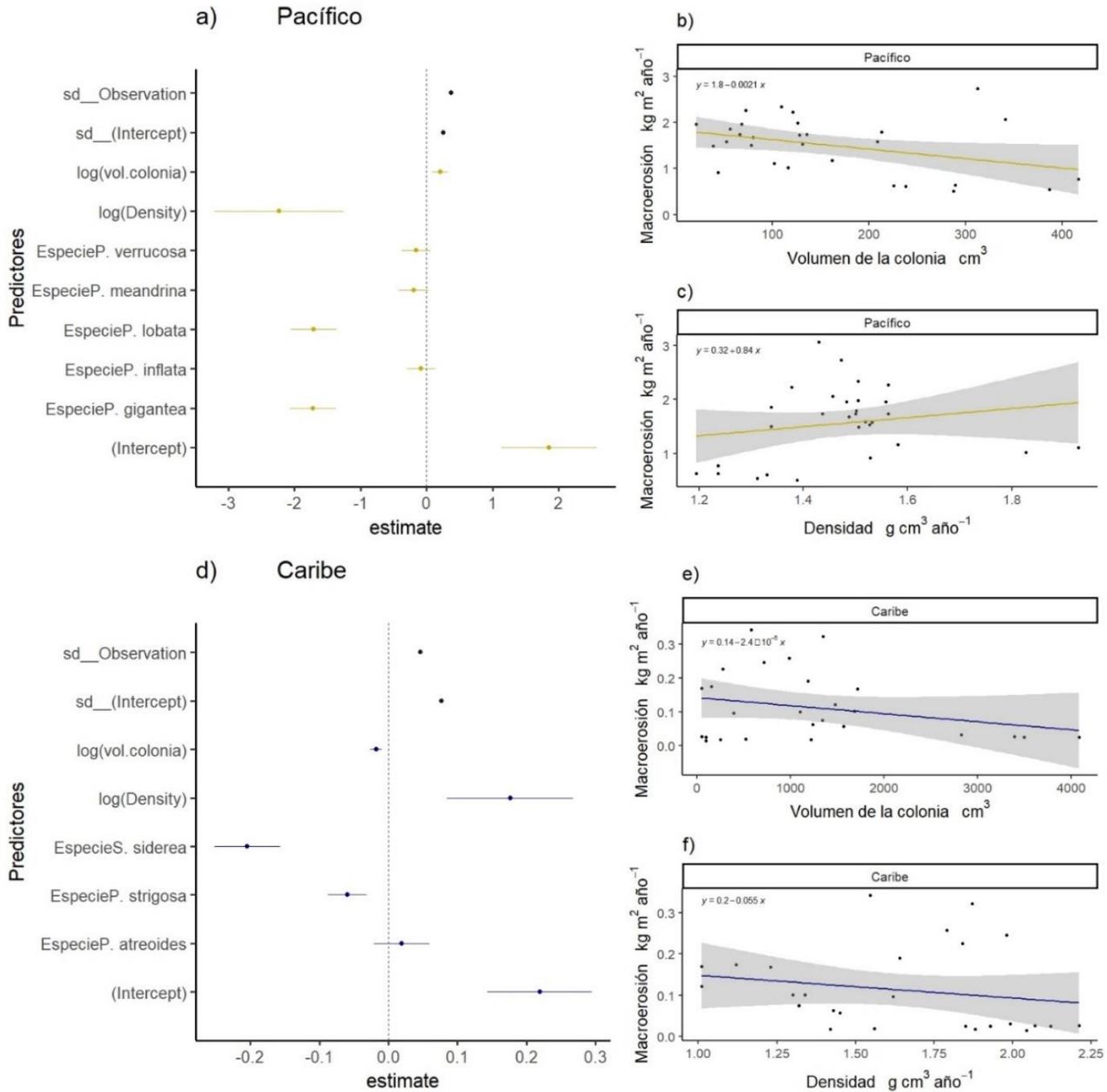
contrast	estimate	SE	df	t.ratio	p.value
<i>O. annularis</i> - <i>P. atreoides</i>	-0.02	0.04	30.40	-0.51	0.96
<i>O. annularis</i> - <i>P. strigosa</i>	0.06	0.03	30.30	2.12	0.17
<i>O. annularis</i> - <i>S. siderea</i>	0.20	0.05	30.50	4.23	<0.01**
<i>P. atreoides</i> - <i>P. strigosa</i>	0.08	0.04	30.60	1.98	0.22
<i>P. atreoides</i> - <i>S. siderea</i>	0.22	0.03	30.30	8.10	<0.01**
<i>P. strigosa</i> - <i>S. siderea</i>	0.14	0.05	30.70	2.95	0.03**



**Figura 2.** Tasas anuales de macrobioerosión interna de las principales especies de coral que habitan los arrecifes mexicanos. **a)** registros obtenidos de las especies de coral recolectadas en el Pacífico sur mexicano. Se divide la gráfica de acuerdo con los distintos tipos de morfología analizados (ramificada y masiva). La sección de la derecha iluminada en azul contrasta los valores obtenidos en los trabajos más representativos de la región (Nava y Carballo 2008, Indo-Pacific Carbonate Production V1.3) y la media global calculada y **b)** registros obtenidos de las especies de coral colectadas en el Caribe mexicano. En esta región solo se analizaron especies pertenecientes a la morfología masiva. La sección de la derecha iluminada en azul contrasta los valores obtenidos en los trabajos más representativos de la región (Perry y Malella 2006, Perry et al. 2018) y la media global calculada. Los

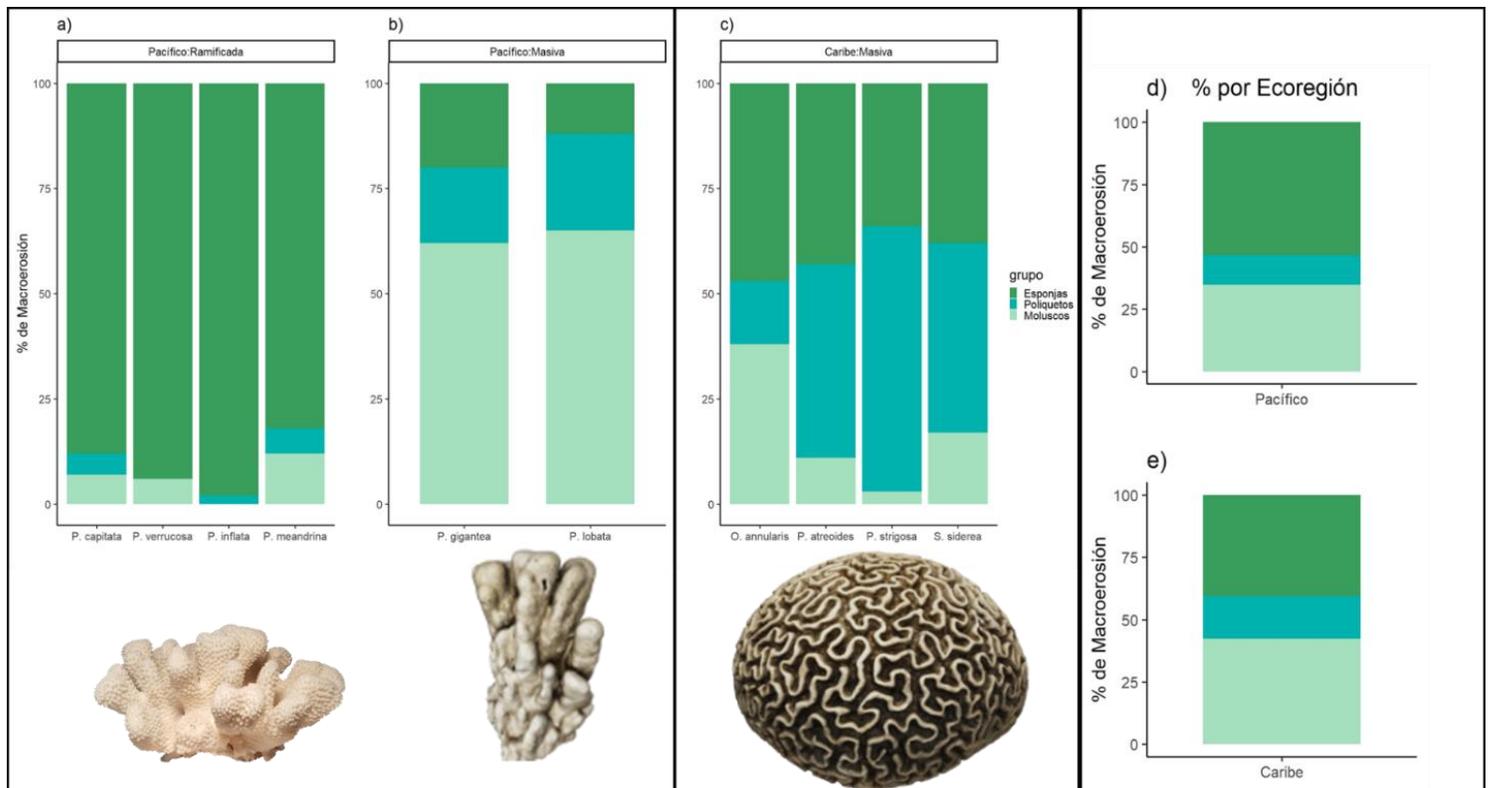
círculos representan la tasa de macrobioerosión media anual de cada especie, mientras que las líneas sobre los puntos indican los IC del 95 %. Las franjas rosadas en ambos gráficos denotan la tasa de macrobioerosión interna para cada morfología (media con IC del 95 %). Todos los gráficos se basan en modelos LMM.

De acuerdo con los modelos de ambas ecoregiones, el volumen de la colonia ( $\text{cm}^3$ ) y la densidad esquelética ( $\text{g}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{cm}^{-3}$ ) fueron predictores significativos para estimar la tasa de macrobioerosión (Fig. 3 a y d). El efecto de la edad de la colonia, extensión anual y tasa de calcificación no fueron predictores significativos y fueron removidas de los modelos finales para obtener modelos más parsimoniosos. El análisis detallado de la relación entre la tasa de macrobioerosión y el volumen y densidad de las colonias analizadas en el Pacífico, reveló una relación negativa entre la macrobioerosión y el volumen (Fig. 3b). Contrariamente, observamos una relación positiva entre la macrobioerosión y la densidad de las colonias de coral analizadas (Fig. 3c). Por su parte, el análisis de estas mismas relaciones en el Caribe reveló una reducción en la macrobioerosión con el aumento del volumen y densidad de las colonias (Fig. 3 e y f).



**Figura 3. a y d)** Estimaciones de coeficientes e intervalos de confianza de los factores considerados en los modelos lineales mixtos (LMM). Los puntos representan la pendiente promedio de cada modelo y las líneas representan el coeficiente e indican los IC del 95%. Las pendientes son significativamente diferentes de cero si sus IC del 95% no se superponen con la línea vertical punteada centrada en cero. **b, c, e, d y f).** Estimaciones de tendencias lineales de los LMM, de los factores que influyeron significativamente con la tasa de macrobioerosión. Todos los gráficos se basaron en los modelos LMM.

En términos generales, la macrobioerosión interna de las principales especies de coral del Pacífico mexicano fue dominado por esponjas (53.25%), seguido por moluscos (34.87%) y en menor medida ejercida por poliquetos (11.87%) (Fig. 4). Mientras que los análisis realizados a los esqueletos de las especies de coral que habitan el Caribe mexicano determinaron que los moluscos con los principales responsables de la macrobioerosión interna (42.25%), seguido por esponjas (40.5%) y poliquetos (17.25%) (Fig. 4 d y e). El análisis detallado por ecoregion indicó que las esponjas son el principal agente macrobioerosionador dentro de las especies con morfología ramosa mientras que las especies pertenecientes a la morfología masiva son macrobioerosionadas principalmente por moluscos (Fig. 4 a y b). Por su parte, las especies del caribe, todas pertenecientes a la morfología masiva, mostraron patrones más heterogéneos, la macrobioerosión observada en *O. annularis* y *P. strigosa* fue dominada por esponjas, mientras que en *S. siderea* y *P. atreoides* fue dominada por moluscos (Fig. 4 c). Cuando se compararon los porcentajes de macrobioerosión interna causado por los grupos de macrobioerosionadores entre especies de coral de la misma ecoregion y morfología no se observaron diferencias significativas.



**Figura 4.** Porcentaje de macrobioerosión promedio realizado por diferentes grupos morfofuncionales en los esqueletos de corales de diferente ecoregion. **a-b)** Especies recolectadas en el Pacífico sur mexicano. Se divide la gráfica de acuerdo con los distintos tipos de morfología analizados (ramificada y masiva). **c)** Especies recolectadas en el Caribe mexicano. En esta región solo se analizaron especies pertenecientes a la morfología masiva. **d-e)** Muestra el porcentaje de macrobioerosión promedio agrupando especies y morfologías.

#### 4. Discusión

Este estudio presenta las primeras tasas de macrobioerosión interna documentadas para las principales especies constructoras de arrecifes en las regiones del Pacífico y Caribe mexicano. Además, por primera vez se analiza la macrobioerosión interna utilizando una metodología uniforme que abarca una variedad de especies y morfologías. Específicamente para el Caribe mexicano, este estudio constituye el primer registro de tasas de macrobioerosión interna. El conocimiento de estas tasas de macrobioerosión interna en las especies de coral más relevantes en términos de construcción arrecifal de ambas ecoregiones, así como la determinación de la contribución relativa de diferentes taxones, son aspectos cruciales para mejorar nuestra comprensión de la dinámica de los carbonatos en los arrecifes de coral mexicanos y a escala global (Lange et al. 2019).

Las tasas de macrobioerosión interna para el Pacífico mexicano oscilaron entre 0.50 y 3.06  $\text{kg}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ . La tasa media de las especies con morfología ramosa fue de  $1.79 \pm 0.15 \text{ kg}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ , mientras que las especies con morfología masiva mostraron una tasa media de  $0.61 \pm 0.01 \text{ kg}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$  (Fig. 2a). Estas tasas superan significativamente las tasas reportadas en otras regiones del Pacífico Oriental Tropical y del Indo-Pacífico (Perry et al. 2018, Lange et al. 2019, Cabral-Tena et al. 2023). Por ejemplo, un estudio reciente que compiló tasas de erosión por moluscos, esponjas y poliquetos para la elaboración de presupuestos de carbonatos en el Pacífico Oriental Tropical (Cabral-Tena et al. 2023), reportó una tasa media de macrobioerosión de  $0.20 \pm 0.03 \text{ kg}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ . Utilizar este valor para estimar los presupuestos de carbonatos en nuestra área de estudio resultaría en una subestimación del 88.33% y del 65.93% para nuestras estimaciones de macrobioerosión de las especies con morfología ramificada y masiva, respectivamente. Por otra parte, la discrepancia entre nuestras estimaciones y las proporcionadas por Perry et al. (2018) y Lange et al. (2019), derivadas de una amalgama de estudios experimentales e *in situ* a nivel mundial, es del 55.99%. En contraste, un estudio que examinó la macrobioerosión

causada únicamente por esponjas en ramas de *Pocillopora* spp. a partir de fotografías a fragmentos infestados por este taxon, calculó una tasa media de  $2.4 \pm 0.03 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ , lo que representa una sobrestimación del 61.86% respecto a la tasa media calculada en nuestro estudio para las especies con morfología ramificada.

Respecto al Caribe mexicano, la tasa de macrobioerosión interna osciló entre 0.01 y 0.34  $\text{kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ , obteniéndose una tasa media de  $0.12 \pm 0.04 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  para esta ecorregión (Fig. 2b). A diferencia de las comparaciones realizadas en el Pacífico mexicano, nuestras tasas calculadas para esta ecorregión son consistentes con las reportadas en estudios previos llevados a cabo en arrecifes del Caribe. Por ejemplo, Mallela y Perry (2007) estimaron una tasa de macrobioerosión de  $0.08 \pm 0.01 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  para un arrecife en Jamaica, utilizando imágenes de fragmentos bioerosionados de siete especies de coral. Esta tasa fue luego aplicada para calcular la macrobioerosión en siete arrecifes a lo largo del Caribe mexicano utilizando la metodología Reef-Budget (a partir del sustrato disponible; Perry et al., 2018). Sorprendentemente, la tasa media calculada en ese trabajo ( $0.11 \pm 0.07 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ ) fue muy similar a la obtenida en nuestro estudio (diferencia del 2.59%). No obstante, tanto las tasas calculadas para el Caribe (Mallela y Perry, 2006) como para el Caribe mexicano (Perry et al. 2018; este estudio) siguen estando significativamente por debajo de la media mundial (diferencia del 123.84 %; Fig. 2b).

Las marcadas disparidades entre las tasas de macrobioerosión estimadas en nuestro estudio en comparación con otros trabajos, discutidas en los párrafos anteriores, representan una evidencia sustancial para subrayar la importancia de utilizar datos regionales actualizados sobre los diversos procesos implícitos en la edificación de los arrecifes de coral al elaborar presupuestos de carbonatos (Lange et al. 2020). Si bien, las variaciones en las condiciones ambientales de cada sistema arrecifal podrían explicar las discrepancias en las tasas de macrobioerosión observadas en nuestros análisis y otros estudios (Tribollet et al. 2017), también es posible que las diferencias metodológicas en la recopilación de datos a diferentes escalas espaciales y temporales contribuyan a ampliar esta diferencia (Lange et al. 2020). En este sentido, la escasez de datos precisos y actualizados sobre las tasas de microbioerosión en regiones arrecifales de importancia, como el Pacífico y el Caribe mexicano, adquiere particular relevancia debido a la generalizada degradación de los arrecifes de coral a nivel

mundial, lo que está alterando el equilibrio en favor de los procesos destructivos (Cornwall et al. 2021, Medellín-Maldonado et al. 2023). Por consiguiente, existe una creciente necesidad de realizar estudios como el nuestro para integrar información confiable que capture una gama amplia de procesos erosivos con el fin de elaborar presupuestos de carbonatos más precisos (Browne et al. 2021).

Un resultado destacado de nuestros análisis es la estrecha relación observada entre la tasa de macrobioerosión y el volumen de las colonias junto con su densidad (Fig. 3). Este es un hallazgo importante, ya que la interdependencia entre estas variables podría emplearse para predecir la macrobioerosión incluso en especies de coral no contempladas en nuestros análisis. Además, los resultados obtenidos para el Pacífico mexicano, sugieren que los arrecifes dominados por especies de bajo volumen y densidad alta son más propensos a experimentar macrobioerosión interna. Esta observación adquiere relevancia particular debido a que los arrecifes del Pacífico sur mexicano están caracterizados por placas de ramas entrelazadas de *Pocillopora* spp., siendo precisamente estos corales los de menor volumen y mayor densidad (consultar Capítulo 1) (Medellín-Maldonado et al. 2023). Un patrón similar se evidencia en nuestros análisis realizados en especies del Caribe mexicano, donde se encontró una relación negativa entre la macrobioerosión y el volumen junto con la densidad esquelética, indicando que las especies de coral con bajo volumen y baja densidad son más susceptibles a la actividad de macrobioerosionadores internos. Nuevamente, este hallazgo es particularmente crucial dado que la mayoría de los arrecifes del Caribe han transitado de estar dominados por especies y colonias de gran volumen (por ejemplo, *Orbicella* spp.) a estar dominados por especies y colonias más pequeñas (González-Barrios et al. 2021, Alvarez-Filip et al. 2022).

Existen diferencias sustanciales en el ensamblaje de especies que habitan los arrecifes entre el Pacífico y el Caribe mexicano (Medellín-Maldonado et al. 2016, Alvarez-Filip et al. 2013). Mientras que el Pacífico está predominantemente poblado por especies con morfología ramificada de bajo volumen, en el Caribe las especies presentan un orden de magnitud mayor en términos de volumen (ver Figura 3b y e). Esta variación en la composición de especies y sus volúmenes podría explicar las diferencias significativas en las tasas de macrobioerosión entre estas ecorregiones (ver Figura 2). Por otro lado, se ha observado que los arrecifes

afectados por fuentes externas de nutrientes, como las descargas de ríos y los escurrimientos fluviales, son más susceptibles al impacto de bioerosionadores (Edinger et al. 2000, Rice et al. 2020). Asimismo, se ha documentado que la disminución en el pH y la saturación de  $\Omega_{ar}$  incrementan las tasas de macrobioerosión interna (DeCarlo et al. 2015). En este sentido, la mayor tasa de macrobioerosión observada en los arrecifes del Pacífico sur mexicano en comparación con el Caribe puede explicarse por los altos niveles de nutrientes y el bajo pH, así como a la baja concentración de  $\Omega_{ar}$ , debido a la presencia de ríos cercanos a las unidades arrecifales y períodos de surgencias que acidifican el agua que rodea los arrecifes (Chapa-Balcorta et al. 2015). Además, estas mismas características (alta concentración de nutrientes y bajo pH) podrían ser indicativas de las diferencias en los taxones responsables de la macrobioerosión en las distintas ecorregiones (ver Figura 4). Por ejemplo, se ha encontrado una correlación entre el porcentaje de infestación de bivalvos como *Lithophaga* spp. y condiciones eutróficas (Glynn & Manzello 2015, Rice et al. 2020). De manera similar, las evidencias sugieren que las esponjas aumentan su actividad erosiva en ambientes acidificados (Schönberg 2002). Estos hallazgos son consistentes con lo observado en el Pacífico sur, donde la macrobioerosión estuvo dominada por esponjas (especies ramificadas) y moluscos (especies masivas), mientras que en el Caribe no se observó un patrón dominante.

Finalmente, la TC demostró ser una gran herramienta para el análisis de la macrobioerosión interna, especialmente en especies del género *Pocillopora* que, debido a su morfología ramificada y volumen reducido, difícilmente pueden ser analizadas empleando enfoques como el análisis de radiografías de lajas de coral que se obtienen del eje de máximo crecimiento de las colonias (Cosain-Díaz et al. 2021). Por otra parte, pese a que el empleo de radiografías, es un enfoque rápido y de bajo costo para medir el porcentaje de macrobioerosión interna, los cálculos derivados de este enfoque corresponden a un área significativamente reducida del total de la colonia (Medellín-Maldonado et al. 2022). Adicionalmente, debido a que en el POT, en comparación con otras áreas del mundo, el mayor porcentaje de macrobioerosión interna en *Pocillopora* es realizado por esponjas endolíticas (Nava & Carballo 2008, Glynn & Manzello, 2015), el análisis de la macrobioerosión interna de colonias de pocilopóridos por TC, se torna especialmente importante debido a que en la superficie de sus esqueletos no se observan señales de infestación por esponjas, como sucede en especies de coral que habitan el Caribe (Nava &

Carballo 2008). Debido a lo anterior, y pese a que la TC representa un enfoque costoso, es una herramienta en extremo útil, de hecho, el empleo de la TC es el único enfoque que permite cuantificar el volumen erosionado del interior de todas las secciones de la colonia, permitiendo hacer estimaciones más precisas, y produciendo resultados más confiables que aquellos obtenidos por otros enfoques (DeCarlo et al. 2015).

## 5. Referencias

6. Barkley, H. C., Cohen, A. L., Golbuu, Y., Starczak, V. R., DeCarlo, T. M., & Shamberger, K. E. (2015). Changes in coral reef communities across a natural gradient in seawater pH. *Science advances*, 1(5), e1500328.
7. Browne, N. K. et al. Predicting responses of geo-ecological carbonate reef systems to climate change: a conceptual model and review. In *Oceanography and Marine Biology: an annual review*. (ed. Hawkins, J, et al.) 229–370 (Taylor & Francis, 2021).
8. Cabral-Tena, R. A., Medellín-Maldonado, F., Granja-Fernández, R., González-Mendoza, T. M., & López-Pérez, A. (2023). Presupuesto de carbonato en el parche de arrecife de La Entrega, Oaxaca, Sur del Pacífico Mexicano. *Hidrobiológica*, 33(2).
9. Chapa-Balcorta, C., Hernandez-Ayon, J. M., Durazo, R., Beier, E., Alin, S. R., & López-Pérez, A. (2015). Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO<sub>2</sub> system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120(12), 7752-7770.
10. Cosain-Díaz, J. A., Tortolero-Langarica, J. D. J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Bautista-Guerrero, E., Antuna-Roman, D. M., Salazar-Silva, P., & Cupul-Magaña, A. L. (2021). Internal bioerosion in massive corals associated with reef communities in the northeastern tropical Pacific: The effect of intrinsic and extrinsic factors. *Ciencias marinas*, 47(1), 33-47.
11. DeCarlo, T. M., Cohen, A. L., Barkley, H. C., Cobban, Q., Young, C., Shamberger, K. E., ... & Golbuu, Y. (2015). Coral macrobioerosion is accelerated by ocean acidification and nutrients. *Geology*, 43(1), 7-10.
12. Dee, S., DeCarlo, T., Lozić, I., Nilsen, J., & Browne, N. K. (2023). Low bioerosion rates on inshore turbid reefs of Western Australia. *Diversity*, 15(1), 62.
13. Enochs, I. C., Manzello, D. P., Kolodziej, G., Noonan, S. H., Valentino, L., & Fabricius, K. E. (2016). Enhanced macroboring and depressed calcification drive net dissolution at high-CO<sub>2</sub> coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1842), 20161742.
14. Glynn, P. W., & Manzello, D. P. (2015). Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance. *Coral reefs in the Anthropocene*, 67-97.
15. Holmes, K. E., Edinger, E. N., Limmon, G. V., & Risk, M. J. (2000). Bioerosion of live massive corals and branching coral rubble on Indonesian coral reefs. *Marine Pollution Bulletin*, 40(7), 606-617.
16. Lange, I. D., Perry, C. T., & Alvarez-Filip, L. (2020). Carbonate budgets as indicators of functional reef “health”: A critical review of data underpinning census-based methods and current knowledge gaps. *Ecological Indicators*, 110, 105857.
17. Mallela, J., & Perry, C. T. (2007). Calcium carbonate budgets for two coral reefs affected by different terrestrial runoff regimes, Rio Bueno, Jamaica. *Coral reefs*, 26, 129-145.
18. aMedellín-Maldonado, F., Cruz-Ortega, I., Pérez-Cervantes, E., Norzogaray-López, O., Carricart-Ganivet, J. P., López-Pérez, A., & Alvarez-Filip, L. (2023). Newly deceased Caribbean reef-building corals experience rapid carbonate loss and colonization by endolithic organisms. *Communications Biology*, 6(1), 934.
19. bMedellín-Maldonado, F., Granja-Fernández, R., González-Mendoza, T. M., Garcia-Medrano, D., Cabral-Tena, R., Alvarez-Filip, L., & López-Pérez, A. (2023). Macrobioerosión de corales constructores de arrecifes y su impacto en la dinámica de carbonatos en los arrecifes de Huatulco, México. *Hidrobiológica*, 33(2).

20. Mollica, N. R., Guo, W., Cohen, A. L., Huang, K. F., Foster, G. L., Donald, H. K., & Solow, A. R. (2018). Ocean acidification affects coral growth by reducing skeletal density. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*(8), 1754-1759.
21. Nava, H., & Carballo, J. L. (2008). Chemical and mechanical bioerosion of boring sponges from Mexican Pacific coral reefs. *Journal of experimental Biology*, *211*(17), 2827-2831.
22. Perry, C. T., & Hepburn, L. J. (2008). Syn-depositional alteration of coral reef framework through bioerosion, encrustation and cementation: taphonomic signatures of reef accretion and reef depositional events. *Earth-Science Reviews*, *86*(1-4), 106-144.
23. Perry, C. T., Alvarez-Filip, L., Graham, N. A., Mumby, P. J., Wilson, S. K., Kench, P. S., ... & Macdonald, C. (2018). Loss of coral reef growth capacity to track future increases in sea level. *Nature*, *558*(7710), 396-400.
24. Reyes-Nivia, C., Diaz-Pulido, G., Kline, D., Guldborg, O. H., & Dove, S. (2013). Ocean acidification and warming scenarios increase microbioerosion of coral skeletons. *Global change biology*, *19*(6), 1919-1929.
25. Romanó de Orte, M., Koweek, D. A., Cyronak, T., Takeshita, Y., Griffin, A., Wolfe, K., ... & Caldeira, K. (2021). Unexpected role of communities colonizing dead coral substrate in the calcification of coral reefs. *Limnology and Oceanography*, *66*(5), 1793-1803.
26. Sammarco, P. W., & Risk, M. J. (1990). Large-scale patterns in internal bioerosion of Porites: cross continental shelf trends on the Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series*, 145-156.
27. Schönberg, C. H., Fang, J. K., Carreiro-Silva, M., Tribollet, A., & Wisshak, M. (2017). Bioerosion: the other ocean acidification problem. *ICES Journal of Marine Science*, *74*(4), 895-925.
28. Silbiger, N. J., Donahue, M. J., & Brainard, R. E. (2017). Environmental drivers of coral reef carbonate production and bioerosion: A multi-scale analysis. *Ecology*, *98*(10), 2547-2560.

## Capítulo IV. Microbioerosión

### Título: “Microbioerosión de las principales especies de corales constructoras de arrecifes en dos ecoregiones de México: Pacífico y Caribe”

#### 1. Introducción

Como hemos visto durante el desarrollo de este documento, el equilibrio de las fuerzas constructivas y destructivas en los arrecifes de coral se ha visto gravemente alterado en muchos arrecifes de todo el mundo debido a cambios inducidos por el hombre en la ecología de los arrecifes y el medio ambiente (Cornwall et al. 2021). Este desequilibrio ha provocado una disminución de la producción de  $\text{CaCO}_3$  por parte de los corales, pero, sobre todo, ha inducido al aumento excesivo de la eliminación de carbonatos debido a procesos destructivos, lo que ha provocado que los arrecifes entren en estados de baja producción de carbonatos o incluso a estados de erosión neta (Edinger et al 2000). Debido a la transición de estados positivos a negativos, en años recientes se han considerado a los procesos destructivos como los agentes modeladores de las condiciones de salud de los arrecifes de coral en términos de su producción de  $\text{CaCO}_3$  (Perry et al. 2018, Lloyd-Newman et al. 2023).

En general, a escalas globales se ha establecido que los peces y erizos desempeñan un papel preponderante en la macrobioerosión externa (Chazottes et al. 2002, Molina-Hernández et al. 2020), mientras que los moluscos y las esponjas son reconocidos como los principales agentes de macrobioerosión interna (DeCarlo et al. 2014, Medellín-Maldonado et al. 2023, ver Capítulo III). No obstante, existe un proceso adicional de erosión conocido como microbioerosión, la cual puede manifestarse tanto en la superficie como en el interior de los esqueletos de coral, y que ha recibido una atención comparativamente menor en relación con la macrobioerosión externa e interna (Browne et al. 2021). La microbioerosión se define como el proceso de destrucción química de las estructuras carbonatadas, generalmente localizado dentro del esqueleto de los corales, y llevado a cabo por diversos gremios de bioerosionadores, que incluyen microalgas, cianobacterias, hongos, bacterias y esponjas, los cuales generan perforaciones de tamaño menor a  $100\ \mu\text{m}$  (Tribollet 2002, Schönberg 2017). Los microbioerosionadores pueden invadir el esqueleto de los corales mediante dos procesos: 1) proliferación de las comunidades endolíticas (principalmente algas del género *Ostrobium*

spp.) por el aumento del espectro de luz derivado del blanqueamiento o mortalidad del tejido vivo (Fine et al. 2006), y/o 2) colonización de la superficie de los esqueletos por mortalidad parcial y total, resultando en una infestación hacia el interior del esqueleto de coral (Leggat et al. 2019).

En arrecifes sanos, la microbioerosión o disolución biológica como también es llamado este proceso erosivo (Schönberg 2017, Andersson y Gledhill 2013, Medellín-Maldonado et al. 2023), es un mecanismo crucial que facilita la reincorporación de iones carbonato a la columna de agua (Eyre et al 2014). No obstante, en arrecifes degradados, la actividad de los microbioerosionadores se intensifica, llegando a representar la fuerza principal de destrucción de  $\text{CaCO}_3$ , afectando la complejidad estructural de los arrecifes de coral (Davies y Hutchings 1983, Eyre et al 2014, Medellín-Maldonado et al. 2023). Los microbioerosionadores son el primer grupo en invadir los esqueletos de coral muertos y utilizan la disolución química para penetrar los esqueletos (Tribollet y Golubic 2011). Esta actividad reduce la densidad de los esqueletos de coral, lo que los vuelve más susceptibles a sufrir fragmentación por efectos mecánicos de las olas (Schönberg 2017). Los impactos de estresores globales, tales como la acidificación y el cambio climático, no solo aceleran la actividad de los microbioerosionadores (Reyes-Nivia et al. 2013, Leggat et al. 2019), sino que también pueden provocar mortalidades masivas en los corales, lo que aumenta el sustrato disponible para ser colonizado por diversos taxones de microbioerosionadores y, por ende, incrementando la cantidad de  $\text{CaCO}_3$  removido (Medellín-Maldonado et al. 2023).

A pesar del interés creciente en los últimos años por los estudios sobre la microbioerosión de los esqueletos de coral que han contribuido a colmar importantes lagunas de conocimiento en la comprensión de diversos aspectos de la dinámica de los carbonatos (Dee et al. 2023, Lloyd-Newman et al. 2023), aún persisten vacíos de información significativos, especialmente en lo que concierne a los sistemas arrecifales situados en las costas mexicanas (ver Tabla 1). Como resultado de esta brecha de conocimiento, los estudios que han llevado a cabo presupuestos de carbonatos en las regiones del Pacífico y Caribe mexicano han enfocado su atención en la actividad de bioerosionadores externos, como peces y erizos. A su vez, los escasos estudios que han considerado datos sobre microbioerosión los han obtenido principalmente de investigaciones realizadas en otras localidades y/o periodos

temporales, cuyas condiciones no necesariamente reflejan la situación actual de los arrecifes mexicanos (por ejemplo, Perry et al. 2017, Molina-Hernández et al. 2020, Cabral-Tena et al. 2023).

La escasa disponibilidad de datos sobre las tasas de microbioerosión se atribuye principalmente a la dificultad metodológica que implica su cuantificación en comparación con otros procesos erosivos (Lange et al. 2020). La mayoría de los estudios que han investigado la microbioerosión han empleado bloques experimentales de  $\text{CaCO}_3$ , los cuales se despliegan *in situ* en diversos arrecifes o en tratamientos experimentales (véase Tabla 1). Aunque este enfoque representa un método estandarizado y ofrece un marco de referencia temporal claro (duración del despliegue), el uso de bloques prístinos sin comunidades endolíticas preexistentes puede subestimar la tasa de microbioerosión (Enochs et al. 2021). Además, los estudios que han adoptado este método solo han utilizado bloques elaborados a partir de esqueletos de especies del género *Porites* (véase Tabla 1), dejando vacíos importantes de información en lo que respecta a otros géneros de coral.

Basándonos en las consideraciones expuestas en los párrafos anteriores y considerando la creciente relevancia de la microbioerosión como un agente primordial en la degradación de estructuras calcáreas en los arrecifes a escala global, hemos llevado a cabo la cuantificación de la pérdida de  $\text{CaCO}_3$  ocasionada por diversos microbioerosionadores en colonias de las especies de coral constructoras de arrecifes más prominentes en el Pacífico y el Caribe mexicano. Proponemos que la actividad de los microbioerosionadores será más intensa en especies con esqueletos de bajo volumen y alta porosidad, debido a que estos factores facilitan la entrada de luz al interior de los esqueletos, favoreciendo la proliferación de la comunidad de microbioerosionadores (Ricci et al. 2019, Pernice et al. 2020). Para este propósito, hemos adoptado un enfoque innovador que implica el análisis de colonias tanto vivas como recientemente muertas (~1 año) para calcular la disminución porcentual del  $\text{CaCO}_3$  antes y después de su fallecimiento. Este enfoque nos proporciona un marco de referencia relativamente claro y garantiza la presencia de comunidades endolíticas maduras en nuestras unidades de muestreo, lo que mejora la precisión de nuestros cálculos. Además, dadas las variaciones en la densidad y morfología de las especies examinadas, las tasas de

microbioerosión obtenidas en este estudio reflejan con mayor fidelidad los procesos observados en los ecosistemas arrecifales mexicanos.

**Tabla 1.** Tasas microbioerosión reportadas en todo el mundo. \*Por efectos de comparación, las estimaciones de Reyes-Nivia et al. (2013) y Leggat et al. (2019) se transformaron de  $\text{mg CaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$  y  $\text{g} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$  a  $\text{kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ , respectivamente. SEM= microscopía electrónica de barrido. TC= tomografía computarizada.

Referencia	Tipo de sustrato	Diseño y lugar	Tiempo de despliegue	de	Metodología	kg $\text{CaCO}_3 \text{m}^{-2} \text{año}^{-1}$
<i>Grange et al. 2015</i>	Coral blocks ( <i>Porites</i> sp.)	<i>In situ</i> Nueva Caledonia	1–12 meses		SEM	$0.93 \pm 0.04$
<i>Leggat et al. 2019</i>	Fragments ( <i>Pocillopora damicornis</i> and <i>Acropora aspera</i> )	mesocosmo	1–2 meses		Análisis de porosidad por micro-TC	19.00*
<i>Enochs et al. 2016</i>	Coral blocks ( <i>Porites</i> sp.)	<i>In situ</i> Palau	2 años		Densitometría por micro-TC	óptica $1.52 \pm 0.08$
<i>Enochs et al. 2021</i>	Coral blocks ( <i>Porites</i> sp.)	<i>In situ</i>	3–4 meses		Densitometría por micro-TC	óptica NA**
<i>Enochs et al. 2016</i>	Calcite blocks	<i>In situ</i>	1.8 años		Análisis de imágenes	$0.46 \pm 0.02$
<i>Reyes-Nivia et al. (2013)</i>	Colonies ( <i>Porites cylindrica</i> and <i>Isopora cuneata</i> )	mesocosmo	1 mes		Peso boyante	$4.92 \pm 0.3^*$
<i>Tribollet and Golubic 2005</i>	Coral blocks ( <i>Porites</i> sp.)	<i>In situ</i> Australia	1–3 años		SEM	$1.35 \pm 0.5$
<i>Tribollet et al. 2002</i>	Coral blocks ( <i>Porites</i> sp.)	<i>In situ</i> Australia	1 año		SEM	$1.34 \pm 0.74$
<i>Chazottes et al. 1995</i>	Coral blocks ( <i>Porites lobata</i> )	<i>In situ</i> Polinesia Francesa	1 año		SEM	$0.01 \pm 0.04$

Mallela and Perry <i>et al.</i> 2007	Recently colonies of species	dead of seven	<i>In situ</i> Jamaica	NA	SEM	0.17
Vogel <i>et al.</i> 2000	Different experimental substrates		<i>In situ</i> Australia	3–24 meses	SEM	0.27
Roik <i>et al.</i> 2018	Limestone blocks		<i>In situ</i> Mar rojo	6, 12 and 30 meses	Peso seco	0.61-0.96 Erosión neta.
Brown <i>et al.</i> 2021	Coral ( <i>Porites</i> sp.)	blocks	<i>In situ</i> Australia	1 año	Peso boyante	0.001
Dee <i>et al.</i> 2023	Coral ( <i>Porites lutea</i> )	blocks	<i>In situ</i> Australia	1 año	Volumétrico por medio de micro-TC	0.048 + 0.01
Newman <i>et al.</i> 2023	Coral ( <i>Porites lutea</i> )	blocks	<i>In situ</i> Chagos	1 año	Volumétrico por medio de micro-TC	0.18+ 0.02 (5 m) 0.31 + 0.01 (10 m)

## 2. Métodos

### 2.1 Colecta

La colecta de núcleos y fragmentos se realizó en las comunidades arrecifales donde se obtuvieron las muestras para obtener las características esclerocronológicas de los corales, (ver Capítulo I). Brevemente, la colecta en el Pacífico mexicano fue realizada en la unidad arrecifal Chahué situada en el Pacífico sur mexicano y perteneciente al complejo arrecifal de Bahías de Huatulco, Oaxaca. Por su parte, las colectas realizadas en el Caribe mexicano fueron hechas en dos zonas arrecifales emparejadas (arrecife posterior y frontal), situadas en la zona norte de la península de Yucatán y perteneciente al Sistema Arrecifal de Puerto Morelos, (ver detalles de las áreas de estudio en Capítulo 1). Para la colecta de las muestras en cada ecoregion se siguieron enfoques diferentes:

**Pacífico:** Empleando cincel y martillo, en 2019 se obtuvieron fragmentos de la especie *Pocillopora damicornis* del arrecife Chahué. Posterior a su colecta, todas las colonias fueron trasplantadas a viveros instalados en el mismo arrecife a una profundidad de ~4 m (consultar métodos en el Capítulo I para detalles sobre la configuración de los viveros). Como se

mencionó en el capítulo I, el propósito primordial de los viveros fue marcar diferentes colonias con alizarina para monitorear su crecimiento. Sin embargo, durante la ejecución de este experimento, se observó el fallecimiento de algunas colonias, lo que proporcionó una oportunidad para investigar la pérdida de  $\text{CaCO}_3$  debido a la microbioerosión. Las colonias fallecidas fueron retiradas aproximadamente un año después de su deceso con un margen de error de  $\pm 1$  mes.

**Caribe:** Nuestros estudios en el Caribe mexicano se desarrollaron en el contexto de un brote de la enfermedad de pérdida de tejido de coral duro (SCTLD, por sus siglas en inglés), que desencadenó un evento de mortalidad masiva en diversas especies de coral (Estrada-Saldívar et al. 2019). Esta situación brindó una oportunidad única, similar a la observada en el Pacífico, para investigar los efectos de la microbioerosión en los esqueletos recién fallecidos. Además, dada la continuidad de nuestros estudios en el área (véase Estrada-Saldívar et al. 2020, Molina-Hernández et al. 2022, Alvarez-Filip et al. 2022), pudimos determinar con precisión la fecha de mortalidad de diversas colonias de múltiples especies, con un margen de error de  $\pm 15$  días.

Con el fin de evaluar la pérdida de masa de carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ) debido a la microbioerosión en los esqueletos de coral después de su muerte, recolectamos fragmentos de colonias y núcleos de coral de cuatro especies prominentes en los arrecifes del Caribe mexicano: *Diploria cylindrus*, *Pseudodiploria strigosa*, *Siderastrea siderea* y *Orbicella faveolata*.

Se emplearon dos enfoques de muestreo distintos, considerando que previamente se habían obtenido muestras de *D. cylindrus* en 2015, antes del brote de la enfermedad (Cruz-Ortega et al. 2020). Por lo tanto, en el presente estudio, reutilizamos y analizamos estas muestras anteriores, además de recolectar muestras de las mismas colonias en dos momentos posteriores: 1 año después del evento de mortalidad masiva total (2019) y 2 años después del evento (2020; ver Tabla 2). Respecto a las otras especies (*P. strigosa*, *S. siderea* y *O. faveolata*), se tomaron muestras de colonias tanto vivas como muertas en 2020 (ver Tabla 2). En todas las muestras de colonias muertas, independientemente de la especie, se observó una exposición de 2 años al medio ambiente después de su fallecimiento.

## 2.2 Cambios en la densidad ( $\text{g} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-3}$ )

**Pacífico (especies con morfología ramificada):** Empleando un Dremel (100 Series Rotary Tool), equipado con disco de diamante, procedimos a realizar cortes laterales en las ramas de colonias vivas y muertas de *P. damicornis* hasta alcanzar las marcas de alizarina previamente aplicadas durante el trasplante a los viveros (una marca aplicada en 2018 y otra en 2019). Posteriormente, se seccionaron los segmentos de esqueleto que se extendía entre líneas de alizarina correspondientes al crecimiento del año 2018 y el segmento que se extendía desde la última línea teñida hasta el ápice de la ramificación indicando el crecimiento del año 2019. Se recolectaron aproximadamente 3 segmentos por cada colonia, abarcando diversas trayectorias de las ramas, tanto laterales como centrales. Aunque contamos con datos de densidad obtenidos mediante densitometría óptica a partir de imágenes de tomografía computarizada (ver Capítulo 1), se optó por estimar la densidad de los esqueletos vivos y muertos mediante el método de volumen desplazado para cada segmento (Brown y Scoffin, 1986, Medellín-Maldonado et al. 2016). Esto se debió a que en las imágenes de tomografía computarizada solo se escanearon colonias de *Pocillopora* spp que fueron colectadas vivas. Por lo tanto, el empleo de dos metodologías diferentes introduce un nivel adicional de incertidumbre en nuestras comparaciones de densidad entre colonias vivas y muertas.

**Caribe (especies con morfología masiva):** Cada fragmento y núcleo de coral procedente de colonias vivas y muertas fue seccionado en lascas de 9 mm de espesor siguiendo el eje de crecimiento principal, utilizando una sierra para roca equipada con un disco de diamante. Posteriormente, todas las lascas fueron sometidas a un proceso de secado en una estufa a una temperatura de 60 °C durante un período de 48 horas. En marzo de 2020, se procedió a la radiografía de todas las lascas utilizando un sistema de rayos X CR Medical Systems (GE-Healthcare, Chicago, IL, EE. UU.). Las lascas fueron orientadas longitudinalmente en filas para facilitar el escaneo radiográfico, disponiendo de 2 a 3 lascas por fila y alternando entre lascas vivas y muertas en cada escaneo. Los parámetros utilizados para cada escaneo consistieron en una tensión de 55 kV y una corriente de 6 mA para todas las exposiciones, mientras que el tamaño de píxel empleado fue de 100  $\mu\text{m}$ . Durante el proceso de escaneo, cada placa fue acompañada por un estándar de aragonita, consistente en una cuña de espesor y densidad conocidos ( $2.83 \text{ g}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{cm}^{-3}$ ), conforme a la metodología descrita por Carricart-Ganivet y Barnes (2007).

Finalmente, las diferencias entre la densidad de los esqueletos de corales vivos y muertos, evaluadas mediante peso boyante (para las especies con morfología ramificada) y densitometría óptica (para las especies con morfología masiva), se interpretaron como el reflejo de la actividad de microbioerosionadores durante el período en que las colonias estuvieron muertas en el arrecife. Es importante destacar que el uso de este enfoque incluye la pérdida de material calcáreo debida a la disolución química ocasionada por bajos niveles de pH (Schönberg et al. 2017). De hecho, solo las aproximaciones volumétricas por SME y micro-TC (ver Tabla 1), son capaces de identificar marcas exclusivamente atribuibles a microbioerosionadores, no obstante, están sujetas a la resolución de sus análisis por lo que los mismos autores manifiestan subestimaciones en sus tasas (Silbiger et al. 2017, Enochs et al. 2016). Así, en adelante se debe tener en cuenta que la pérdida de densidad que reportamos abarca los procesos de disolución química y no solo los causados por la actividad microbioerosionadores.

### **2.3 Análisis**

Debido a la estructura de datos compleja derivada de los análisis previos, donde los datos de densidad representan medidas anuales obtenidas de fragmentos o núcleos de coral que contienen múltiples registros anuales (3 a 6 por colonia ramificada y de 6 a 38 por colonia masiva), nuestra investigación adoptó un enfoque jerárquico similar al empleado en estudios previos con estructuras de datos comparables (por ejemplo, Castillo et al., 2011, 2012).

Para abordar esta compleja estructura jerárquica, se utilizó un modelo lineal mixto (LMM) con efectos de intersección aleatoria y estructuras de correlación residual para modelar la densidad esquelética en función del estado de la colonia (viva o muerta). Además, se consideró el año de cada banda de crecimiento anual como un factor fijo para examinar las diferencias en la densidad esquelética a lo largo de los fragmentos y núcleos de coral, desde la superficie hasta las áreas más profundas del esqueleto. La identidad de la colonia, el área del arrecife (posterior o anterior) y la tasa de extensión anual fueron tratadas como efectos aleatorios. Este enfoque permite distinguir las unidades de observación (valores de densidad anual) de las unidades de muestreo (fragmentos y núcleos), reconociendo la variación existente dentro de las unidades de muestreo y abordando la estructura de autocorrelación

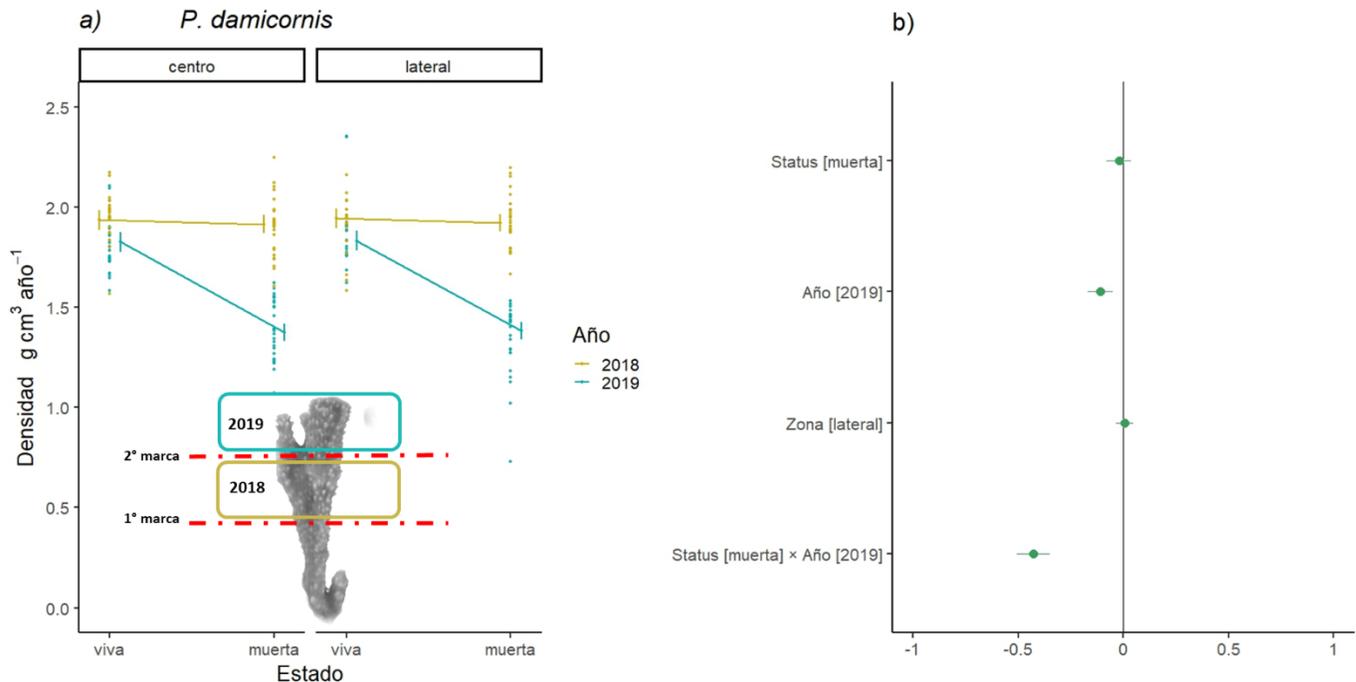
temporal inherente a dichos datos. Todos los modelos fueron construidos utilizando el paquete lme4 en R.

Se aplicó un LMM separado para cada especie de coral debido a la utilización de diferentes diseños de muestreo y metodologías para derivar su densidad. Además, las diferencias en la estructura esquelética y la estrategia de crecimiento de cada especie probablemente aumenten las incertidumbres del modelo al agrupar todos los datos en un solo modelo. La bondad de ajuste de cada LMM fue evaluada utilizando el paquete DHARMA mediante un análisis de residuos. Para examinar las diferencias en la densidad esquelética entre colonias vivas y muertas, se realizó un análisis de varianza (pruebas de chi-cuadrado de Wald tipo II) para cada modelo utilizando la función Anova del paquete car. Dado que el modelo de *D. cylindrus* incluía tres niveles de muestreo (colonias vivas, 1 año después de la muerte de la colonia y 2 años después de la muerte de la colonia), se empleó una prueba de contrastes individuales utilizando el paquete lsmeans para evaluar las diferencias entre los tres niveles.

### 3. Resultados

Nuestro análisis reveló evidencia sólida de una disminución sustancial en la densidad de las colonias de coral después de su mortalidad, tanto para la especie analizada en el Pacífico mexicano (Fig. 1), como para tres de las cuatro especies estudiadas en el Caribe mexicano (Fig. 2). Estos hallazgos son concluyentes para establecer que la tasa de microbioerosión ejerce un papel determinante en el balance de carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ) en los arrecifes de México.

El LMM de la especie *P. damicornis* indicó que la densidad esquelética fue significativamente menor en colonias muertas respecto a las colonias vivas de esta especie ( $\chi^2 = 117.34$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.01$ ). No obstante, esta diferencia en densidad solo fue atribuible a la sección apical de las ramas correspondiente al crecimiento del 2019 ( $\chi^2 = 113.68$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.01$ ) (Fig. 2). Por último, observamos que la pérdida de densidad no está relacionada con el posicionamiento de la rama respecto a la colonia (centro vs lateral) ( $\chi^2 = 0.10$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.74$ ) (Fig. 2b).



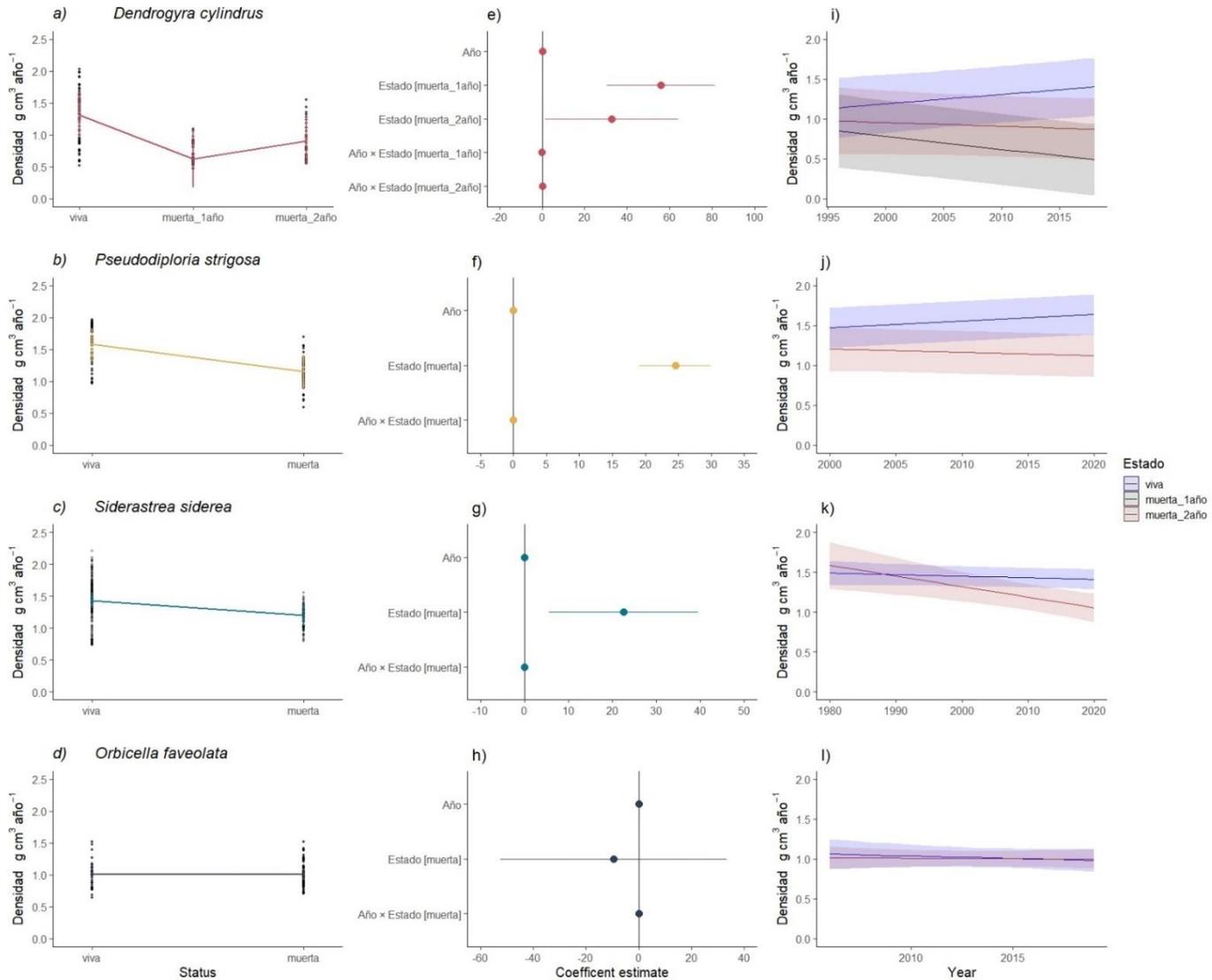
**Figura 1.** Cambio total de la densidad esquelética ( $\text{g}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{cm}^{-3}\cdot\text{año}^{-1}$ ) después de dos años de exposición. **a)** Cambio de densidad de las ramas de *P. verrucosa* analizadas. Los puntos de color representan la densidad de cada rama analizada. Los puntos azules representan el  $\text{CaCO}_3$  secretado durante el 2019, mientras que los puntos de color dorado indican el  $\text{CaCO}_3$  acumulado durante el 2018. Nótese que nuestros análisis incluyeron ramas con diferentes ejes de crecimiento (central y lateral). **b)** Estimaciones de los coeficientes y los intervalos de confianza de los modelos lineales mixtos (LMM). Los puntos representan la pendiente promedio de cada modelo y las líneas representan el coeficiente e indican los IC del 95%. Las pendientes son significativamente diferentes de cero si sus IC del 95% no se superponen con la línea continua vertical centrado en cero. Todos los gráficos se derivaron de las estimaciones de tendencias lineales del LMM.

Asimismo, los LMM individuales ajustados para cada una de las especies del Caribe mexicano mostraron que la densidad esquelética fue significativamente menor después de la mortalidad en *D. cylindrus* ( $\chi^2 = 14.07$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.01$ ), *P. strigosa* ( $\chi^2 = 10.86$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.01$ ) y *S. siderea* ( $\chi^2 = 6.02$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.01$ ). Sin embargo, *O. faveolata* fue la única especie en la que no se observaron diferencias significativas entre la densidad esquelética de colonias vivas y muertas ( $\chi^2 = 0.009$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.92$ ; ver Fig. 2).

Para *D. cylindrus*, también pudimos explorar la progresión de la pérdida de densidad esquelética utilizando datos de los dos períodos de muestreo posteriores al evento de mortalidad de las colonias. Encontramos diferencias significativas en la densidad de las colonias antes y después de su muerte (1 año después de la muerte,  $z = 10.79$ ,  $p < 0.01$ ; 2 años

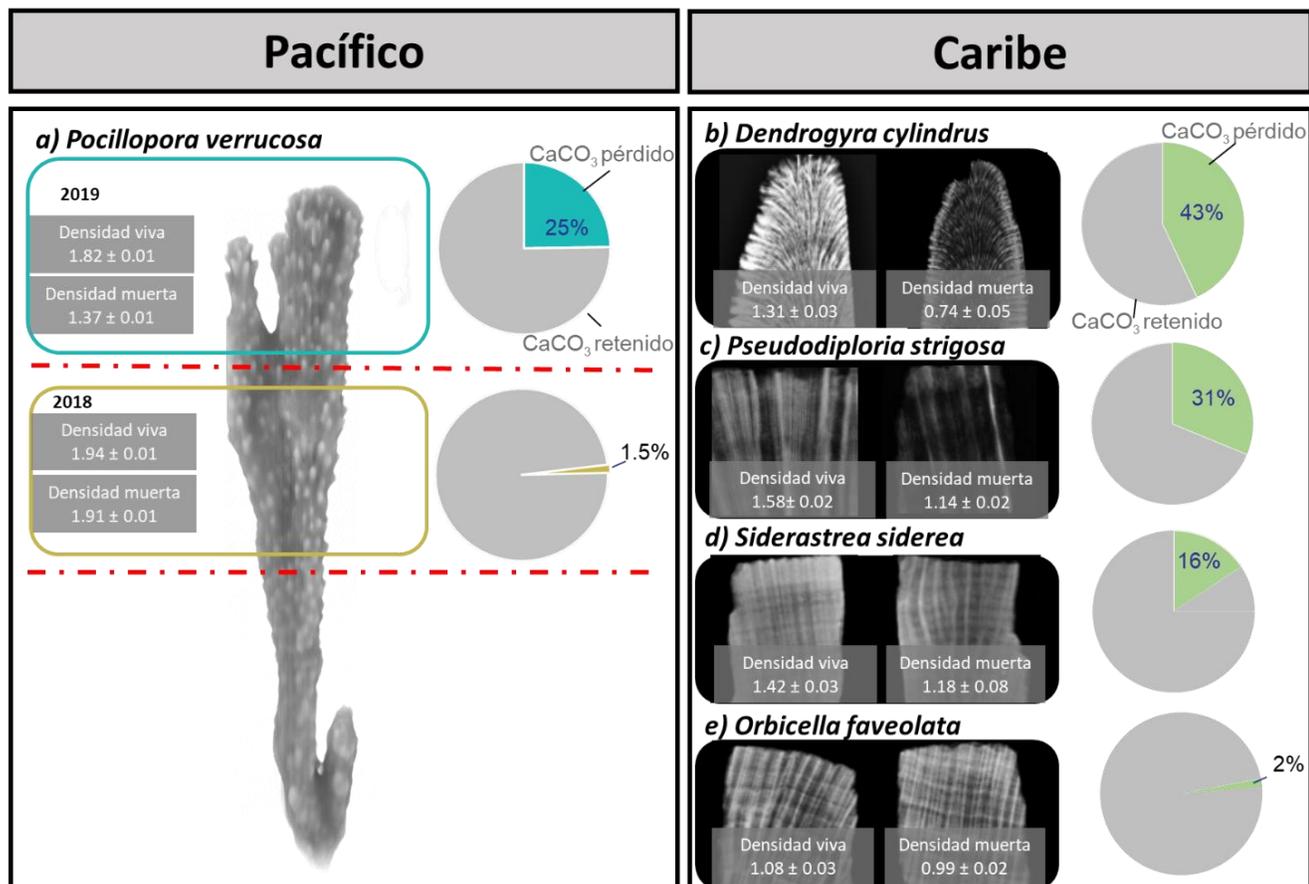
después de la muerte,  $z = 6.58$ ,  $p < 0.01$ ). Sin embargo, no se encontraron diferencias en la densidad entre las colonias 1 año después de la muerte y 2 años después de la muerte ( $z = -2.27$ ,  $p \leq 0.06$ ; ver Fig. 2 a, e, i), sugiriendo que el cambio más pronunciado se produjo durante el primer año después de la mortalidad.

Los modelos LMM creados para cada especie también revelaron una relación altamente significativa entre las posiciones en toda la colonia (cambios progresivos de bandas de densidad recientes a bandas más antiguas) y su estado (vivo o muerto) para *D. cylindrus* ( $\chi^2 = 19.40$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.01$ ), *P. strigosa* ( $\chi^2 = 864.35$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.01$ ) y *S. siderea* ( $\chi^2 = 6.99$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.01$ ). Estos hallazgos indican que la tasa de pérdida de densidad en las colonias muertas disminuyó desde la superficie de las colonias hacia las áreas más profundas del esqueleto (Fig. 2 i-k). Tendencia similar a lo observado en las ramas de *P. damicornis*. Nuevamente este efecto no fue observado en la especie *O. faveolata* ( $\chi^2 = 0.19$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.66$ ; Fig. 2l).



**Figura 2.** Los gráficos de la izquierda (a – d) muestran el cambio de masa absoluto entre colonias vivas y muertas. Los puntos indican los valores de densidad anual calculados para cada especie según su estado (viva o muerta). Las líneas negras sobre los puntos indican los IC del 95 %. Los gráficos centrales (e – h) muestran las estimaciones de coeficientes y los intervalos de confianza de los modelos lineales mixtos (LMM). Los puntos representan la pendiente promedio de cada modelo y las líneas representan el coeficiente e indican los IC del 95%. Las pendientes son significativamente diferentes de cero si sus IC del 95% no se superponen con la línea continua vertical centrado en cero. Los gráficos de la derecha (i – l) muestran tendencias para cada especie en cuanto a cambios en la densidad en diferentes secciones de las colonias (los años actuales se refieren a secciones poco profundas de la colonia; los años más antiguos indican secciones más profundas del esqueleto). El sombreado representa los IC del 95 %. Todos los gráficos se derivaron de las estimaciones de tendencias lineales del LMM.

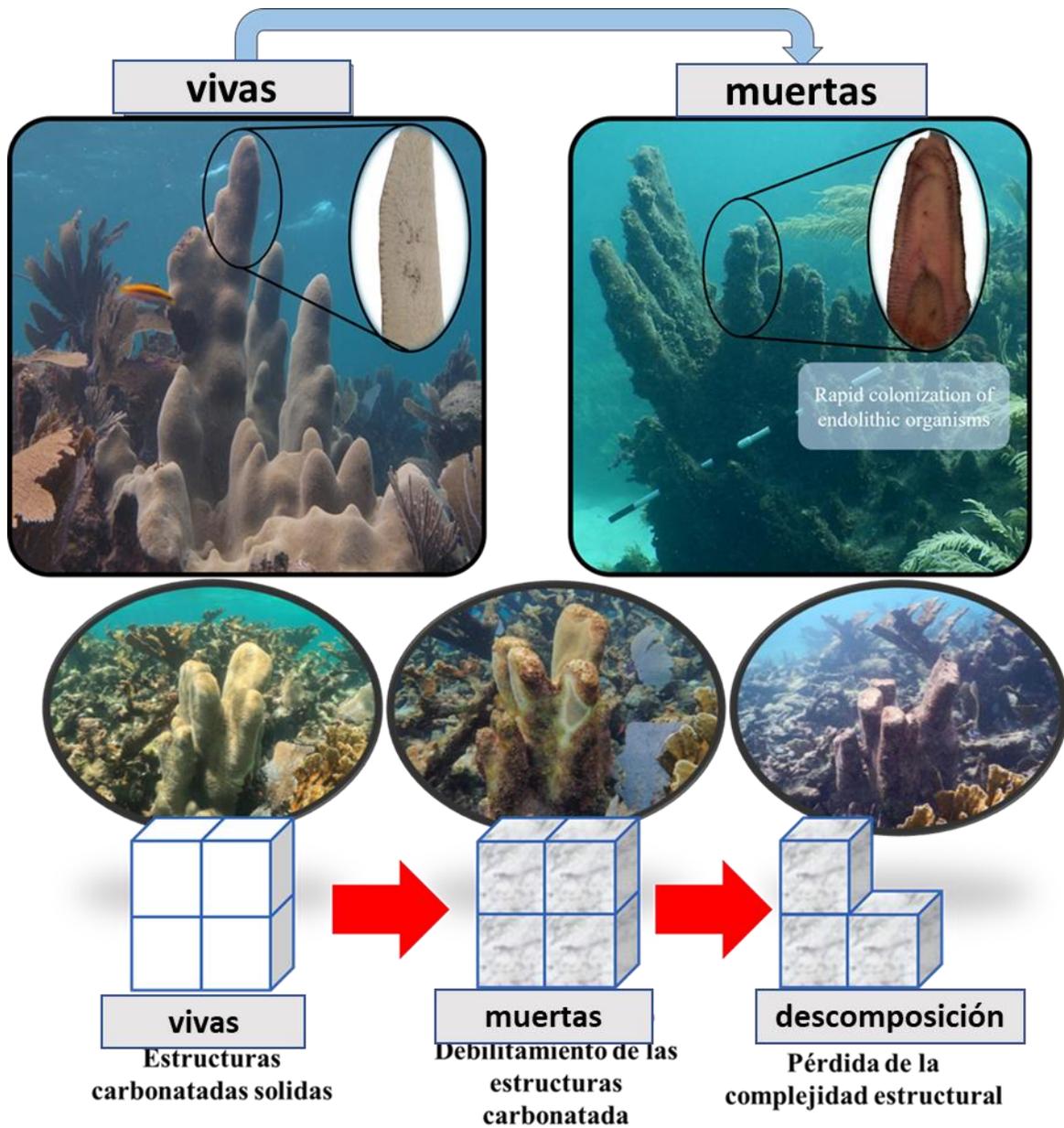
En resumen, en el Pacífico mexicano observamos una disminución del 18.23% de la masa de  $\text{CaCO}_3$  en las colonias de *P. damicornis* muertas en comparación con las vivas (Fig. 3 a). En cuanto a las especies del Caribe, *D. cylindrus* mostró una pérdida porcentual del 43.76% de  $\text{CaCO}_3$  un año después de su muerte, manteniéndose este porcentaje sin cambios significativos dos años después del fallecimiento de las colonias (Fig. 3 b). Las colonias fallecidas de *P. strigosa* y *S. siderea* exhibieron pérdidas del 31.32% y 16.34% en densidad, respectivamente, en comparación con sus contrapartes vivas (Fig. 3 c-d).



**Figura 3.** Pérdida de densidad (%)  $\text{CaCO}_3$  en los esqueletos muertos analizados. **a)** Comparación de la pérdida de densidad porcentual en diferentes secciones de las ramas de *P. damicornis* analizadas. El recuadro verde indica la pérdida de la masa de  $\text{CaCO}_3$  secretado durante el 2019, mientras que el recuadro dorado indica la pérdida de masa del  $\text{CaCO}_3$  acumulado durante el 2018. **b)** Comparación de imágenes de rayos X y valores medios de densidad anual de todas las losas obtenidas de colonias de corales vivos versus muertas de cada especie analizada en este estudio. Las imágenes de rayos X muestran que las colonias vivas tienen áreas de mayor densidad que las de las colonias muertas. Estos cambios se utilizaron para obtener un indicador global de pérdida de  $\text{CaCO}_3$  para cada especie.

#### **4. Discusión**

Nuestros resultados revelan pérdidas significativas en la densidad de las colonias de coral muertas luego de la exposición del esqueleto y brindan información cuantitativa sobre cómo la cubierta de coral vivo previene la pérdida de la matriz del arrecife y con qué rapidez se erosionan los esqueletos de coral una vez que quedan expuestos. Este hallazgo es particularmente relevante en el contexto de eventos de mortalidad masiva, como los ocurridos recientemente en los arrecifes del Pacífico mexicano luego de un evento de blanqueamiento de coral masivo sin precedentes (López-Pérez et al. 2024). O la mortalidad masiva desencadenada luego de un brote de la enfermedad SCTLN durante el 2019 en los arrecifes del Caribe mexicano (Alvarez-Filip et al. 2019). Esto es particularmente alarmante dado que la pérdida de densidad hace que los esqueletos de coral sean más susceptibles a otras fuerzas destructivas como la erosión mecánica y química (Schönberg et al. 2017). Por ejemplo, los esqueletos de coral fallecidos y, por tanto, debilitados, son más vulnerables a la fragmentación después de las tormentas tropicales y es probable que sean rápidamente erosionados por los macrobioerosionadores y/o impactados por la disolución química (Le Campion-Alsumard et al. 1995). A largo plazo, y considerando el escenario anteriormente planteado, el resultado neto de la pérdida de densidad del esqueleto observado en este estudio en las colonias muertas implica una reducción en la complejidad estructural del marco del arrecife, lo que probablemente afectará los servicios ecosistémicos de los arrecifes de coral mexicanos (Fig. 4).



**Figura 4.** Ejemplo sobre el proceso de colonización de los organismos microbioerosionadores y posterior descomposición de los esqueletos muertos. Nótese como las muestras de esqueleto seccionado de colonias vivas no presentan bandas de crecimiento, mientras que las secciones de esqueletos muertos muestran signos de proliferación intensa de microerosionadores endolíticos (bandas de color café marrón y secciones rosadas).

El cambio de densidad observado en los esqueletos de coral muertos en este estudio se debió a un aumento en la microbioerosión luego de la pérdida de la cubierta protectora del tejido vivo (Kline et al. 2019). La pérdida del tejido vivo en los corales provocó cambios en la

composición de la comunidad microendolítica de una que interactuaba positivamente con el coral a una comunidad puramente erosionante (Ricci et al. 2019, Pernice et al. 2020). Estos cambios en la comunidad, fueron fácilmente identificados cuando seccionamos los esqueletos muertos. La mayoría de las lajas, provenientes de esqueletos muertos presentaban bandas con coloraciones que iban desde verdes-marrón hasta rosadas, señal inequívoca de densidades altas de organismos endolíticos (Ricci et al. 2019). Por esta razón creemos que la pérdida de densidad fue impulsada por dos procesos. En primer lugar, la superficie de los esqueletos muertos fue rápidamente cubierta por una biopelícula, la cual provocó que organismos de diferentes taxones colonizarán el interior de los esqueletos (Leggat et al. 2019). En segundo lugar, las comunidades endolíticas microbianas preexistentes dentro de los esqueletos (p. ej., microalgas, bacterianas y hongos) florecieron debido al aumento del espectro de luz que penetró el esqueleto desnudo (Pernice et al 2020). Estos dos procesos impulsaron procesos biogeoquímicos bien conocidos que producen CO<sub>2</sub>, como la descomposición de la materia orgánica producida por la alta densidad de organismos endolíticos y la respiración de los mismos, disminuyendo el estado de saturación de los minerales carbonato (es decir, aragonita), al reducir el pH al interior del esqueleto, lo que ocasiona su disolución (Reyes-Nivia et al. 2013, Romanó de Orte 2021).

Descubrimos que la tasa de pérdida de densidad varía entre especies. La explicación más probable para esta variación se relaciona con diferencias en las formas de crecimiento y el volumen de las colonias (Van Woesik et al. 2013). Por ejemplo, las especies con menor volumen representadas por las morfologías ramificada (*P. verrucosa*), y columnar (*D. cylindrus*) sufrieron la mayor pérdida de masa en comparación con especies que poseen morfología masiva y submasiva (Fig. 2 A y B). Sospechamos que el volumen de las colonias influye en la penetración del espectro de luz en el interior del esqueleto y por tanto limita la colonización de los organismos microerosionadores ( Van Woesik et al. 2013, Pernice et al. 2019). Por tanto, las colonias con volúmenes pequeños favorecerán la creación de micronichos y la infestación de las comunidades endolíticas será acelerada (Ricci et al. 2019). Esta hipótesis explica por qué no encontramos ningún cambio en la densidad de los esqueletos de *O. faveolata*, ya que las colonias de esta especie de morfología masiva, puede alcanzar volúmenes hasta dos órdenes de magnitud mayores que los de otras especies (Weil y Knowlton 1994). Estos resultados sugieren que la tasa de erosión del marco arrecifal

depende principalmente de las especies presentes en cada arrecife. Las comunidades de coral dominadas por una mayor abundancia de especies de bajo volumen (es decir, corales ramificados, foliosos, columnares y submasivos) tenderán a disolverse más rápido que los arrecifes dominados por especies masivas. De ser ciertas estas sospechas, junto con nuestras observaciones del capítulo III, donde la macrobioerosion también sucede en mayor proporción en corales de bajo volumen, los arrecifes del Pacífico mexicano son altamente susceptibles a transitar de estados de acumulación de  $\text{CaCO}_3$  a estados erosivos después de un evento de mortalidad masiva, debido a que son habitados casi exclusivamente por corales de bajo volumen (morfología ramificada).

Observamos que la pérdida de masa fue mayor cerca de la superficie de la colonia y disminuyó hacia las áreas más profundas de los núcleos y fragmentos. Esta tendencia fue más evidente en *D. cylindrus*, aunque también ocurrió en *P. strigosa* y *S. siderea* (Fig. 2 i, j y k). Las tasas de erosión más altas en la superficie de la colonia también podrían estar relacionadas con la disponibilidad de luz y el volumen de la colonia, ya que estos factores favorecen el crecimiento de organismos microperforadores (Pernice et al. 2019). Por ejemplo, los pilares característicos de *D. cylindrus* tienen menos volumen en las zonas apicales y mayor volumen en sus bases, lo que podría explicar por qué esta especie mostró la mayor diferencia en densidad entre muestras vivas y muertas de las zonas superficiales de la colonia. Nuestros hallazgos también indican que la disolución puede ocurrir hasta ~7 cm. Sin embargo, el identificar a los agentes específicos que desencadenan la disolución de  $\text{CaCO}_3$  en las diferentes secciones de los esqueletos muertos está fuera del alcance de este estudio. No obstante, la evidencia de estudios previos sugiere que la disolución es función de la capacidad de penetración de los organismos microperforadores (Tribollet y Golubic 2011, Grange et al. 2015). Aunque la mayor biomasa de microbioerosionadores se ha reportado a unos pocos milímetros de la superficie (~4 mm) (Tribollet 2008), estas observaciones se han realizado en bloques prístinos construidos a partir de esqueletos de coral y bivalvos (Tabla 1). Por lo tanto, la capacidad de penetración puede subestimarse con los bloques, ya que estas estructuras experimentales reflejan solo comunidades jóvenes que crecen en nuevos sustratos que requieren tiempo para llegar a áreas más profundas (Tribollet y Golubic 2005, Tribollet 2007, Pernice et al. 2019). Además, la rápida colonización de la superficie en sustratos

prístinos interfiere con la colonización de comunidades endolíticas en áreas más profundas (Enochs et al. 2016).

Nuestros hallazgos también sugieren que la disolución de los esqueletos de coral no ocurre linealmente a lo largo del tiempo (Grange et al 2015). Seguimos los cambios de densidad en las mismas colonias de *D. cylindrus* durante el período de estudio y descubrimos que la disolución esquelética se detuvo después de un año (Fig. 2 a). Esta observación es consistente con las de estudios previos que indican que la tasa de disolución impulsada por la actividad microbiológica no aumenta con el tiempo y, en cambio, alcanza una meseta un año después de la implementación del sustrato (Tribollet y Golubic 2005, Tribollet 2008, Grange et al 2015). Este patrón se ha explicado a partir de la sucesión de comunidades endolíticas, que es muy dinámica en el tiempo. Durante los primeros 10 meses de esta sucesión dominan los procesos de microerosión debido a la rápida proliferación de cianobacterias, principalmente *Ostreobium* sp. (Tribollet y Golubic 2005, Grange et al. 2015). Pasado este tiempo, el asentamiento de organismos, como las algas coralinas crustosas, en la superficie de las colonias muertas limita los recursos necesarios para la proliferación de organismos endolíticos, principalmente debido a la interferencia lumínica que favorece la cementación al interior del esqueleto (Manzello et al. 2008). Sin embargo, la evidencia de cementación en esqueletos de coral durante períodos cortos sigue sin estar clara. Por otro lado, Enoch et al. (2021) no observaron disolución de carbonatos en sustratos experimentales, a pesar de que los sustratos se implementaron en arrecifes acidificados en el Pacífico oriental. En cambio, estos autores observaron ganancias en la densidad del sustrato después de dos años de implementación. Los autores no descartaron que los procesos de disolución pudieran haber precedido a la cementación. Estos resultados contrastantes sugieren que los procesos de disolución ocurren en escalas temporales cortas seguidas de procesos de cementación, lo que puede explicar nuestras observaciones en fragmentos de *D. cylindrus*.

Nuestro estudio es el primero en adoptar un enfoque basado en el análisis de colonias adultas para medir la pérdida de masa *in situ* después de la muerte de la colonia. Este enfoque captura los efectos de los procesos erosivos en colonias adultas sujetas a una sucesión ecológica de comunidades endolíticas prolongada que los sustratos experimentales no han podido capturar (Grange et al. 2015). Por ejemplo, la infestación de comunidades endolíticas en bloques

experimentales prístinos sólo puede ocurrir de afuera hacia adentro. Por el contrario, como explicamos en los párrafos anteriores, en las colonias de corales adultos recientemente fallecidas, esta infestación también puede ser de adentro hacia afuera debido a comunidades preexistentes que florecen dentro de los esqueletos (Leggat et al. 2019, Pernice et al. 2019, Ricci et al. 2019). Estos dos procesos impulsan el aumento de las comunidades de bacterias y algas que colonizan los esqueletos muertos afectando el equilibrio entre la fotosíntesis y la respiración, y entre la calcificación y la disolución, favoreciendo así los procesos erosivos, particularmente los que ocurren durante la noche (Pernice et al. 2019). Si bien nuestro enfoque basado en el análisis de muestras obtenidas de diferentes partes de la colonia (*D. cylindrus*) o incluso de diferentes colonias (el resto de especies analizadas), representa un sesgo (Reed et al. 2021). Nuestros modelos tomaron en cuenta esta fuente de variación y no se observó, que la identidad de la colonia ejerciera un efecto significativo.

Finalmente, nuestros hallazgos resaltan la importancia de incluir los procesos biológicos y químicos de la disolución del  $\text{CaCO}_3$  en los balances de carbonatos (Lange et al. 2020), especialmente porque los impactos del calentamiento global, la acidificación de los océanos y las enfermedades mejoran los procesos de disolución y aumentan la disponibilidad de sustratos para la colonización por microerosionadores (Tribollet et al. 2019).

## 5. Referencias

6. Alvarez-Filip, L., Estrada-Saldívar, N., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A., & González-Barrios, F. J. (2019). A rapid spread of the stony coral tissue loss disease outbreak in the Mexican Caribbean. *PeerJ*, 7, e8069.
7. Alvarez-Filip, L., González-Barrios, F. J., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A., & Estrada-Saldívar, N. (2022). Stony coral tissue loss disease decimated Caribbean coral populations and reshaped reef functionality. *Communications Biology*, 5(1), 440.
8. Andersson, A. J., & Gledhill, D. (2013). Ocean acidification and coral reefs: effects on breakdown, dissolution, and net ecosystem calcification. *Annual review of marine science*, 5, 321-348.
9. Browne, N. K. et al. Predicting responses of geo-ecological carbonate reef systems to climate change: a conceptual model and review. In *Oceanography and Marine Biology: an annual review*. (ed. Hawkins, J, et al.) 229–370 (Taylor & Francis, 2021).
10. Cornwall, C. E., Comeau, S., Kornder, N. A., Perry, C. T., van Hooidek, R., DeCarlo, T. M., ... & Lowe, R. J. (2021). Global declines in coral reef calcium carbonate production under ocean acidification and warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(21), e2015265118.
11. Dee, S., DeCarlo, T., Lozić, I., Nilsen, J., & Browne, N. K. (2023). Low bioerosion rates on inshore turbid reefs of Western Australia. *Diversity*, 15(1), 62.
12. Edinger, E. N., Limmon, G. V., Jompa, J., Widjatmoko, W., Heikoop, J. M., & Risk, M. J. (2000). Normal coral growth rates on dying reefs: are coral growth rates good indicators of reef health?. *Marine Pollution Bulletin*, 40(5), 404-425.

13. Enochs, I. C., Toth, L. T., Kirkland, A., Manzello, D. P., Kolodziej, G., Morris, J. T., ... & Aronson, R. B. (2021). Upwelling and the persistence of coral-reef frameworks in the eastern tropical Pacific. *Ecological Monographs*, 91(4), e01482.
14. Estrada-Saldívar, N., Jordán-Dalhgren, E., Rodríguez-Martínez, R. E., Perry, C., & Alvarez-Filip, L. (2019). Functional consequences of the long-term decline of reef-building corals in the Caribbean: evidence of across-reef functional convergence. *Royal Society Open Science*, 6(10), 190298.
15. Eyre, B. D., Andersson, A. J., & Cyronak, T. (2014). Benthic coral reef calcium carbonate dissolution in an acidifying ocean. *Nature Climate Change*, 4(11), 969-976.
16. Fine, M., Roff, G., Ainsworth, T. D., & Hoegh-Guldberg, O. (2006). Phototrophic microendoliths bloom during coral “white syndrome”. *Coral reefs*, 25, 577-581.
17. Kline, D. I., Teneva, L., Okamoto, D. K., Schneider, K., Caldeira, K., Miard, T., ... & Hoegh-Guldberg, O. (2019). Living coral tissue slows skeletal dissolution related to ocean acidification. *Nature ecology & evolution*, 3(10), 1438-1444.
18. Leggat, W. P., Camp, E. F., Suggett, D. J., Heron, S. F., Fordyce, A. J., Gardner, S., ... & Ainsworth, T. D. (2019). Rapid coral decay is associated with marine heatwave mortality events on reefs. *Current Biology*, 29(16), 2723-2730.
19. López-Pérez, A., Granja-Fernández, R., Ramírez-Chávez, E., Valencia-Méndez, O., Rodríguez-Zaragoza, F. A., González-Mendoza, T., & Martínez-Castro, A. (2024, April). Widespread Coral Bleaching and Mass Mortality of Reef-Building Corals in Southern Mexican Pacific Reefs Due to 2023 El Niño Warming. In *Oceans* (Vol. 5, No. 2, pp. 196-209). MDPI.
20. Lloyd Newman, J. E., Perry, C. T., & Lange, I. D. (2023). Quantifying endolithic bioerosion rates on remote coral reefs in the Central Indian Ocean. *Coral Reefs*, 42(5), 1163-1173.5857.
21. Le Campion-Alsumard, T., Golubic, S., & Hutchings, P. (1995). Microbial endoliths in skeletons of live and dead corals: *Porites lobata* (Moorea, French Polynesia). *Marine Ecology Progress Series*, 149-157.
22. Medellín-Maldonado, F., Granja-Fernández, R., González-Mendoza, T. M., Garcia-Medrano, D., Cabral-Tena, R., Alvarez-Filip, L., & López-Pérez, A. (2023). Macrobioerosión de corales constructores de arrecifes y su impacto en la dinámica de carbonatos en los arrecifes de Huatulco, México. *Hidrobiológica*, 33(2).
23. Molina-Hernández, A., González-Barrios, F. J., Perry, C. T., & Álvarez-Filip, L. (2020). Two decades of carbonate budget change on shifted coral reef assemblages: are these reefs being locked into low net budget states? *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1940), 20202305.
24. Perry, C. T., Alvarez-Filip, L., Graham, N. A., Mumby, P. J., Wilson, S. K., Kench, P. S., ... & Macdonald, C. (2018). Loss of coral reef growth capacity to track future increases in sea level. *Nature*, 558(7710), 396-400.
25. Pernice, M., Raina, J. B., Rädicker, N., Cárdenas, A., Pogoreutz, C., & Voolstra, C. R. (2020). Down to the bone: the role of overlooked endolithic microbiomes in reef coral health. *The ISME Journal*, 14(2), 325-334.
26. Reyes-Nivia, C., Diaz-Pulido, G., Kline, D., Guldberg, O. H., & Dove, S. (2013). Ocean acidification and warming scenarios increase microbioerosion of coral skeletons. *Global change biology*, 19(6), 1919-1929.
27. Ricci, F., Rossetto Marcelino, V., Blackall, L. L., Kühl, M., Medina, M., & Verbruggen, H. (2019). Beneath the surface: community assembly and functions of the coral skeleton microbiome. *Microbiome*, 7, 1-10.
28. Schönberg, C. H., Fang, J. K., Carreiro-Silva, M., Tribollet, A., & Wisshak, M. (2017). Bioerosion: the other ocean acidification problem. *ICES Journal of Marine Science*, 74(4), 895-925.
29. Tribollet, A., Atkinson, M., & Langdon, C. (2002). Effects of elevated pCO<sub>2</sub> on epilithic and endolithic metabolism of reef carbonates. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(4), 32-1.
30. Tribollet, A., & Golubic, S. (2011). Reef bioerosion: agents and processes. *Coral reefs: An ecosystem in transition*, 435-449.
31. van Woesik, R., Van Woesik, K., Van Woesik, L., & Van Woesik, S. (2013). Effects of ocean acidification on the dissolution rates of reef-coral skeletons. *PeerJ*, 1, e208.

32. Weil, E., & Knowton, N. (1994). A multi-character analysis of the Caribbean coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander, 1786) and its two sibling species, *M. faveolata* (Ellis and Solander, 1786) and *M. franksi* (Gregory, 1895). *Bulletin of Marine Science*, 55(1), 151-175.

## **Capítulo V. Variación espacial de los procesos de calcificación y erosión, una mirada desde lo local a lo regional.”**

### ***Caribe***

#### **Título: “La disparidad del pH y temperatura de diferentes hábitats arrecifales determinan la tasa de acumulación de carbonato”**

##### **1. Introducción**

Los arrecifes de coral de todo el mundo están gravemente degradados por las presiones inducidas por aumentos generalizados en la acidificación de los océanos (Pandolfi et al. 2011), la temperatura (Carricart-Ganivet 2004) y las enfermedades (Alvarez-Filip et al. 2022). Además de los riesgos globales, los arrecifes de coral que se desarrollan cercanos a asentamientos densamente poblados, tienen que enfrentar presiones adicionales de origen local, como la contaminación y sedimentación que reducen la calidad del agua que circunda los arrecifes (Hughes et al 1999). Las interacciones entre los estresores locales y regionales comprometen la acumulación de carbonato en los arrecifes de coral (Carilli et al. 2009). Un ejemplo es la disminución drástica de la producción de  $\text{CaCO}_3$  en los arrecifes del Caribe (Perry et al. 2013). En esta región se han estimado reducciones de hasta el 80% de la cobertura de coral vivo (Contreras-Silva et al. 2020), afectaciones en las características de crecimiento esquelético de las especies más importantes (Castillo et al. 2012) y un aumento de los procesos erosivos (Molina-Hernández et al. 2022, Medellín-Maldonado et al. 2023). El resultado neto de estas perturbaciones es una modificación en la composición de los corales (Alvarez-Filip et al. 2013) y una reducción en su capacidad de crecer, afectando en última instancia la producción de  $\text{CaCO}_3$  (Kennedy et al. 2013, Perry et al. 2013), amenazando la persistencia y comprometiendo numerosos bienes y servicios proporcionados por los arrecifes de coral (Nystrom et al. 2000).

La tasa de acreción y, por ende, el funcionamiento de los arrecifes de coral, esta intrínsecamente vinculada a la velocidad con la que se deposita  $\text{CaCO}_3$  (Perry et al. 2017). La formación de la complejidad estructural de los arrecifes de coral es factible únicamente cuando la producción biogénica de  $\text{CaCO}_3$  (ver Capítulos I y II) rebasa la actividad erosiva de diferentes organismos y procesos (ver Capítulos III y IV). Sin embargo, la producción y erosión de  $\text{CaCO}_3$  son procesos altamente sensibles a factores ambientales como la intensidad

lumínica, la química del agua y la profundidad (véase la introducción de este documento), lo que ocasiona variaciones significativas tanto entre regiones como entre diferentes zonas de una misma unidad arrecifal (Brown et al. 2020). Por ejemplo, la producción neta de  $\text{CaCO}_3$  es más alta en zonas donde dominan especies de coral de rápido crecimiento (p. ej., *Acropora* spp.), como son las crestas arrecifales (Perry y Alvarez-Filip et al. 2018). Por otra parte, la calcificación realizada por CCA's y la erosión neta exhibe un decremento en función de la profundidad debido a la relación directa de ambos procesos con el espectro lumínico como se ha detallado en los Capítulo II y IV. A pesar de la abundante evidencia que respalda la alta variabilidad en los procesos de construcción y erosión, la mayoría de los estudios que elaboran balances de presupuestos de  $\text{CaCO}_3$  pasan por altos estos aspectos, como se ha señalado en investigaciones previas (Lange et al. 2020). Solo una fracción mínima de estos estudios incluye mediciones *in situ* de dos o más procesos relacionados con la producción y/o erosión de carbonatos (Browne et al. 2022). En este sentido consideramos de vital importancia generar balances de carbonatos basados en mediciones *in situ* para comprender los factores determinantes que influyen en la formación de los arrecifes, conocimiento que nos permitirá predecir mejor el crecimiento de los arrecifes.

El análisis de los esqueletos de corales se considera una herramienta para evaluar su estado de salud a escalas temporales y espaciales ya que se obtiene información sobre tres variables implícitas en su crecimiento, también llamadas características esclerocronológicas: 1) densidad esquelética ( $\text{g CaCO}_3 \text{ año}^{-1}$ ), 2) tasa de extensión anual ( $\text{cm año}^{-1}$ ), y 3) tasa de calcificación ( $\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ). La asociación de estas características con factores ambientales específicos donde se desarrollan el coral puede proporcionar información crucial sobre la sensibilidad de cada especie de coral a diferentes tipos de factores estresantes (Carricart-Ganivet et al. 2012, McCulloch y Judd 2013) y su capacidad para tolerar condiciones altamente cambiantes en función del tiempo (Castillo et al. 2012, Manzello 2015). Estudios recientes han revelado que la sensibilidad a la calcificación de los corales puede variar incluso a pequeñas escalas espaciales, según los gradientes fisicoquímicos presentes en distintas zonas arrecifales, y que el nivel de tolerancia difiere entre especie de coral (Baumann et al. 2019, Manzello et al. 2021). Por ejemplo, en el Caribe, se ha observado que debido al efecto del estrés térmico, las tasas de extensión de *Orbicella faveolata* disminuyeron en los arrecifes cercanos a la costa en comparación con los arrecifes remotos

(Carilli et al. 2010). Otros estudios revelaron que las colonias de *Siderastrea siderea* que habitan en los arrecifes frontales tienen extensiones menores que aquellas que residen en arrecifes cercanos a la costa (Castillo et al. 2012, Baumann et al. 2019). Este contraste en el crecimiento entre diferentes zonas refleja la capacidad de adaptación y tolerancia de cada especie de coral a los diversos impactos ambientales presentes en cada zona específica del arrecife (Manzello 2015, Castillo et al. 2012, Baumann et al. 2019).

Por su parte, los procesos como la calcificación secundaria (ver Capítulo II), también son extremadamente sensibles a cambios en la temperatura o la química del agua asociados con factores estresantes de origen local o global (Vargas-Ángel et al. 2015). La tasa de acumulación de carbonato secundario a menudo es empleada como un indicador de la resiliencia de los arrecifes de coral después de perturbaciones. Por ejemplo, el reclutamiento de CCA tras eventos de mortalidad masivas facilita la estabilización del  $\text{CaCO}_3$  secretado por los corales, previendo la colonización por organismos erosivos, disminuyendo el impacto y acelerando la recuperación del arrecife al proporcionar un hábitat preferido de larvas de coral (Khen et al. 2022). Sin embargo, debido a que las CCA's poseen una mineralogía menos favorable a las variaciones del pH (calcita con alto contenido de Mg), son los primeros organismos en ser afectados cuando la química del agua arrecifal se ve alterada (Price et al. 2015). Así mismo, numerosos estudios han resaltado la sensibilidad de los procesos erosivos como la macrobioerosión y microbioerosión al aumento de temperatura y acidificación (Reyes-Nivia et al. 2013, DeCarlo et al. 2015, Schönberg et al. 2017). Dada su alta sensibilidad, estos procesos erosivos también se han empleado como indicadores para determinar el grado de impacto que sufre un arrecife después de perturbaciones locales como contaminación, aumento de nutrientes y brotes de enfermedades, así como de perturbaciones globales como el cambio climático y la acidificación del océano (Wisshak et al. 2012, Schönberg et al. 2017). A pesar que existe un consenso general sobre los procesos de calcificación y erosión como proxies del estado de salud de los arrecifes frente diversas perturbaciones, la mayoría de estos estudios han medido la respuesta de cada proceso de manera aislada o desacoplada con otros procesos constructivos y/o erosivos (Browne et al. 2022). Por lo tanto, aún no está claro cómo varía la sensibilidad de todos los procesos implicados en la formación de los arrecifes bajo diferentes factores estresantes en el mismo

tiempo y espacio. Responder a esta pregunta tiene implicaciones importantes para comprender la transición de estados positivos a negativos en los arrecifes del Caribe.

Los arrecifes del Sistema Arrecifal Mesoamericano que se desarrollan cerca de la Península de Yucatán en México presentan varios sitios de liberación de agua subterránea debido a la naturaleza kárstica de la península (Crook et al. 2013). Estos manantiales submarinos, también llamados "ojos" ubicados en los arrecifes posteriores, se caracterizan por liberar agua con una mayor concentración de carbono inorgánico disuelto (DIC), menor pH, menor salinidad y menor saturación de  $\Omega_{ar}$  que el agua oceánica circundante (Crook et al. 2012, Martínez et al. 2019). Debido a estas descargas, los parámetros como el pH y la temperatura presentan una alta variabilidad desde escalas diurnas hasta anuales, las cuales afectan el agua de la laguna de estos arrecifes como lo muestran mediciones *in situ* (Hofmann et al. 2011, Young et al. 2018). El gradiente ambiental generado por estas condiciones entre el arrecife posterior y el arrecife frontal, combinadas con el desarrollo explosivo de asentamientos humanos cercanos a la costa, permiten utilizar estas áreas arrecifales como laboratorios naturales para observar la diferencia en la sensibilidad espacial y temporal que cada proceso de calcificación y erosión tiene ante estas condiciones.

Evaluamos la sensibilidad de distintos procesos de calcificación y erosión a lo largo de un gradiente ambiental natural de un arrecife ubicado en Puerto Morelos, México, perteneciente al Sistema Arrecifal Mesoamericano. En particular, comparamos las tasas de calcificación primaria (corales), y secundaria (CCA's, briozoos, etc.), así como la macrobioerosión y microbioerosión interna de esqueletos de coral entre en ambas zonas arrecifales para observar la sensibilidad de estos procesos a las condiciones ambientales que cada zona arrecifal presenta. Para este propósito, se midió de forma *in situ* la temperatura y el pH a través de muestras de agua discretas y del despliegue de dos sensores MinFET autónomos de alta frecuencia con el objetivo de construir series de datos de escalas temporales amplias (~2 años). Esto nos ayudará a determinar la sensibilidad de distintos procesos (constructivos y erosivos) y comprender las causas de la variabilidad en la acumulación de carbonatos en escalas geográficas más amplias.

## **2. Métodos**

### **2.1 Área de estudio**

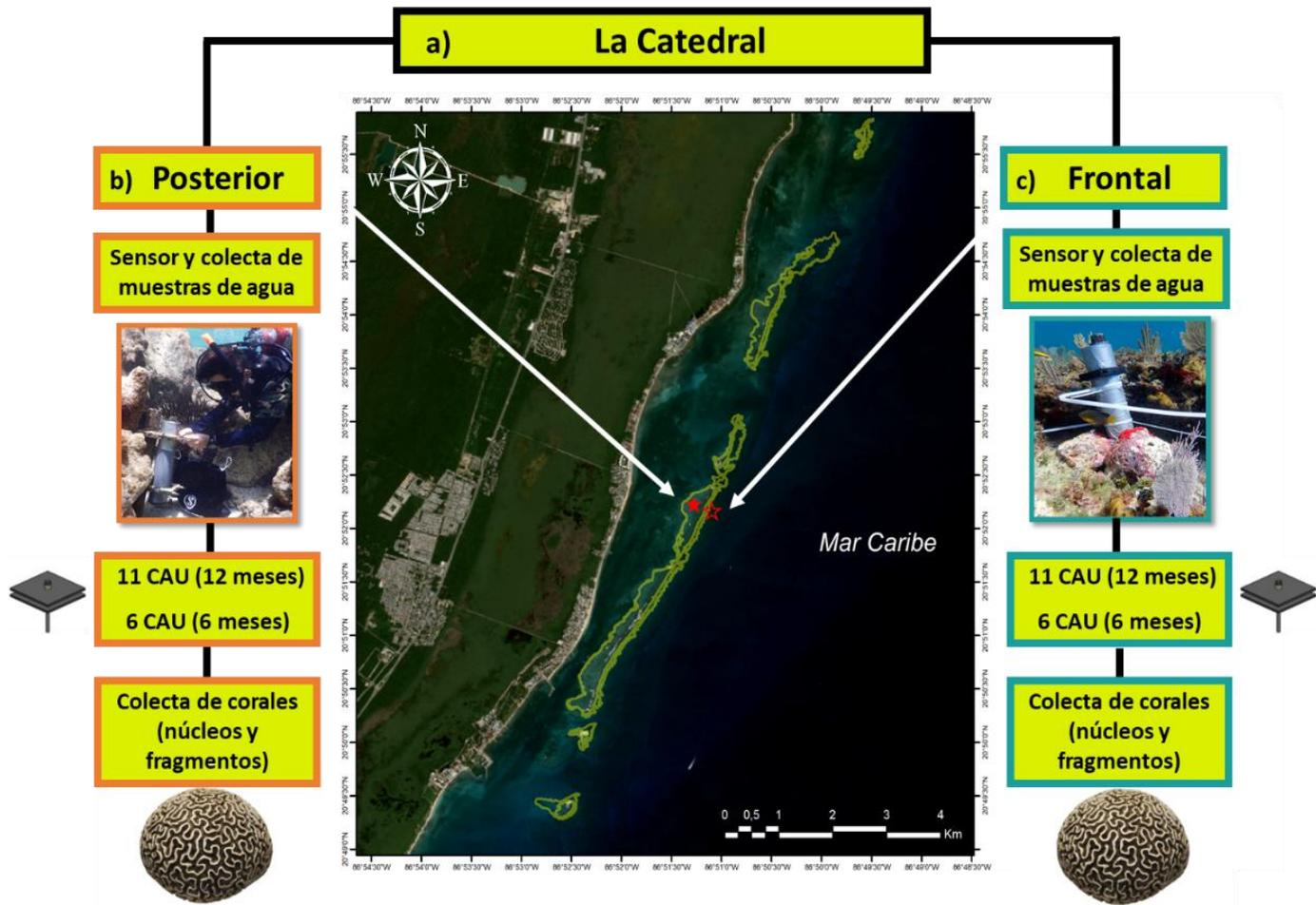
Nuestro experimento se llevó a cabo en una unidad arrecifal llamada La Catedral perteneciente al Sistema Arrecifal de Puerto Morelos, ubicado cerca de la parte noreste de la Península de Yucatán en México (Fig. 1). Este sistema de arrecifes cubre 9066 ha y se extiende a lo largo de 20 km. La unidad arrecifal La Catedral se conforma por una zona de arrecife posterior protegida por una cresta (Fig. 1c), y una zona de arrecife anterior expuesta separada (Fig. 1b). A lo largo de la laguna arrecifal se encuentran plumas de descarga de agua subterráneas al mar (conocidos como “ojos”) (Crook et al. 2012). Estos ojos son el resultado de la compleja red acuífera y las características cársticas de la Península de Yucatán (Beddows et al. 2002). El agua que se libera de estas zonas se caracteriza por registrar niveles de salinidad menores ( $27.3 \pm 0.45$ ) al de las aguas circundantes ( $\sim 35.72$ ) (Young et al. 2019, Coronado et al. 2007). Además, el agua descargada de estas zonas es marcadamente más ácida (pH  $\sim 7.30$ ), que el agua restante del arrecife (pH 8.19) (Crook et al. 2012, Young et al. 2017) (para ver el mapa y más detalles de la zona de experimentación consulte el Capítulo D).

### **2.2 Química del agua**

Se desplegó un sensor de pH y temperatura en cada zona arrecifal para recopilar datos de pH en mV y temperatura en °C cada hora durante el periodo de despliegue (noviembre de 2020 - diciembre del 2022). En cada zona los sensores fueron desplegados a  $\sim 2.5$  m de profundidad, colocando los sensores de forma vertical, siempre por arriba de 10 cm del sustrato. Cada mes los sensores fueron recolectados para darles mantenimiento, obtener los registros de ese periodo, reprogramados y reinstalados en cada zona arrecifal. Los sensores se rotaron a lo largo del desarrollo del experimento para evitar cualquier efecto relacionado a los instrumentos.

Paralelamente, para determinar el pH en la escala de hidrógeno total (pH<sub>T</sub>), así como para calcular el estado de saturación de aragonita del agua de mar de cada zona arrecifal (es decir, posterior o frontal), se recolectaron muestras discretas mensuales entre noviembre de 2020 y diciembre del 2022. Las muestras discretas fueron colectadas alrededor del mediodía usando

una botella Niskin, de la cual se transfirieron 500 ml a botellas de vidrio de borosilicato y se envenenaron inmediatamente con 100  $\mu\text{l}$  de una solución saturada de cloruro de mercurio ( $\text{HgCl}_2$ ) (Dickson et al. 2007). La salinidad se midió *in situ* con una sonda YSI 3100 ( $\pm 0.1$ ). En el laboratorio, a las muestras discretas de les determinó la concentración de carbono inorgánico disuelto (DIC), mediante coulometría con un error  $\leq 3.0 \mu\text{mol kg}^{-1}$  (Dickson et al. 2007). La alcalinidad total (TA) se determinó mediante titulación ácida utilizando una celda abierta (Dickson et al. 2007) con un error  $\leq 3.0 \mu\text{mol kg}^{-1}$ . Se utilizó material de referencia certificado (AG Dickson, Scripps Institution of Oceanography) para garantizar lecturas precisas dentro de  $\leq 0.15\%$  para DIC y TA. El pH (escala de agua de mar; PHSW) y el estado de saturación de aragonita se calcularon utilizando valores *in situ* de temperatura, salinidad, DIC y TA con el software CO<sub>2</sub>sys (Lewis et al.1998). Con los valores de pH discretos obtenidos, se calibraron los datos en mV obtenidos de los sensores en ambas zonas arrecifales (esto es, conversión de mV, a unidades de pH). Además de las calibraciones de las series de tiempo de pH, esta información fue necesaria para la calibraron con el pHT calculado de las muestras de agua y tener indicadores de control de calidad, para prevenir una potencial deriva del sensor (Bresnahan et al. 2014).



**Figura 1.** a) Localización geográfica de la unidad arrecifal donde se realizó el estudio. Las curvas de nivel amarillas delimitan el polígono exclusivamente dentro del área arrecifal. b) Arrecife posterior cercano a la laguna arrecifal donde se encuentran las plumas de descarga (“ojos de agua”). c) Arrecife frontal expuesto a corrientes oceánicas. Se detalla el diseño experimental seguido en cada zona arrecifal donde brevemente se desplegó un sensor de pH y temperatura, se obtuvieron muestras discretas de agua bimensualmente, se desplegaron unidades experimentales para medir la calcificación secundaria y se colectaron muestras de coral para analizar su calcificación y erosión. Debido a la pérdida de cuatro unidades experimentales en el arrecife frontal producto del paso de dos huracanes, el número de CAU’s para el experimento de 12 meses, se redujo de 11 unidades a siete.

### 2.3 Diseño de experimental

Para observar la sensibilidad de los procesos de calcificación y erosión, al gradiente ambiental entre las zonas arrecifales, seguimos el siguiente diseño experimental en cada zona: 1) Se obtuvieron núcleos y fragmentos de colonias de las especies *Orbicella faveolata*, *Pseudodiploria strigosa*, *Siderastrea siderea* y *Porites astreoides*, para evaluar su tasa de calcificación (consultar Capítulo I para detalles sobre la densitometría óptica). Estas especies

de coral fueron seleccionadas para tener un gradiente de rasgos funcionales y estrategias de crecimiento (Darling et al. 2013) y estar bien representadas en las dos zonas arrecifales. **2)** Se desplegaron unidades de calcificación y acreción (CAU's) para cuantificar la tasa de calcificación secundaria (consultar Capítulo II para mayores detalles). **3)** Se obtuvieron colonias completas de las especies *Orbicella annularis*, *Pseudodiploria strigosa*, *Siderastrea siderea* y *Porites astreoides*, mismas que fueron escaneadas por tomografía computarizada (TC), para medir el volumen de las marcas de bioerosión interna y obtener las tasa de macrobioerosión (consultar Capítulo III para mayores detalles sobre este análisis) **4)** Se obtuvieron núcleos de colonias dos años después de su muerte de las especies *Pseudodiploria strigosa*, *Siderastrea siderea* y *Porites astreoides*, después fueron contrastadas con sus contrapartes vivas para observar la pérdida de densidad postmortem y establecer una tasa de erosión atribuible a la actividad de microbioerosionadores (consultar Capítulo IV para mayores detalles sobre este análisis).

#### **2.4 Estandarización del crecimiento del coral**

A partir de los análisis de densitometría óptica de los esqueletos de corales se obtuvieron valores anuales de calcificación (uno por cada par de bandas de alta y baja densidad). Estas observaciones anuales fueron estandarizadas dividiéndolas por la media de todo el núcleo (p. ej., Castillo et al. 2012). Los datos resultantes de esta estandarización son fracciones anuales de la media general de cada núcleo, de modo que, si un valor anual es menor o mayor a 1, ese valor anual estará por debajo o por encima de la media del núcleo respectivamente. Esta estandarización ayuda a contrarrestar el sesgo asociado a las longitudes de los núcleos, puesto a que por motivos de bioerosión no todos los núcleos tienen la misma longitud o no se extrae el mismo número de observaciones anuales en cada núcleo. Por otra parte, esta metodología contribuye a revelar tendencias de generales que de otra forma podrían ser enmascaradas por variaciones de tasas de calcificación anormalmente altas (o bajas), de una sola colonia.

#### **2.5 Análisis (comparaciones de los procesos constructivos y erosivos entre sitios)**

##### **Química del agua**

Debido a que los datos de pH y temperatura obtenidos de los sensores presentan una estructura jerárquica debido a la naturaleza del registro del sensor (horas, días, meses y años),

se construyeron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM), para las dos variables ambientales registradas. En los GLMM's se empleó un intercepto aleatorio con una distribución Poisson y una función logarítmica. Consideremos a la zona arrecifal como factor fijo, mientras que la hora, día, mes y año fueron considerados como factores aleatorios. Ambos modelos fueron ajustados utilizando la función de R 'glmer' del paquete 'lme4'. Se validaron las suposiciones del modelo utilizando gráficos de residuos, generados con la función de R 'simulateResiduals' del paquete 'DHARMA'. Para probar las diferencias entre las zonas arrecifales, se realizó un análisis de varianza (pruebas de chi-cuadrado de Wald de Tipo II) para cada modelo con la función 'Anova' del paquete 'car'. Para observar las diferencias en el DIC, alcalinidad total, salinidad, pH y  $\Omega_{ar}$  medidas en las muestras discretas de agua, se construyeron modelos lineales simples utilizando la función de R 'lm' del paquete 'lme4'. Posteriormente a cada modelo se le aplicó un análisis de varianza (pruebas de chi-cuadrado de Wald de Tipo II) con la función 'Anova' del paquete 'car'.

### **Corales (Calcificación 1°)**

Debido a la estructura de datos derivada de los análisis previos, donde los datos de calcificación representan medidas estandarizadas anuales obtenidas de núcleos de coral que contienen múltiples registros anuales (de 6 a 38 por colonia) dentro de múltiples núcleos, nuestros análisis siguieron un enfoque jerárquico. Como primera medida y para observar la diferencia en la calcificación primaria entre zonas del arrecife, se construyó un modelo lineal mixto (LMM) con efectos de intersección aleatoria y estructuras de correlación residual para modelar la calcificación grupal (es decir, incluidas las observaciones de todas las especies) en función de la zona del arrecife (posterior o frontal). Además, se consideró el año de la observación como un factor fijo y se le añadió una interacción con la zona arrecifal para detectar posibles tendencias en la calcificación primaria en cada zona (es decir, que la calcificación disminuyera o aumentara a través del tiempo). La especie de la colonia y su identidad, fueron considerados efectos aleatorios anidados para respetar la jerarquía de las observaciones. Un segundo grupo de modelos fueron construir para observar el grado de sensibilidad en la calcificación que cada especie tiene a las condiciones de cada zona arrecifal. Estos modelos fueron construidos para cada especie siguiendo la estructura del primer grupo de LMMs descrito líneas arriba.

## **Unidades de Calcificación y Acreción CAU's (Calcificación 2°)**

Los valores de calcificación obtenidos a nivel unidad en los distintos tiempos (6 y 12 meses, consultar Capitulo II para los detalles del tiempo de despliegue), fueron empleados para construir LMM's. El modelo consistió en considerar a la zona arrecifal como predictor de la calcificación secundaria al mismo tiempo que se tenía en cuenta la variación temporal (es decir unidades de 6 y 12 meses), como un factor aleatorio. De esta manera se aumenta el número de observaciones comparado con solo considerar un grupo u otro, se admite la variación de la calcificación entre unidades con diferente tiempo de despliegue, pero se controla su efecto debido que nuestro interés es ver la posible sensibilidad de la calcificación total a las condiciones ambientales que cada zona presenta. Otro tipo de LMM fue ajustado, esta vez para ver las posibles diferencias entre zonas en la cobertura de los grupos morfofuncionales. Así, modelamos a cada grupo en función de la zona arrecifal y considerando, de nuevo, al tiempo de despliegue como un factor aleatorio.

## **Macrobioerosión y Microbioerosión**

Para estos procesos se siguió un enfoque similar al de corales. Construimos un LMM para todas las especies para observar la sensibilidad general de cada proceso (uno para la macrobioerosión y otro para microbioerosión) a las condiciones de las distintas zonas arrecifales. El modelo consideró a la zona del arrecife como predictor de la tasa de macrobioerosión y microbioerosión, mientras que la especie fue considerada como factor aleatorio. El segundo grupo de LMM's fue construido para cada especie para observar la sensibilidad por separado.

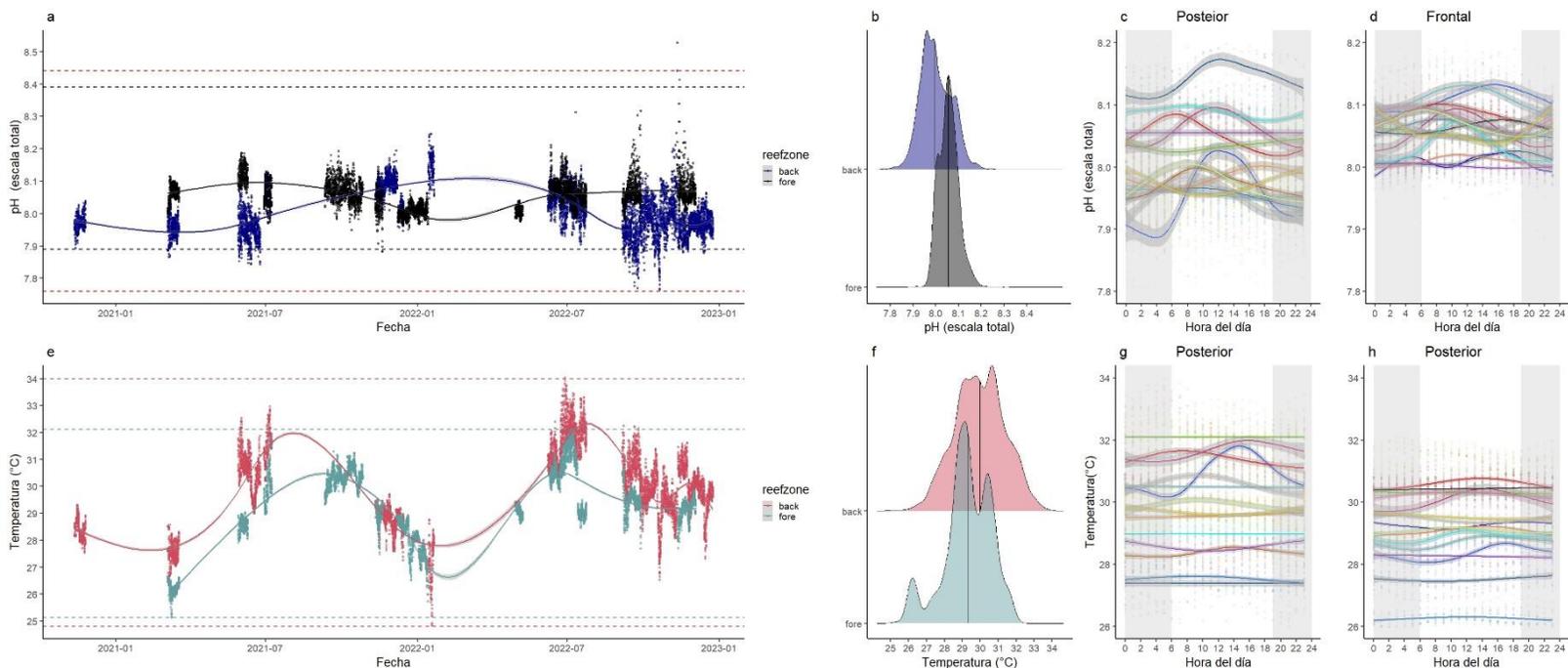
### **3. Resultados**

#### **3.1 Química del agua**

Los datos obtenidos de los sensores desplegados en las diferentes zonas arrecifales indicaron que existen diferencias significativas en el pH ( $\chi^2 = 4980.61$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ), y la temperatura ( $\chi^2 = 15864.66$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ), entre el arrecife posterior y frontal. El pHr promedio fue de  $8.00 \pm 0.06$  en el arrecife posterior mientras que en el arrecife frontal se registró un pHr promedio de  $8.05 \pm 0.04$ . Respecto a la temperatura, el arrecife posterior registró en promedio  $29.96 \pm 1.39$  °C mientras que el arrecife frontal exhibió una temperatura promedio

de  $29.28 \pm 1.30$  °C. La variabilidad (p. ej., amplitud), observada a escala diaria, mensual y anual en el  $pH_T$  y temperatura fue significativamente mayor en el arrecife posterior (Fig. 1). El arrecife posterior registró un rango en los valores de  $pH_T$  de 7.65 a 8.45, mientras que la temperatura tuvo un rango de 24.83 a 34.03 °C durante el periodo experimental. Por su parte el arrecife frontal presento un rango de 7.89 a 8.51 de valores de  $pH_T$  y un rango en la temperatura de 25.14 a 32.12 °C durante el periodo experimental.

Las muestras discretas de agua indicaron que el carbono inorgánico disuelto (DIC) fue mayor en el arrecife posterior ( $2028 \pm 20$   $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ), respecto al arrecife frontal ( $2055 \pm 20$   $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ). El DIC en el arrecife posterior oscilo entre 1991 a 2069  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ , mientras que en el arrecife frontal fluctuó entre 2007 y 2102  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ . Además, el DIC fue el único parámetro medido en las muestras discretas de agua que registró diferencias significativas entre las zonas arrecifales ( $\chi^2 = 2883$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.03$ ). La alcalinidad total (AT), promedio fue de  $2363 \pm 20$   $\mu\text{mol kg}^{-1}$  en el arrecife posterior mientras que se registró una AT de  $2372 \pm 13$   $\mu\text{mol kg}^{-1}$  en el arrecife frontal. La salinidad entre ambas zonas arrecifales fue prácticamente la misma durante la colecta de las muestras ( $35.50 \pm 0.28$  en el posterior y  $35.60 \pm 0.21$  en el frontal). Finalmente, la saturación de  $\Omega_{ar}$  promedio fue ligeramente mayor en el arrecife posterior respecto al calculado en el arrecife frontal ( $3.81 \pm 0.19$  unidades en el posterior y  $3.65 \pm 0.22$  unidades en el frontal).



**Figura 2.** Series temporales multianuales de parámetros de  $\text{pH}_T$  y temperatura del arrecife posterior y frontal. **a)** Registros de alta frecuencia del  $\text{pH}_T$  obtenidos de los sensores desplegados y calibrados con el pH medido a partir de las muestras de agua. La interpolación entre las observaciones (círculos) fueron realizados a partir de los modelos aditivos generalizados. **b)** Variación total del  $\text{pH}_T$  del arrecife posterior y frontal durante el periodo experimental. **c y d)** Tendencia de la variación diaria de  $\text{pH}_T$ , cada línea con sus intervalos de confianza (CI 95%), representa el agrupamiento de observaciones mensuales. **e)** Registros de alta frecuencia de temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) obtenidos de los sensores desplegados. La interpolación entre las observaciones (círculos) fueron realizados a partir de los modelos aditivos generalizados. **f)** Variación total de la temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) del arrecife posterior y frontal durante el periodo experimental. **g y h)** Tendencia de la variación diaria de la temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), cada línea con sus intervalos de confianza (CI 95%), representa el agrupamiento de observaciones mensuales.

### 3.2 Variabilidad de la calcificación de corales

El modelado general reveló una diferencia significativa en la calcificación estandarizada agrupando todas las especies (en adelante llamada calcificación comunitaria), entre el arrecife posterior y frontal ( $\chi^2 = 0.65$ ,  $\text{df} = 1$ ,  $p = 0.02$ ) (Fig. 3a). Además, observamos una diferencia significativa entre la interacción año y zona ( $\chi^2 = 0.65$ ,  $\text{df} = 1$ ,  $p = 0.02$ ), señalando que la calcificación entre zonas posee diferentes tendencias (Fig. 5a).

Los modelos individuales construidos para cada especie revelaron que las especies tienen diferente nivel de sensibilidad a los factores que presenta cada zona. *O. faveolata* no mostró diferencias significativas cuando se comparó la calcificación estandarizada entre zonas ( $\chi^2 = 0.08$ ,  $\text{df} = 1$ ,  $p = 0.46$ ) (Fig. 4a), ni cuando se evaluó la interacción año de crecimiento y zona arrecifal ( $\chi^2 = 0.08$ ,  $\text{df} = 1$ ,  $p = 0.47$ ). Por su parte, la calcificación estandarizada de *P. strigosa* mostró diferencias significativas entre el arrecife posterior y el arrecife frontal ( $\chi^2 = 0.38$ ,  $\text{df} = 1$ ,  $p = 0.05$ ) (Fig. 4b). La interacción entre el año de crecimiento y zona no fue significativa, pero si lo fue el año de crecimiento ( $\chi^2 = 7.05$ ,  $\text{df} = 1$ ,  $p > 0.01$ ), indicando que existió un cambio negativo en la tendencia de la calcificación con el paso del tiempo, pero este solamente fue perceptible en el arrecife frontal (Fig. 5b). La calcificación estandarizada de *P. astreoides* exhibió diferencias significativas entre las zonas arrecifales ( $\chi^2 = 0.55$ ,  $\text{df} = 1$ ,  $p = 0.02$ ) (Fig. 4c), y la interacción entre el año de crecimiento y la zona del arrecife ( $\chi^2 = 0.55$ ,  $\text{df} = 1$ ,  $p = 0.01$ ), evidenciando tendencias contrastantes entre la calcificación estandarizada del arrecife posterior (de positiva a negativa) y el arrecife frontal (de negativa a positiva), señal de una alta sensibilidad a las condiciones de cada zona arrecifal (Fig. 3c). Finalmente, los análisis realizados a la calcificación estandarizada de *S. siderea* revelaron

que la zona arrecifal ejerce un control sobre la calcificación de esta especie ( $\chi^2 = 0.62$ ,  $df= 1$ ,  $p = 0.06$ ) (Fig. 4d). Así mismo, se encontró que la interacción año y zona arrecifal de *S. siderea*, fue significativa ( $\chi^2 = 0.63$ ,  $df= 1$ ,  $p = 0.06$ ), obteniendo tendencias contrastantes entre el arrecife posterior y frontal (Fig. 5d).

### 3.3 Calcificación secundaria

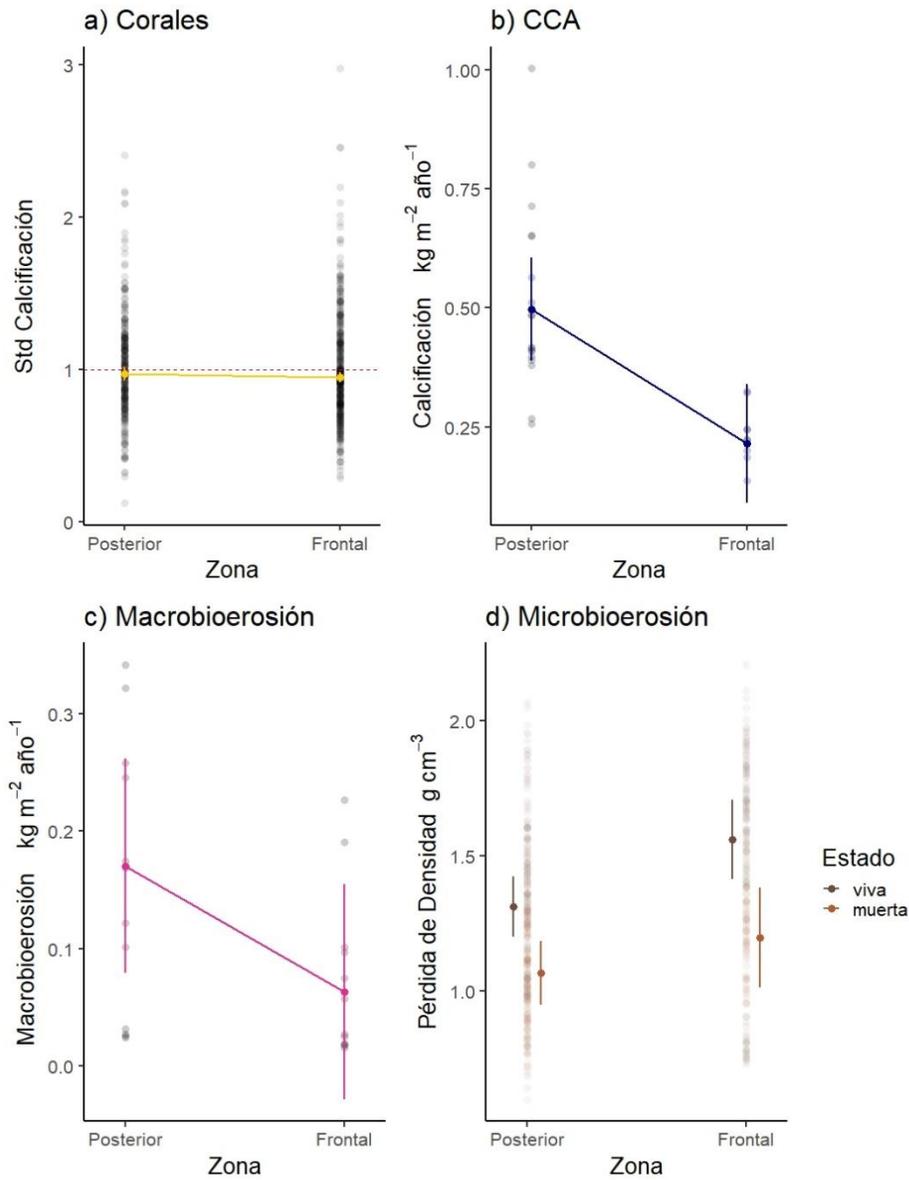
Se registraron diferencias significativas en la calcificación secundaria entre el arrecife posterior y frontal ( $\chi^2 = 25.19$ ,  $df= 1$ ,  $p > 0.01$ ) (Fig. 3b). El análisis del modelo diseñado para evaluar las disparidades en el porcentaje de cobertura entre los sitios en los distintos grupos morfofuncionales, reveló diferencias significativas únicamente en el turf entre zonas arrecifales. Se observó un mayor porcentaje en el arrecife frontal en comparación con el porcentaje medido en el arrecife posterior ( $\chi^2 = 8.86$ ,  $df= 1$ ,  $p > 0.01$ ).

### 3.4 Macrobioerosión

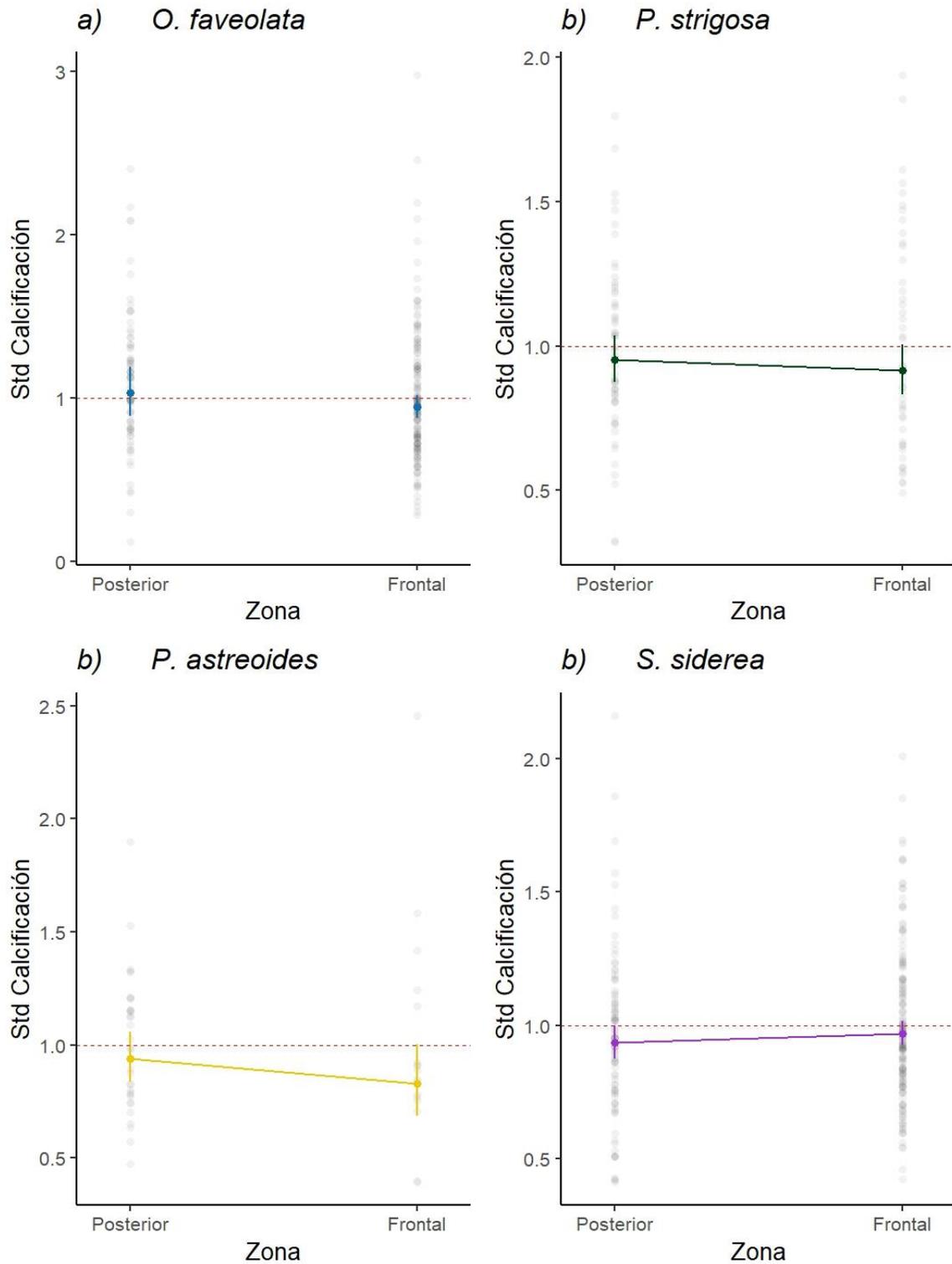
El modelo general indicó que existe diferencias significativas en la tasa de macrobioerosión entre el arrecife frontal y posterior ( $\chi^2 = 17.86$ ,  $df= 1$ ,  $p > 0.01$ ) (Fig. 3c). Los modelos individuales construidos para cada especie revelaron que en términos generales la tasa de macrobioerosión interna es mayor en el arrecife posterior respecto al arrecife frontal. Específicamente observamos que la macrobioerosión medida en esqueletos de *O. annularis* tuvo diferencias significativas entre zonas arrecifales ( $\chi^2 = 17.35$ ,  $df= 1$ ,  $p > 0.01$ ) (Fig. 6a). Este mismo patrón lo observamos en *P. strigosa* ( $\chi^2 = 17.86$ ,  $df= 1$ ,  $p > 0.01$ ) (Fig. 6b), y *P. astreoides* ( $\chi^2 = 5.29$ ,  $df= 1$ ,  $p = 0.02$ ) (Fig. 5c). Finalmente, en *S. siderea* no observamos diferencias significativas en la tasa de macrobioerosión ( $\chi^2 = 3.26$ ,  $df= 1$ ,  $p = 0.07$ ) (Fig. 6d).

### 3.5 Microbioerosión

En relación con la tasa de microbioerosión, tanto el modelo general como los modelos construidos por especies revelaron que no existen diferencias significativas en la pérdida de densidad entre zonas arrecifales en colonias muertas ( $\chi^2 = 0.65$ ,  $df= 1$ ,  $p = 0.41$ ) (Fig. 3d). Este hallazgo indica que la pérdida de densidad en las colonias muertas ocurre de manera similar en ambas regiones, independientemente de las condiciones ambientales que prevalecen en cada zona.

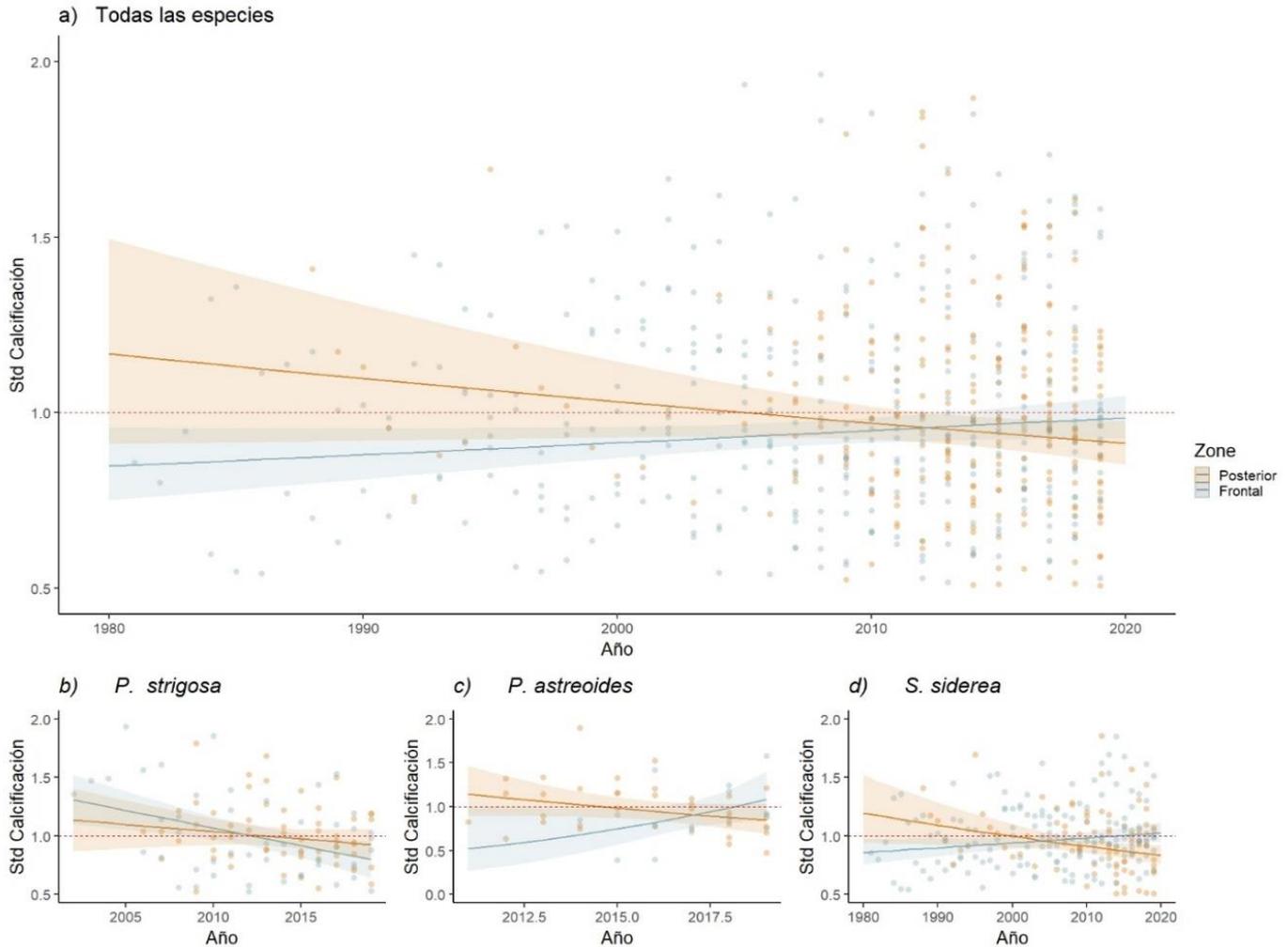


**Figura 3.** Cambio absoluto en la calcificación estandarizada (Std) de corales (a, agrupando todas las especies), la calcificación secundaria (b), la tasa de macrobioerosión (c) y la pérdida de densidad (d, que se traduce en microbioerosión), entre el arrecife posterior y frontal. Los puntos representan la pendiente promedio de cada modelo y las líneas representan el coeficiente e indican los IC del 95%. Todos los gráficos se basan en modelos LMM construidos para cada proceso. La línea que une los valores entre ambas zonas indica la existencia de diferencias significativas.

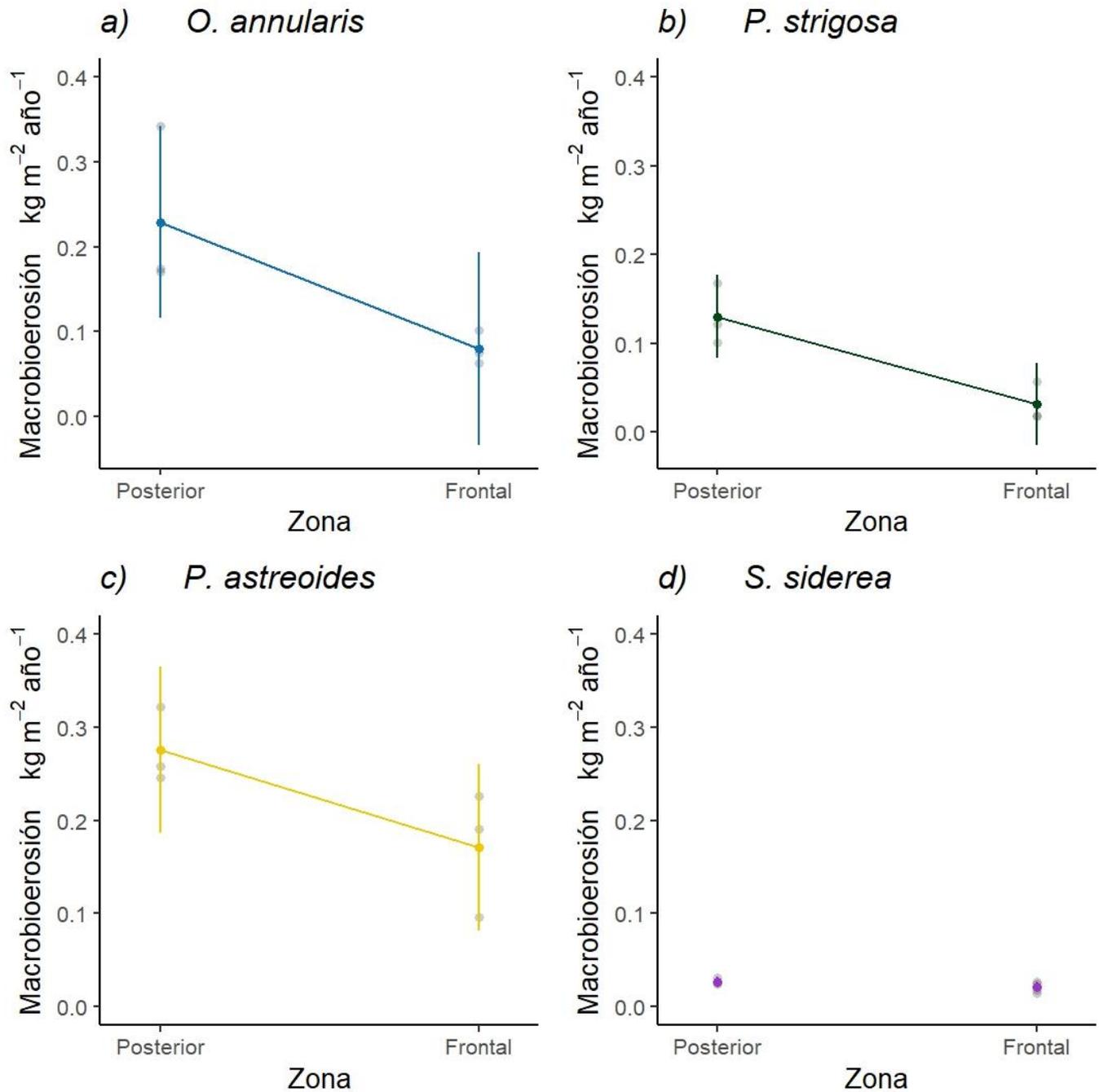


**Figura 4.** Diferencia de la calcificación anual estandarizada (Std), entre el arrecife posterior y frontal de cada especie analizada. **a)** *O. faveolata*, **b)** *P. strigosa*, **c)** *P. astreoides* y **d)** *S. siderea*. Los puntos coloreados representan la pendiente promedio de cada modelo y las líneas representan el coeficiente e indican los IC del 95%. Cada punto gris representa un valor anual de calcificación. La línea

discontinua roja horizontal, representa la media de los registros principales, de modo que los valores anuales por encima de la línea discontinua representan años de crecimiento mayor que el promedio general, mientras que los que están por debajo representan años por debajo del promedio. La línea que une los valores entre ambas zonas indica la existencia de diferencias significativas. Todos los gráficos se basan en los modelos LMM general (agrupando todas las especies) y los construidos para cada especie.



**Figura 5. a)** Tendencia de la calcificación estandarizada (Std), agrupando los valores anuales de todas las especies. **b)** Tendencias para cada especie en cuanto a cambios en la calcificación estandarizada. Cada punto representa un valor anual de calcificación. La línea discontinua roja horizontal, representa la media de los registros principales, de modo que los valores anuales por encima de la línea discontinua representan años de crecimiento mayor que el promedio general, mientras que los que están por debajo representan años por debajo del promedio. El sombreado representa los IC del 95 %. Todos los gráficos se basan en los modelos LMM general (agrupando todas las especies) y los construidos para cada especie.



**Figura 6.** Diferencia de la tasa de macrobioerosión interna entre el arrecife posterior y frontal para cada especie analizada. **a)** *O. faveolata*, **b)** *P. strigosa*, **c)** *P. astreoides* y **d)** *S. siderea*. Los puntos de color representan la pendiente promedio de cada modelo y las líneas representan el coeficiente e indican los IC del 95%. Cada punto gris representa la tasa de macrobioerosión obtenida en cada colonia. La línea que une los valores entre ambas zonas indica la existencia de diferencias significativas. Todos los gráficos se basan en los modelos LMM general (agrupando todas las especies) y los construidos para cada especie.

#### 4. Discusión

Los procesos de calcificación y bioerosión variaron significativamente entre las zonas arrecifales. En términos generales observamos que los procesos de calcificación ocurren en mayor proporción en el arrecife posterior. Paradójicamente, es en esta misma zona arrecifal (posterior), es donde el proceso de macrobioerosión es más intenso. La microbioerosión no mostró diferencias significativas entre las dos zonas arrecifales. El despliegue de sensores y el constante monitoreo por medio de la obtención de muestras de agua revelaron cambios significativos en la química del agua entre las dos zonas arrecifales. Esta diferencia en la química de agua pudiera ser responsable de las diferencias en la sensibilidad de los procesos de calcificación y erosión analizados en nuestro estudio.

Aunque observamos valores más altos de calcificación estandarizada en el arrecife posterior (Fig. 3a), el modelo general que incluyó los valores de todos los corales indicó un cambio en esta tendencia a través de los años (Fig. 5a). Observamos que la tendencia en la calcificación del arrecife posterior está transitando de valores de calcificación mayores al promedio general histórico a valores de calcificación por debajo del promedio general histórico. Este cambio en la tendencia muy probablemente este en concordancia con la amplitud del pH<sub>T</sub> y la temperatura registrada en esta zona. En este sentido en el arrecife posterior, observamos rangos anuales de casi una unidad en la escala del pH total (0.85 unidades) y un rango de 9.2 °C en la temperatura. Diversos estudios han encontrado que la alta variación en estos parámetros influye negativamente con la calcificación de los corales (Lough y Barnes en al. 1989, Albright et al. 2011, Carricart-Ganivet et al. 2012). Esta hipótesis es consistente con la tendencia de la calcificación estandarizada observada en el arrecife frontal y la baja variación de los factores ambientales en esta zona. En el arrecife frontal, aunque el cambio en la tendencia de la calcificación estandarizada a través del tiempo no fue significativo, observamos una clara tendencia al aumento en la calcificación, esta tendencia aunada a los valores más estables de pH<sub>T</sub> y a las condiciones de menor temperatura, pudieran estar contribuyendo con la mejor adaptabilidad de los corales a esta zona del arrecife. Además, el contraste en las tendencias de calcificación estandarizada observadas en el arrecife posterior y frontal (Fig. 3a), podría ser el comienzo del cambio en la producción final de CaCO<sub>3</sub> impulsado por las marcadas diferencias en las condiciones ambientales y que en los últimos

años este gradiente ambiental podría estar aumentando debido a presiones globales (p ej., calentamiento global, acidificación del mar) y locales (desarrollo costero, contaminación).

La calcificación estandarizada de los corales mostró diferentes patrones de acuerdo con la zona del arrecife y a la especie analizada (Fig. 3-5), indicando una sensibilidad especializada a las condiciones ambientales para cada una de las especies (Carricart-Ganivet et al. 2012). Por ejemplo *O. faveolata* no mostró diferencias en la calcificación estandarizada entre zonas ni al cambio de densidad a lo largo del tiempo (Fig. 4 a). Este resultado es especialmente contrastante a lo observado en otros estudios debido a que *O. faveolata* es considerada altamente sensible a cambios ligeros de pH y temperatura (Carricart-Ganivet et al. 2012, Manzello et al. 2015; 2021). *P. strigosa* fue la única especie que mostró tendencias similares en ambas zonas del arrecife (Fig. 4-5 b), indicando muy probablemente que las poblaciones de esta especie que habitan ambas zonas podrían tener mayor interconexión genética que el resto de las especies (Castillo et al. 2012, Rippe et al. 2019), o bien, que poseen un umbral más bajo para hacer frente a las condiciones ambientales, siendo afectadas incluso con las condiciones presentes en el arrecife frontal (Bove et al. 2019, Manzello et al. 2021). *P. astreoides* y *S. siderea* que son consideradas especialmente resistentes a niveles bajos de pH y saturación de  $\Omega_{ar}$  y altos niveles de temperatura (Kuffner et al. 2013, Martinez et al. 2019), mostraron diferentes patrones en la calcificación estandarizada entre zonas. *P. astreoides* registró mayor calcificación en el arrecife posterior (Fig. 4c), y *S. siderea* obtuvo valores anuales de calcificación estandarizada más altos en el arrecife frontal (Fig. 4d). No obstante, los patrones temporales en ambas especies fueron consistentes en mostrar una reducción significativa en la calcificación estandarizada de las colonias que habitan el arrecife posterior (Fig. 5 d-e). La sensibilidad de la tasa de calcificación observada en *P. astreoides* ante altas temperaturas concuerda con las observaciones realizadas por Carricart-Ganivet et al. (2012), en un arrecife del Caribe mexicano (Mahahual, Quintana Roo).

Aunque existen diferencias niveles de sensibilidad a la calcificación entre diversas especies de coral (Carricart-Ganivet et al. 2011). La reducción en la calcificación a través del tiempo en el arrecife posterior fue consistente para todas las especies, siendo señal de que las condiciones ambientales que gobiernan esta zona del arrecife se están tornando perjudiciales al crecimiento colectivo de los corales. Este hallazgo es particularmente crítico debido al

aumento de la temperatura generalizado en el Caribe (Manzello 2015) y al aumento explosivo demográfico que está experimentando la zona del Caribe de México (Rico-Esenaro et al. 2023), podrían exacerbar la caída en la calcificación observada en el arrecife posterior.

La diferencia en la calcificación secundaria observada entre el arrecife posterior y frontal es probablemente el resultado de la heterogeneidad y variabilidad de los factores ambientales como el  $pH_T$ , la temperatura y el DIC medidos entre estas zonas arrecifales. Si bien este hallazgo guarda relación con lo observado en arrecifes de otras latitudes, donde se ha encontrado que la variabilidad ambiental afecta el grado de acumulación de  $CaCO_3$  secundario, particularmente factores como pH y temperatura están fuertemente asociados con la tasa de calcificación y el porcentaje de cobertura de diferentes grupos de calcificadores secundarios (Price et al. 2012, Vargas-Angel et al. 2015). Lo anterior contrasta con la evidencia que relaciona a los arrecifes, o zonas arrecifales, con mayor variabilidad diurna en el pH y temperatura con menor tasa de calcificación secundaria (Price et al. 2012, Vargas-Angel et al. 2015, Crook et al. 2016, Roik et al. 2018). En este sentido, la zona arrecifal con mayor heterogeneidad ambiental diurna fue el arrecife posterior. En esta zona, encontramos fluctuaciones diarias de  $pH_T$  de hasta 0.5 unidades y de hasta  $3.2^\circ C$ , superando sensiblemente a las fluctuaciones más altas registradas en estudios donde siguieron un enfoque similar al nuestro (donde también desplegaron CAU's y sensores, midiendo  $pH_T \sim 0.2$  y temperatura  $\sim 0.78^\circ C$ , Price et al. 2012). Otro hallazgo contrastante fue el no detectar cambios en la composición de las comunidades calcificantes y no calcificantes en las CAU'S desplegadas entre las diferentes zonas del arrecife. De hecho, el único grupo en el que detectamos diferencias fue el turf. Abarcando mayor porcentaje de cobertura en las CAU's desplegadas en el arrecife posterior respecto a las unidades desplegadas en el arrecife frontal. Una posible explicación a la discrepancia entre nuestros hallazgos y la evidencia encontrada en otros estudios, es la diferencia en la intensidad del oleaje y corrientes entre las zonas arrecifales. La zona frontal, debido a la carencia de protección, experimenta corrientes más fuertes que podrían estar interfiriendo con el reclutamiento y acumulación de CCA's en las unidades experimentales (Alvarado-Rodríguez et al. 2020). Por otra parte, no medimos la luz ni la radiación fotosintéticamente activa entre las dos zonas arrecifales, y aunque es poco probable que este aspecto pudiera limitar el crecimiento de CCA's debido al control en la profundidad que ejercimos en el diseño experimental ( $\sim 1m$ ), no descartamos variaciones

anuales en el espectro de luz por mareas y corrientes que pudieran haber influenciado en la tasa de calcificación secundaria.

Respecto a la tasa de macrobioerosión, observamos que este proceso es más intenso en el arrecife posterior. Este hallazgo es consistente con lo observado en otros estudios, donde se asocia una alta tasa de macrobioerosión con niveles bajos de  $pH_T$  (DeCarlo et al. 2015, Silberg et al. 2016). De hecho, se ha determinado que la macrobioerosión es más sensible a cambios en el  $pH_T$  que los procesos de calcificación primaria o secundaria (Silberg et al. 201). Este hallazgo trae un nivel más de alerta a lo observado en el arrecife posterior (cambios en la tendencia en la calcificación de corales a través del tiempo), debido que no solo se está produciendo menos  $CaCO_3$  conforme pasa el tiempo, además el carbonato depositado está siendo destruido por distintos organismos, afectando en última instancia la acumulación de carbonatos en el arrecife posterior. Esto es particularmente alarmante, debido a que en los últimos años eventos de mortalidad masiva han afectado particularmente esas zonas del arrecife (Alvarez-Filip 2020), disminuyendo la calcificación potencial pero además aumentando el sustrato disponible para que la actividad de organismos macrobioerosionadores atente contra la complejidad estructural de los arrecifes. Por otra parte, la microbioerosión parece no ser afectada por ningún parámetro considerado en nuestros análisis. A conclusiones similares llegaron Kline et al (2019), en un estudio experimental que evaluó, entre otras cosas, la pérdida de masa de colonias de coral por microbioerosión en sistemas FOCE. Los autores de este estudio no pudieron determinar diferencias en la pérdida de masa en las colonias muertas, solo observaron cambios en la masa de colonias vivas, concluyendo que la acidificación solo afecta los procesos de calcificación y no el proceso de microbioerosión, el cual pudiera estar controlado mayormente por el espectro de luz que entra dentro de los esqueletos de coral (Medellín-Maldonado et al. 2023).

Al separar diferentes procesos de calcificación y erosión en este estudio demostramos por primera vez que dichos procesos están impulsados por diferentes parámetros ambientales que determinan en última instancia el grado de producción de  $CaCO_3$  de cada zona arrecifal (Browne et al. 2021). De hecho, las tasas de acreción y erosión en los arrecifes de coral están controladas por diferentes organismos, por lo que no sorprende que respondan a diferentes

parámetros ambientales. Sin embargo, este es el primer estudio que sigue simultáneamente la calcificación, la acreción secundaria y la macro y microbioerosión en una misma escala de tiempo y tiene en cuenta el contexto ambiental. Nuestros análisis indican que la disminución generalizada de la calcificación en ambientes con altas fluctuaciones en pH<sub>T</sub> y la temperatura y la alta sensibilidad de la macrobioerosión a entornos con menor pH<sub>T</sub> y altas temperaturas podrían inclinar la balanza a favor de los procesos erosivos, haciendo que los arrecifes del Caribe mexicano transiten de estados de aceración a estados de erosión neta.

## 5 Discusión

- 1 Alvarado-Rodríguez, J. F., Calderon-Aguilera, L. E., Cabral-Tena, R. A., Norzagaray-López, C. O., Nava, H., Peiffer, L., & Fernández-Aldecoa, R. G. (2022). High sclerobiont calcification in marginal reefs of the eastern tropical Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 557, 151800.
- 2 Alvarez-Filip, L., Carricart-Ganivet, J. P., Horta-Puga, G., & Iglesias-Prieto, R. (2013). Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific reports*, 3(1), 3486.
- 3 Baumann, J. H., Ries, J. B., Rippe, J. P., Courtney, T. A., Aichelman, H. E., Westfield, I., & Castillo, K. D. (2019). Nearshore coral growth declining on the Mesoamerican Barrier Reef System. *Global change biology*, 25(11), 3932-3945.
- 4 Bresnahan Jr, P. J., Martz, T. R., Takeshita, Y., Johnson, K. S., & LaShomb, M. (2014). Best practices for autonomous measurement of seawater pH with the Honeywell Durafet. *Methods in Oceanography*, 9, 44-60.
- 5 Browne, N. K. et al. Predicting responses of geo-ecological carbonate reef systems to climate change: a conceptual model and review. In *Oceanography and Marine Biology: an annual review*. (ed. Hawkins, J, et al.) 229–370 (Taylor & Francis, 2021).
- 6 Castillo, K. D., Ries, J. B., Weiss, J. M., & Lima, F. P. (2012). Decline of forereef corals in response to recent warming linked to history of thermal exposure. *Nature Climate Change*, 2(10), 756-760.
- 7 Carilli, Jessica E., et al. "Local stressors reduce coral resilience to bleaching." *Plos one* 4.7 (2009): e6324.
- 8 Carricart-Ganivet, J. P. (2004). Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 302(2), 249-260.
- 9 Carricart-Ganivet, J. P., Cabanillas-Teran, N., Cruz-Ortega, I., & Blanchon, P. (2012). Sensitivity of calcification to thermal stress varies among genera of massive reef-building corals. *Plos one*, 7(3), e32859.
- 10 Coronado, C., Candela, J., Iglesias-Prieto, R., Sheinbaum, J., López, M., & Ocampo-Torres, F. J. (2007). On the circulation in the Puerto Morelos fringing reef lagoon. *Coral Reefs*, 26, 149-163.
- 11 Contreras-Silva, A. I., Tilstra, A., Migani, V., Thiel, A., Perez-Cervantes, E., Estrada-Saldívar, N., ... & Wild, C. (2020). A meta-analysis to assess long-term spatiotemporal changes of benthic coral and macroalgae cover in the Mexican Caribbean. *Scientific Reports*, 10(1), 8897.
- 12 Crook, E. D., Potts, D., Rebolledo-Vieyra, M., Hernandez, L., & Paytan, A. (2012). Calcifying coral abundance near low-pH springs: implications for future ocean acidification. *Coral Reefs*, 31, 239-245.
- 13 Crook, E. D., Cohen, A. L., Rebolledo-Vieyra, M., Hernandez, L., & Paytan, A. (2013). Reduced calcification and lack of acclimatization by coral colonies growing in areas of persistent natural acidification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(27), 11044-11049.
- 14 Dickson, Andrew Gilmore, Christopher L. Sabine, and James Robert Christian. *Guide to best practices for ocean CO2 measurements*. North Pacific Marine Science Organization, 2007.
- 15 Hughes, T. P., Baird, A. H., Dinsdale, E. A., Moltschaniwskyj, N. A., Pratchett, M. S., Tanner, J. E., & Willis, B. L. (1999). Patterns of recruitment and abundance of corals along the Great Barrier Reef. *Nature*, 397(6714), 59-63.

- 16 Kennedy, E. V., Perry, C. T., Halloran, P. R., Iglesias-Prieto, R., Schönberg, C. H., Wisshak, M., ... & Mumby, P. J. (2013). Avoiding coral reef functional collapse requires local and global action. *Current biology*, 23(10), 912-918.
- 17 Khen, A., Johnson, M. D., Fox, M. D., Clements, S. M., Carter, A. L., & Smith, J. E. (2022). Decadal stability of coral reef benthic communities on Palmyra Atoll, central Pacific, through two bleaching events. *Coral Reefs*, 41(4), 1017-1029.
- 18 Kuffner, I. B., Hickey, T. D., & Morrison, J. M. (2013). Calcification rates of the massive coral *Siderastrea siderea* and crustose coralline algae along the Florida Keys (USA) outer-reef tract. *Coral Reefs*, 32, 987-997.
- 19 Lange, I. D., Perry, C. T., & Alvarez-Filip, L. (2020). Carbonate budgets as indicators of functional reef "health": A critical review of data underpinning census-based methods and current knowledge gaps. *Ecological Indicators*, 110, 10
- 20 Lewis, E., Wallace, D., & Allison, L. J. (1998). *Program developed for CO<sub>2</sub> system calculations* (No. ORNL/CDIAC-105). Brookhaven National Lab., Dept. of Applied Science, Upton, NY (United States); Oak Ridge National Lab., Carbon Dioxide Information Analysis Center, TN (United States).
- 21 Martinez, A., Crook, E. D., Barshis, D. J., Potts, D. C., Rebolledo-Vieyra, M., Hernandez, L., & Paytan, A. (2019). Species-specific calcification response of Caribbean corals after 2-year transplantation to a low aragonite saturation submarine spring. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1905), 20190572.
- 22 Medellín-Maldonado, F., Cruz-Ortega, I., Pérez-Cervantes, E., Norzogaray-López, O., Carricart-Ganivet, J. P., López-Pérez, A., & Alvarez-Filip, L. (2023). Newly deceased Caribbean reef-building corals experience rapid carbonate loss and colonization by endolithic organisms. *Communications Biology*, 6(1), 934.
- 23 Molina-Hernández, A., González-Barrios, F. J., Perry, C. T., & Álvarez-Filip, L. (2020). Two decades of carbonate budget change on shifted coral reef assemblages: are these reefs being locked into low net budget states?. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1940), 20202305.
- 24 Perry, C. T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Smithers, S. G., Edinger, E. N., Steneck, R. S., & Mumby, P. J. (2013). Caribbean-wide decline in carbonate production threatens coral reef growth. *Nature communications*, 4(1), 1402.
- 25 Reyes-Nivia, C., Diaz-Pulido, G., Kline, D., Guldborg, O. H., & Dove, S. (2013). Ocean acidification and warming scenarios increase microbioerosion of coral skeletons. *Global change biology*, 19(6), 1919-1929.
- 26 Rico-Esenaro, S. D., de Jesús Adolfo Tortolero-Langarica, J., Iglesias-Prieto, R., & Carricart-Ganivet, J. P. (2023). The  $\delta^{15}\text{N}$  in *Orbicella faveolata* organic matter reveals anthropogenic impact by sewage inputs in a Mexican Caribbean coral reef lagoon. *Environmental Science and Pollution Research*, 30(56), 118872-118880.
- 27 Schönberg, C. H., Fang, J. K., Carreiro-Silva, M., Tribollet, A., & Wisshak, M. (2017). Bioerosion: the other ocean acidification problem. *ICES Journal of Marine Science*, 74(4), 895-925.
- 28 Silbiger, N. J., Donahue, M. J., & Brainard, R. E. (2017). Environmental drivers of coral reef carbonate production and bioerosion: A multi-scale analysis. *Ecology*, 98(10), 2547-2560.
- 29 Vargas-Angel, B., Richards, C. L., Vroom, P. S., Price, N. N., Schils, T., Young, C. W., ... & Brainard, R. E. (2015). Baseline assessment of net calcium carbonate accretion rates on US Pacific reefs. *PLoS One*, 10(12), e0142196.
- 30 Wisshak, Max, et al. "Ocean acidification accelerates reef bioerosion." (2012): e45124.
- 31 Young, C., Martin, J. B., Branyon, J., Pain, A., Valle-Levinson, A., Mariño-Tapia, I., & Vieyra, M. R. (2018). Effects of short-term variations in sea level on dissolved oxygen in a coastal karst aquifer, Quintana Roo, Mexico. *Limnology and Oceanography*, 63(1), 352-362.

## Capítulo V. Variación espacial de los procesos de calcificación y erosión, una mirada desde lo local a lo regional.”

*Pacífico*

### Título: “Macrobioerosión de corales constructores de arrecifes y su impacto en la dinámica de carbonatos en los arrecifes de Huatulco, Oaxaca, México”

**Publicado en:** Medellín-Maldonado F, Granja-Fernández R., González-Mendoza TM., García-Medrano D, Cabral-Tena R, Alvarez-Filip L, López-Pérez A. (2023). Macrobioerosión de corales constructores de arrecifes y su impacto en la dinámica de carbonatos en los arrecifes de Huatulco, México. *Hidrobiológica*, 33(2). DOI:10.24275/UACM7950

\* *Captura de pantalla de la publicación*

Hidrobiológica 2023, 33 (2): 179-189



**HIDROBIOLÓGICA**

<http://hidrobiologica.izt.uam.mx>

ISSN: 2448-7333

OPEN ACCESS  
Research Article  
August, 2023

Macrobioerosión de corales constructores de arrecifes y su impacto en la dinámica de carbonatos en los arrecifes de Huatulco, México

Macrobioerosion of the coral reef-building species and impact on carbonate budgets on the reefs of Huatulco, Mexico

Francisco Medellín-Maldonado<sup>1,2,3</sup>, Rebeca Granja-Fernández<sup>4</sup>, Tania M. González-Mendoza<sup>5</sup>, Diego Garcia-Medrano<sup>3</sup>, Rafael Cabral-Tena<sup>5</sup>, Lorenzo Alvarez-Filip<sup>2</sup>, Andrés López-Pérez<sup>3</sup>

Recibido: 01 de noviembre de 2022.

Aceptado: 28 de abril de 2023.

Publicado: agosto de 2023.

#### ABSTRACT

**Background.** Coral reefs exist thanks to the delicate balance between calcification and erosion processes. However, due to anthropogenic pressures, bioerosive processes have become the main forcing factors in reef growth patterns. Nevertheless, due to the morphology of the reefs located in the Mexican South Pacific (extensive plates of pocilloporids), estimating internal macrobioerosion is a challenge, resulting in a critical gap in bioerosion processes, particularly those occurring inside corals. **Objectives.** To measure the internal macrobioerosion of the main coral species and to know its impact on carbonate production in reefs. **Methods.** We used a computed tomography (CT) based approach to measure the volume of CaCO<sub>3</sub> removed by different groups of macrobioeroders. **Results.** We estimated percentages of internal macrobioerosion between 16.80 % and 26.67 % of the total volume of the colonies. We observed that sponges and mollusks are the guilds that most bioerode species of branching and massive morphology, respectively. We found macrobioerosion rates of  $1.51 \pm 0.11$  kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> for branched species and  $0.53 \pm 0.03$  kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> for massive species. The measured bioerosion processes accounted for 39.02 % and 43.86 % of CaCO<sub>3</sub> production. **Conclusions.** Although CT scanning represents higher costs than other approaches (i.e., X-rays), it is the only approach capable of measuring the internal macrobioerosion that occurs within the entire coral skeleton. This approach will allow us to produce more accurate carbonate balances than those that do not consider internal macrobioerosion, improving our estimates of the state of health of the reefs.

**Keywords:** bioerosion, carbonate budget, computed tomography.

*Nota: Texto sometido para publicación en Hidrobiológica y publicado en dicha revista*

**Título en español:** Macrobioerosión de corales constructores de arrecifes y su impacto en la dinámica de carbonatos en los arrecifes de Huatulco, México

**Título en Inglés:** Macrobioerosion of the coral reef-building species and impact on carbonate budgets on the reefs of Huatulco, Mexico

### **Abstract**

**Background.** Coral reefs exist thanks to the delicate balance between calcification and erosion processes. However, due to anthropogenic pressures, bioerosive processes have become the main forcing factors in reef growth patterns. Nevertheless, due to the morphology of the reefs located in the Mexican South Pacific (extensive plates of pocilloporids), estimating internal macrobioerosion is a challenge, resulting in a critical gap in bioerosion processes, particularly those occurring inside corals. **Objectives.** To measure the internal macrobioerosion of the main coral species and to know its impact on carbonate production in reefs. **Methods.** We used a computed tomography (CT) based approach to measure the volume of  $\text{CaCO}_3$  removed by different groups of macrobioeroders. **Results.** We estimated percentages of internal macrobioerosion between 16.80% and 26.67% of the total volume of the colonies. We observed that sponges and mollusks are the guilds that most bioerode species of branching and massive morphology, respectively. We found macrobioerosion rates of  $1.51 \pm 0.11 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  for branched species and  $0.53 \pm 0.03 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  for massive species. The measured bioerosion processes accounted for 39.02% and 43.86% of  $\text{CaCO}_3$  production. **Conclusions.** Although CT scanning represents higher costs than other approaches (i.e., X-rays), it is the only approach capable of measuring the internal macrobioerosion that occurs within the entire coral skeleton. This approach will allow us to produce more accurate carbonate balances than those that do not consider internal macrobioerosion, improving our estimates of the state of health of the reefs.

**Keywords:** bioerosion, carbonate budget, computed tomography.

## INTRODUCCIÓN

La construcción de los arrecifes es principalmente atribuida a los corales escleractinios debido a su capacidad de secretar grandes volúmenes de  $\text{CaCO}_3$ , que se van acumulando a lo largo del tiempo creando estructuras tridimensionales complejas (Perry *et al.*, 2008; Eyre *et al.*, 2014) las cuales son clave para mantener la biodiversidad y los servicios que prestan los arrecifes de coral. La tridimensionalidad resulta de la producción y acumulación de  $\text{CaCO}_3$  (acreción) aportada principalmente por corales y en menor medida por algas calcificantes incrustantes (CCA, por sus siglas en inglés), así como de la remoción de carbonatos (erosión) que ocurre en múltiples escalas temporales y espaciales involucrando diferentes organismos y variables ambientales (Perry *et al.*, 2008; Schönberg *et al.*, 2017). Adicionalmente, existen procesos involucrados en la remoción de carbonatos que favorece la creación de hábitats, creación de sedimentos, así como la reincorporación de carbonatos a la columna de agua (Schönberg *et al.*, 2017; Tribollet *et al.*, 2022). No obstante, el delicado equilibrio entre la producción y la erosión se ha alterado en muchos arrecifes del mundo debido a cambios en el funcionamiento de los arrecifes y en el medio ambiente circundante (Cornwall *et al.*, 2021). La disminución en la producción de  $\text{CaCO}_3$  por parte de los corales y el aumento en la remoción de carbonatos por los diferentes tipos de erosión, modifican negativamente el crecimiento del arrecife (Perry *et al.*, 2008), llevándolos a estados de baja producción de carbonatos o incluso a estados donde la erosión domina sobre la producción (Cornwall *et al.*, 2021).

Nuestra comprensión sobre los procesos involucrados en la dinámica de los carbonatos en los arrecifes se ha centrado en los procesos de calcificación (Lange *et al.*, 2020), en gran parte en conocer el efecto que tienen condiciones adversas (p.ej., aumento de la temperatura, acidificación, exceso de nutrientes) sobre el potencial que tienen las diferentes especies de coral para secretar  $\text{CaCO}_3$  (Manzello *et al.*, 2015; Mollica *et al.*, 2018). Debido a las recientes e importantes presiones de origen antropogénico, se reconoce cada vez más a los procesos erosivos como los principales forzamientos en los patrones de crecimiento de los arrecifes (Perry & Alvarez-Filip, 2019; Cornwall *et al.*, 2021). Pese a su importancia, la comprensión de los distintos procesos erosivos que impactan la estructura carbonatada de los arrecifes sigue siendo poco comprendida debido a que la mayoría de estos ocurren tanto en la superficie como al interior de las estructuras carbonatadas (Schönberg *et al.*, 2017). La

erosión de los arrecifes se clasifica en tres grandes procesos: 1) biológica (remoción de carbonatos por organismos), 2) química (disolución de carbonatos por niveles bajos de pH del agua de mar) y 3) física (fragmentación de estructuras calcáreas por efectos mecánicos).

En gran medida, el conocimiento sobre los procesos erosivos versa sobre la erosión biológica, también llamada bioerosión, principalmente aquella que resulta de la actividad de los bioerosionadores externos, como algunas especies de peces, erizos de mar y esponjas (Glynn & Manzello, 2015; Lange *et al.*, 2020). Estos organismos erosionan la superficie de los esqueletos de corales vivos y muertos creando hábitats para otros organismos, no obstante, cuando la densidad de bioerosionadores aumenta su actividad puede causar pérdida de tridimensionalidad (p.ej., aplanamiento) de los arrecifes (Glynn & Manzello, 2015; Schönberg *et al.*, 2017). Los peces conforman el grupo de bioerosionadores externos más estudiado a nivel global (Glynn & Manzello, 2015). En los arrecifes del Pacífico oriental tropical (POT) se ha estimado que, los peces remueven alrededor de  $0.30 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  (Enochs & Glynn, 2017). Dentro de los equinodermos, los erizos de mar son los macrobioerosionadores externos más conspicuos, en el POT se les atribuye una tasa de erosión en el rango de  $0.70\text{-}10 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  (Herrera-Escalante *et al.*, 2005; López-Pérez & López-López, 2016); incluso se han reportado tasas extremas que van de 10 a  $20 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  calculadas para arrecifes de Centroamérica (Glynn, 1988).

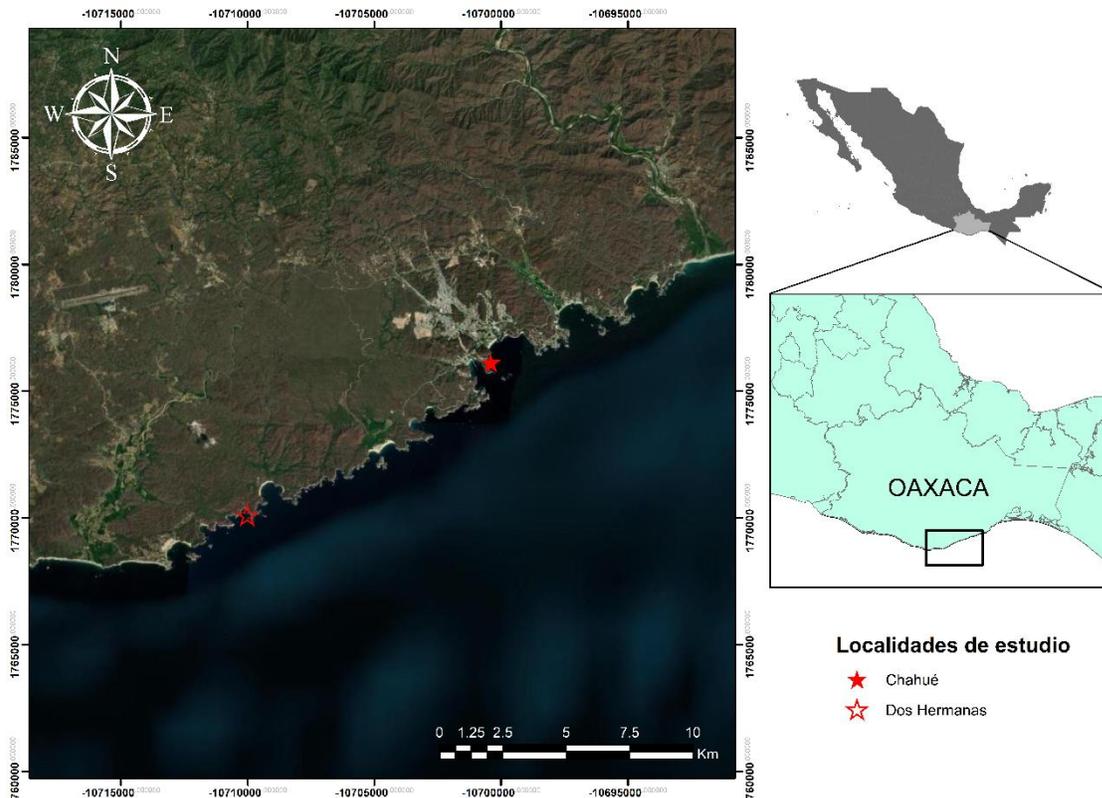
Aunque siguen persistiendo vacíos de información sobre los bioerosionadores externos en arrecifes ubicados dentro del POT, el mayor desconocimiento en los arrecifes de esta zona se encuentra en la actividad de los bioerosionadores internos (Lange *et al.*, 2020). Lo anterior, debido a que los arrecifes del POT se componen de extensas placas coralinas creadas por el entramado de colonias de diferentes especies de pocilopóridos (López-Pérez *et al.*, 2012) que impiden monitorear la presencia de macrobioerosionadores internos (p. ej., moluscos bivalvos, esponjas y poliquetos). En términos generales, sabemos que los bioerosionadores internos se agrupan en dos categorías por el tamaño de perforación que causan a las estructuras calcáreas: 1) microerosionadores ( $< 100 \mu\text{m}$ ) y 2) macrobioerosionadores ( $> 100 \mu\text{m}$ ) (Tribollet & Golubic, 2011; Tribollet *et al.*, 2019). Los microerosionadores son el primer grupo en invadir los esqueletos de coral y utilizan la disolución química para penetrar los esqueletos (Tribollet & Golubic, 2011), reduciendo la densidad y aumentando la porosidad

(Leggat *et al.*, 2019); dentro de esta categoría se encuentran microalgas, cianobacterias y hongos (Pernice *et al.*, 2020). El debilitamiento de los esqueletos por parte de los microerosionadores permite la penetración de macrobioerosionadores como bivalvos, poliquetos y esponjas (Tribollet & Golubic, 2011). En conjunto, la actividad de ambos grupos de organismos disminuye la dureza de los esqueletos haciéndolos más propensos a experimentar fragmentación por el efecto mecánico de eventos hidrometeorológicos y geológicos (Carballo *et al.*, 2008). Específicamente, los macrobioerosionadores internos emplean una combinación de acciones mecánicas y químicas para penetrar los esqueletos (Nava & Carballo, 2008; Glynn & Manzello, 2015). En arrecifes del POT, los macroerosionadores internos pueden representar hasta el 40% del volumen interno de los esqueletos que infestan (Lazar & Loya, 1991; Cosain-Díaz *et al.*, 2021). El grupo de macroerosionadores internos mejor estudiado dentro del POT son las esponjas, debido a que son el bioerosionador interno más común y con la tasa más alta de remoción de  $\text{CaCO}_3$  (Carballo *et al.*, 2008; Alvarado *et al.*, 2016). Por su parte, existen grupos menormente estudiados como moluscos bivalvos y poliquetos, cuya tasa de bioerosión se desconoce en los arrecifes del POT. El principal obstáculo para seguir de cerca la actividad de estos organismos dentro de los esqueletos de coral vivos y muertos, es la dificultad para cuantificar la remoción que se causa al interior de los esqueletos.

Los presupuestos de carbonatos son considerados una herramienta útil para cuantificar diferentes procesos de acreción y erosión, pues proporcionan una estimación del estado de salud arrecifal en términos de la producción de  $\text{CaCO}_3$ . No obstante, la generación de los presupuestos pasa por la cuantificación de cada uno de los procesos (p. ej., calcificación y erosión) y de los grupos de organismos involucrados (Perry *et al.*, 2008). Sin embargo, en la mayoría de los arrecifes a nivel global, como ocurre en el caso del POT, existe información limitada sobre la mayoría de los procesos erosivos, especialmente los que ocurren al interior de los esqueletos (Lange *et al.*, 2020). Adicionalmente, el enfoque basado en censos empleado para monitorear los arrecifes y construir los presupuestos de carbonatos (Perry *et al.*, 2008; Lange *et al.*, 2020) posee características metodológicas que dificultan su aplicación directa para los sistemas localizados en el POT (Cabral-Tena en revisión). La más relevante de ellas, es la relacionada con la evaluación de macrobioerosionadores internos, puesto que en el POT la mayoría de estos organismos infestan los corales por su base de crecimiento y

penetran al interior del mismo (p.g., *Cliothisa deletrix* (Pang, 1973) y *Pione lampa* (de Laubenfels, 1950) (Nava & Carballo, 2008), sin dejar evidencia superficial de su presencia y, por tanto, haciendo casi imposible la cuantificación de la cantidad de  $\text{CaCO}_3$  removido de los sistemas (Schönberg *et al.*, 2017).

Por este motivo, para cuantificar la tasa de macroerosión en los arrecifes del POT, se han recolectado fragmentos de corales que se han analizado por medio de imágenes 2D de rayos-X (Cosain-Díaz *et al.*, 2021). No obstante, estos análisis solo se han llevado a cabo en corales de crecimiento masivo, además este enfoque solo permite evaluar una sección de los corales (eje de crecimiento máximo). Debido a la importancia de la bioerosión como agente modelador de la complejidad estructural de los arrecifes (Perry *et al.*, 2014), y a la falta de estudios para evaluar la actividad de macroerosionadores internos en los arrecifes del Pacífico Sur de México (PSM), se cuantificó la remoción de  $\text{CaCO}_3$  que causan en colonias de las principales especies de coral constructoras de arrecifes empleando un análisis 3D por medio de tomografía computarizada (TC), el cual permite medir la macroerosión interna que ocurre en toda la colonia y/o fragmento de coral. Obtener la tasa de macrobioerosión interna en esta zona del POT es particularmente relevante debido a que los arrecifes del PSM, se caracterizan por desarrollarse en regiones donde existen condiciones que marginan el crecimiento de los corales y aumentan la actividad de los bioerosionadores limitando la acreción arrecifal (p. ej., bajo pH, baja saturación de  $\Omega_{ar}$ , alta variabilidad de  $T^\circ$ ) (Chapa-Balcorta *et al.*, 2015; Medellín-Maldonado *et al.*, 2016; Cosain-Díaz *et al.*, 2021). Por esta razón, también se estimó la producción de  $\text{CaCO}_3$  en los sitios de estudio empleando la metodología ReefBudget (Perry *et al.*, 2008; Cabral-Tena en revisión), con el objetivo de observar el impacto que ejerce la macrobioerosión sobre la producción de  $\text{CaCO}_3$ .



**Figura. 1.** Localización geográfica de las localidades de estudio.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio:** Comprende dos comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, situadas en la costa oriental de México: Dos Hermanas ( $15^{\circ}42' \text{ N}$ ,  $96^{\circ}12' \text{ W}$ ) y Chahué ( $15^{\circ}44' \text{ N}$ ,  $96^{\circ}07' \text{ W}$ ) (Fig. 1). El arrecife Chahué se caracteriza por estar en una zona con asentamientos humanos bien desarrollados, además, está cerca de la desembocadura de ríos (López-Pérez *et al.*, 2019), por este motivo las presiones locales como el aumento de nutrientes y la calidad del agua podría ser marcadamente diferente a las condiciones del arrecife Dos Hermanas debido a que este se encuentra alejado de asentamientos humanos y desembocaduras de ríos. Los arrecifes ubicados en esta zona del PSM experimentan intensos periodos de surgencias (marzo–abril) (Chapa-Balcorta *et al.*, 2015); durante estos periodos se ha observado que la temperatura superficial del mar (TSM) puede descender hasta  $8^{\circ}\text{C}$  (promedio anual  $28.7^{\circ}\text{C}$ ), además de un descenso en el pH y una menor concentración de  $\Omega_{\text{ar}}$  (Chapa-Balcorta *et al.*, 2015). En estos arrecifes, 16 especies de coral hermatípicos de

tres géneros han sido reportados (Reyes-Bonilla & Leyte-Morales, 1998). La producción de  $\text{CaCO}_3$  es dominada por el género *Pocillopora*, mientras que los géneros *Pavona* y *Porites* contribuyen en proporciones significativamente menores, además que el mayor porcentaje de su producción está restringida a aguas más profundas ( $> 10\text{m}$ ) (Medellín-Maldonado *et al.*, 2016).

**Trabajo de campo y parametrización de los procesos de calcificación y bioerosión:** La producción y la erosión bruta de  $\text{CaCO}_3$  de las áreas de estudio se estimaron empleando una adaptación de la metodología ReefBudget. El enfoque permite cuantificar la contribución relativa en términos de producción y erosión de diferentes organismos a partir de censos visuales (Perry *et al.*, 2008). En agosto 2019, en cada arrecife, se recopilaron datos a lo largo de seis transectos de 10 m de largo sobre las estructuras más desarrolladas de cada arrecife (Dos Hermanas: 3-6 m de profundidad; Chahué: 2-4m de profundidad). Cada transecto se colocó de forma aleatoria perpendicular a la costa y con una separación de, al menos, 5 m de distancia. En cada transecto, empleando una cinta métrica, se midió siguiendo la rugosidad del sustrato (contorno), la distancia cubierta por cada grupo béntico en cm lineales (coral, coral muerto, algas coralinas incrustantes, macroalgas, tapete algal, tapete algal con sedimentos, escombros y arena).

La tasa de calcificación se estimó empleando el método ReefBudget IP v1.4 modificado (Cabral-Tena en revisión). Brevemente, el método modificado considera la morfología de las colonias de coral, el tamaño de las colonias individuales y las tasas de calcificación específicas (reportadas por Medellín-Maldonado *et al.*, 2016 para la zona de estudio) para estimar la producción bruta anual de carbonato de coral ( $\text{Coral G} = \text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ). Este mismo proceso se empleó para modificar la tasa de calcificación de las CCA de acuerdo a lo propuesto por Alvarado-Rodríguez *et al.* (2022).

**Tabla 1.** Especie, tipo de morfología y número (n) de fragmentos recolectados en los arrecifes Dos Hermanas (DH), y Chahué (CH). \* Especies masivas presentes solo en el arrecife Dos Hermanas.

Especie	Arrecife	Morfología	n
	DH		3
<i>Pocillopora capitata</i>	CH	ramificada	3
	DH		3
<i>Pocillopora verrucosa</i>	CH	ramificada	3
	DH		3
<i>Pocillopora inflata</i>	CH	ramificada	3
	DH		3
<i>Pocillopora meandrina</i>	CH	ramificada	3
<i>Pavona gigantea</i>	DH	masiva	3
<i>Porites panamensis</i>	DH	masiva	3

Debido a la estructura de los arrecifes del PSM (placas coralinas extensas creadas por el entramado de ramas de *Pocillopora* spp.), la única forma de observar presencia de macrobioerosionadores internos (moluscos bivalvos, esponjas y poliquetos) y medir su tasa de bioerosión es recolectando fragmentos de coral. Por tal motivo, a lo largo de los transectos desplegados a 3 m de profundidad, en ambos arrecifes, se recolectaron ramas de diferentes especies del género ramificado *Pocillopora* (~15 cm largo, ~3 cm ancho, n= 24; Tabla 1). Por otra parte, en el arrecife Dos Hermanas se recolectaron fragmentos de colonias de los géneros masivos *Pavona* y *Porites*, todos a 6 m de profundidad (~10 cm largo, ~15 cm ancho, n= 6, Tabla 1).

**Tomografía computarizada de rayos X:** En el laboratorio, la materia orgánica de los fragmentos recolectados se eliminó con una solución de hipoclorito de sodio al 10 %; posteriormente, los corales se lavaron con agua corriente y se secaron a 60 °C durante 24 h. Posteriormente, todos los esqueletos fueron escaneados mediante TC utilizando un equipo Optima 540 de GE Medical Systems. El barrido de las colonias se realizó a 140 kV y 60 mA. Cada imagen tuvo un grosor de 1.5 mm y se reconstruyó en incrementos de 2.0 mm utilizando el algoritmo "Bone". Las imágenes 2D de cada escaneo (~400) fueron exportadas desde el tomógrafo en formato DICOM para su análisis.

Las imágenes DICOM obtenidas por medio de las TC fueron analizadas mediante el programa Drishti v.2.6.3 (<https://github.com/nci/drishti/releases>). Los componentes de estas

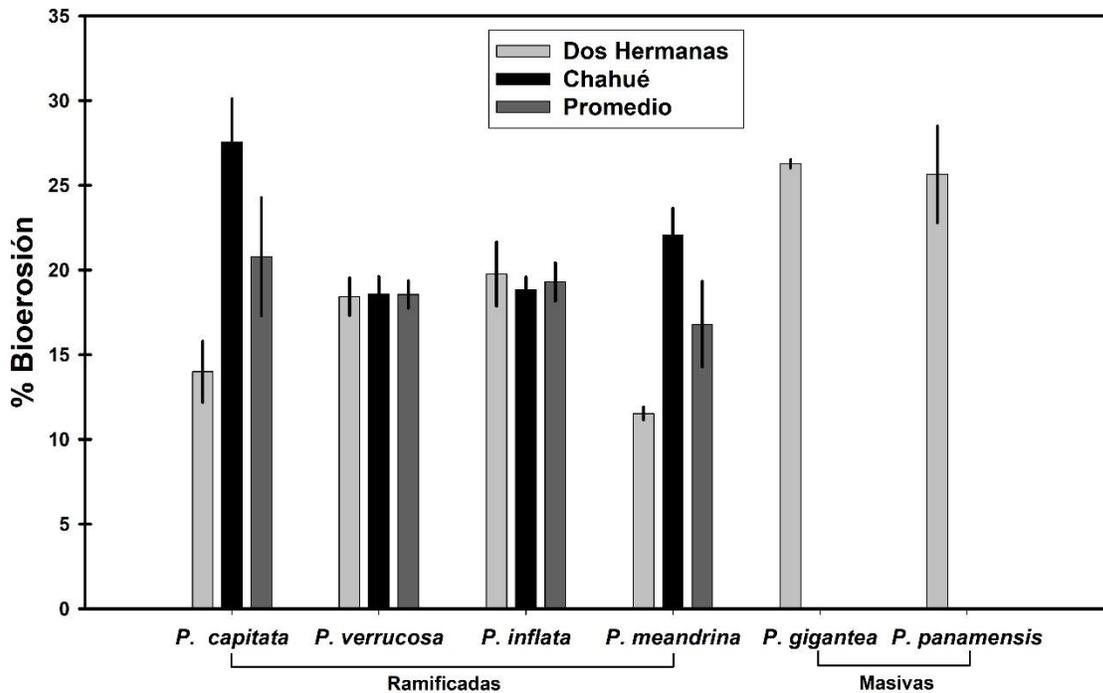
imágenes se reducen a dos colores: 1) blanco, que corresponde al esqueleto coralino (valores altos en Unidades Hounsfield  $>1000$  HU) y 2) negro, correspondiente al espacio vacío (valores bajos en unidades Hounsfield  $< -1000$  HU) (Medellín-Maldonado *et al.*, 2022); por consiguiente, las áreas dentro del esqueleto en color negro representan zonas erosionadas. Se identificaron zonas erosionadas mayores a 1 mm en cada imagen dentro de cada escaneo para asegurar que se trataba de marcas de macrobioerosión ( $\sim 400$ ). Posteriormente, se empleó la herramienta “contornos activos” para delimitar el perímetro de las marcas de macrobioerosión del área del esqueleto agregando una etiqueta de color. Esta metodología fue replicada en todas las imágenes 2D, lo que corresponde a una porción de cada área bioerosionada. Luego de la segmentación, se realizó una reconstrucción 3D de la colonia y la zona erosionada para calcular el porcentaje del volumen total erosionado ( $\text{cm}^3$ ), sobre el volumen de la colonia empleando la función “getvolume” del software Drishti v.2.6.3. Posteriormente, se promedió el porcentaje de volumen erosionado por especie en cada arrecife. Después, para calcular el porcentaje de macrobioerosión causado por cada uno de estos tres grupos: a) moluscos bivalvos, b) esponjas y c) poliquetos, se analizaron visualmente las reconstrucciones 3D de las marcas de macrobioerosión para determinar su origen de acuerdo a su firma tafonómica (forma de la zona bioerosionada; Perry & Hepburn, 2008).

Con el objetivo de establecer un indicador del impacto de la macrobioerosión interna sobre la calcificación neta, se estimó la tasa de macrobioerosión interna total ( $\text{kg m}^{-2} \text{CaCO}_3 \text{ año}^{-1}$  agrupando moluscos, esponjas y poliquetos) por género de coral (*Pocillopora*, *Porites*, *Pavona*). Primeramente, se estimó la edad promedio de los fragmentos recolectados de las especies con morfología masivas y ramificadas. Para las primeras, la edad promedio se calculó considerando el número de bandas promedio observadas en los fragmentos de cada especie en las TC (Medellín-Maldonado *et al.*, 2022). Por su parte, para estimar la edad de las especies con morfología ramificada, se dividió la altura de las ramas por la tasa de extensión anual promedio del género *Pocillopora* (2.05 cm; Medellín-Maldonado *et al.*, 2016). Finalmente, se estimó la tasa de macrobioerosión interna multiplicando el volumen promedio de macrobioerosión total en cada género de coral ( $\text{cm}^3$ ) por la media de la densidad de su esqueleto ( $\text{g de CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$ ), dividido por la edad de la colonia (años; DeCarlo *et al.*, 2015).

**Análisis estadísticos:** La diferencia entre el porcentaje de macrobioerosión interna entre arrecifes y morfologías se evaluó mediante la prueba t de Student, previo análisis de normalidad y homocedasticidad. Debido a que en el arrecife Chahué no habitan especies masivas, el análisis entre arrecifes solo consideró las especies de morfología ramificada (Dos Hermanas n= 12, Chahué n= 12).

## RESULTADOS

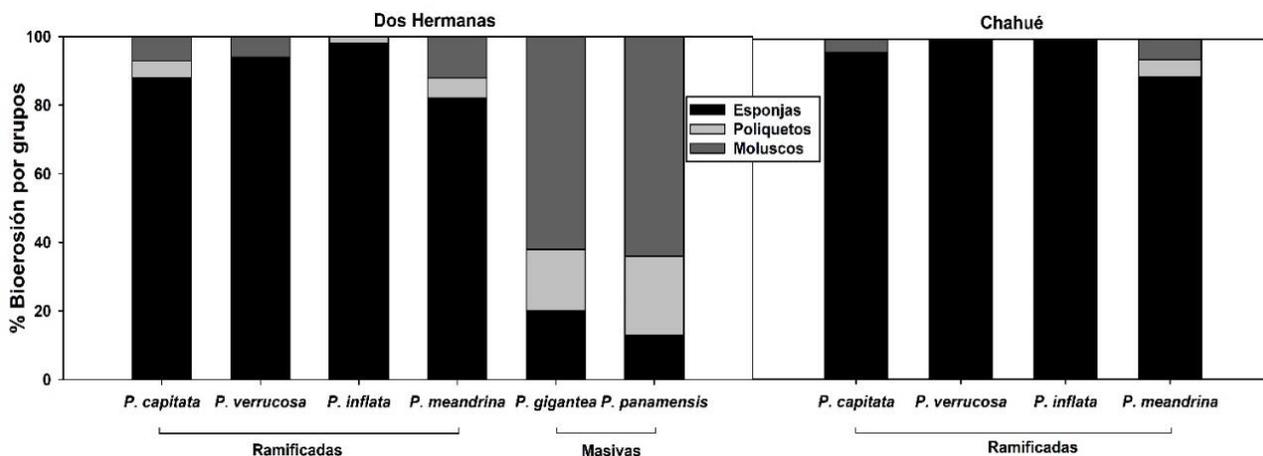
El porcentaje de macrobioerosión total interna varió entre especies, morfología de corales y entre arrecifes. Entre las especies de corales con crecimiento ramificado, *Pocillopora capitata* (Verrill, 1864) mostró el porcentaje de macrobioerosión interna promedio más alto con  $20.77 \pm 3.48\%$  ( $\pm$  Error estándar) (Dos Hermanas  $13.99 \pm 2.20\%$ ; Chahué  $27.56 \pm 3.10\%$ ; Fig. 2). La macrobioerosión interna en *P. capitata* presentó diferencias significativas entre arrecifes (t de Student= -3.56, p= 0.02). Por su parte, *Pocillopora inflata* (Glynn, 1999) presentó un porcentaje promedio de macrobioerosión de  $19.29 \pm 1.13\%$  (Fig. 2), siendo el arrecife Dos Hermanas donde se registraron los valores más elevados ( $19.76 \pm 2.31\%$ ; Fig. 2) en comparación con Chahué ( $18.83 \pm 0.91\%$ ; Fig. 2). No se observaron diferencias significativas en la macrobioerosión interna de *P. inflata* entre ambos arrecifes. *Pocillopora verrucosa* (Ellis & Solander, 1786) presentó un promedio general de porcentajes de macrobioerosión interna de  $18.55 \pm 2.52\%$  (Fig. 2) y obtuvo valores de  $18.41 \pm 1.36\%$  y de  $18.69 \pm 1.31\%$  en Dos Hermanas y Chahué, respectivamente; esta especie tampoco presentó diferencias significativas en su macrobioerosión interna entre los arrecifes. Finalmente, *Pocillopora meandrina* (Dana, 1846) obtuvo el valor promedio más bajo con  $16.80 \pm 2.53\%$  de macrobioerosión interna (Dos Hermanas  $22.07 \pm 1.95\%$ ; Chahué  $11.53 \pm 0.46\%$ ; Fig. 2); esta especie presentó diferencias significativas en la macrobioerosión interna entre arrecifes (t de Student= -5.25, p< 0.05). Finalmente, cuando se agruparon los valores de macrobioerosión interna de las especies de pocilopóridos, los arrecifes Dos Hermanas y Chahué mostraron diferencias significativas (t de Student= -3.16, p< 0.05).



**Figura. 2.** Porcentaje de macrobioerosión interna en los esqueletos de las principales especies de coral constructoras de arrecifes en el Pacífico sur mexicano. Los valores representan la media  $\pm$  error estándar.

Respecto a las especies con morfología masiva (solo registradas en el arrecife Dos Hermanas), los esqueletos de *Pavona gigantea* (Verrill, 1869) tuvieron un porcentaje promedio de macrobioerosión interna ligeramente mayor ( $26.64 \pm 0.28\%$ ; Fig. 2) que la observada en el coral *Porites panamensis* (Verrill, 1866) ( $25.64 \pm 3.49\%$ ; Fig. 2). No se observaron diferencias estadísticamente significativas cuando se compararon los valores de macrobioerosión interna entre ambas especies de crecimiento masivo.

El porcentaje de macrobioerosión interna en los esqueletos ramificados de *Pocillopora* fue dominado por las esponjas. El  $\text{CaCO}_3$  removido por este grupo representó el  $90.50 \pm 4.04\%$  en Dos Hermanas y el  $96.25 \pm 2.59\%$  en Chahué (Fig. 3). En porcentajes sensiblemente menores, los moluscos removieron el  $6.25 \pm 2.84\%$  en Dos Hermanas y el  $2.50 \pm 1.50\%$  en Chahué del material carbonatado, mientras que los poliquetos removieron el  $3.25 \pm 1.59\%$  en Dos Hermanas y  $1.25 \pm 1.25\%$  en Chahué. Cuando se compararon los valores de macrobioerosión interna causado por cada grupo de macrobioerosionadores entre arrecifes no se observaron diferencias significativas.



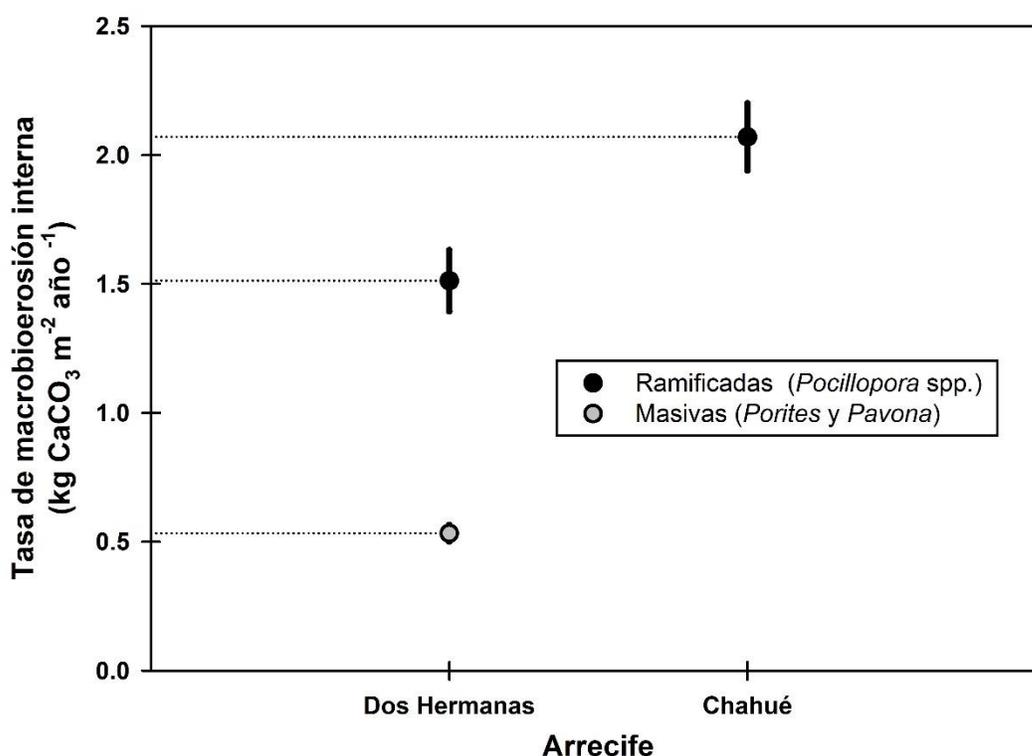
**Figura. 3.** Porcentaje de macrobioerosión interna causada por diferentes gremios en los esqueletos de las principales especies constructoras de arrecifes del Pacífico sur mexicano.

Las especies masivas, por su parte, fueron afectadas principalmente por los moluscos (*P. gigantea*  $62 \pm 5.67$  % en promedio; *P. panamensis*  $64 \pm 3.76$  %). Los poliquetos causaron una macrobioerosión de  $18 \pm 4.65$  % y de  $23 \pm 7.87$  % en *P. gigantea* y *P. panamensis*, respectivamente. Finalmente, la remoción de  $\text{CaCO}_3$  en las especies masivas por parte de las esponjas solo representó entre el  $13 \pm 2.19$  y el  $20 \pm 5.07$ % en *P. gigantea* y *P. panamensis*, respectivamente. No se observaron diferencias significativas entre el porcentaje de macrobioerosión causado por cada grupo en ambos géneros masivos.

Debido al número limitado de réplicas para establecer una tasa de macrobioerosión interna ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), se agruparon las especies de coral por morfología (Fig. 4). Considerando la tasa de extensión anual promedio, la edad calculada de las especies pertenecientes al género *Pocillopora* fue de  $4.04 \pm 0.15$  años, mientras que fue de  $5.5 \pm 0.33$  años la edad estimada para los géneros de crecimiento masivo (*Pavona* y *Porites*). Por lo anterior, la tasa de macrobioerosión interna estimada para las especies ramificadas fue de  $1.51 \pm 0.11 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en el Arrecife Dos Hermanas y de  $2.16 \pm 0.98 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en el arrecife Chahué siendo significativamente mayor que la calculada para las especies masivas de  $0.53 \pm 0.03 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en este mismo arrecife (t de Student = -3.03,  $p = 0.005$ ) (Fig. 4).

En los dos arrecifes estudiados se obtuvieron balances de  $\text{CaCO}_3$  positivos. La producción bruta de los procesos de calcificación en el arrecife Dos Hermanas fue de  $7.40 \pm 0.73 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  mientras que en Chahué fue de  $6.01 \pm 1.26 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  (Fig. 5). La

producción de  $\text{CaCO}_3$  en ambos arrecifes fue predominantemente realizada por los corales. La microbioerosión fue el proceso erosivo preponderante en ambos arrecifes, removiendo  $0.81 \pm 0.15$  y  $1.15 \pm 0.70$   $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en Dos Hermanas y Chahué, respectivamente. La macrobioerosión interna removió  $0.51 \pm 0.11$   $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en el arrecife Dos Hermanas, mientras que en Chahué significó la pérdida de  $0.90 \pm 0.11$   $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ . El balance final de carbonatos en ambos arrecifes indica una G producción neta de  $6.07$   $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en Dos hermanas, y de  $3.96$   $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en Chahué (Fig. 5).

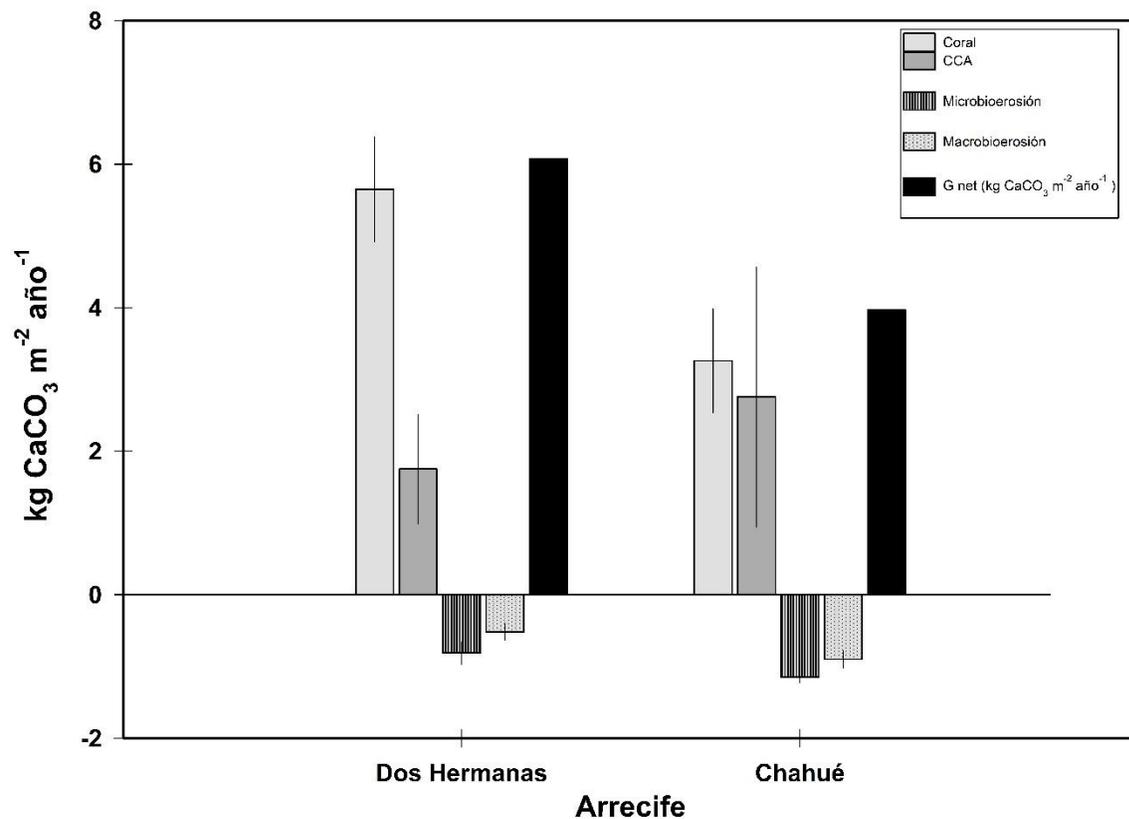


**Figura. 4.** Tasa de macrobioerosión interna total (agrupando esponjas, poliquetos y moluscos) en corales de crecimiento ramificado y masivo en los arrecifes del Pacífico sur mexicano. Los valores representan la media  $\pm$  error estándar.

## DISCUSIÓN

La TC demostró ser una gran herramienta para el análisis de la macrobioerosión interna, especialmente en especies del género *Pocillopora* que, debido a su morfología ramificada y volumen reducido, difícilmente pueden ser analizadas empleando enfoques como el análisis de radiografías de lajas de coral que se obtienen del eje de máximo crecimiento de las

colonias (Cosain-Díaz *et al.*, 2021). Por otra parte, pese a que el empleo de radiografías, es un enfoque rápido y de bajo costo para medir el porcentaje de macrobioerosión interna, los cálculos derivados de este enfoque corresponden a un área significativamente reducida del total de la colonia (Medellín-Maldonado *et al.*, 2022). Adicionalmente, debido a que en el POT, en comparación con otras áreas del mundo, el mayor porcentaje de macrobioerosión interna en *Pocillopora* es realizado por esponjas endolíticas (Nava & Carballo, 2008; Glynn & Manzello, 2015), el análisis de la macrobioerosión interna de colonias de pocilopóridos por TC, se torna especialmente importante debido a que en la superficie de sus esqueletos no se observan señales de infestación por esponjas (Nava & Carballo, 2008). Debido a lo anterior y pese a que la TC representa un enfoque costoso, es una herramienta en extremo útil; de hecho, el empleo de la TC es el único enfoque que permite cuantificar el volumen erosionado del interior de todas las secciones de la colonia, permitiendo hacer estimaciones más precisas, y produciendo resultados más confiables que aquellos obtenidos por otros enfoques (DeCarlo *et al.*, 2015).



**Figura. 5.** Balance de carbonatos ( $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) en los arrecifes Dos Hermanas y Chahué, Bahías de Huatulco. Se muestran la contribución relativa de diferentes procesos de calcificación y erosión. Los valores representan el promedio  $\pm$  error estándar. CCA= Alga Coralina Incrustante.

Los datos demuestran que la infestación interna de macrobioerosionadores en los esqueletos de las principales especies de corales constructores de arrecifes en Huatulco es alta ya que representan hasta el 27.60% de la remoción de  $\text{CaCO}_3$  producido por los corales a nivel arrecife. Esto es de gran relevancia debido a que se ha observado que la presencia de macrobioerosionadores internos debilita la matriz esquelética (Tribollet & Golubic, 2011), aumentando la actividad de macrobioerosionadores superficiales como los erizos de mar y peces (Chazottes *et al.*, 2017). Por otro lado, el debilitamiento de las estructuras a causa de la macrobioerosión, podría conducir a una pérdida de la complejidad estructural debido al colapso de la estructura coralina (Morais *et al.*, 2022). Esto es particularmente preocupante en la zona de estudio debido a que la estructura de los arrecifes del PSM está dominado principalmente por placas de coral construidas de ramas imbricadas de *Pocillopora* spp. Dichas ramas se extienden verticalmente por más de 1 m de longitud, por lo que la actividad de macrobioerosionadores dentro de las ramas delgadas de *Pocillopora* podría colapsar las placas en escalas de tiempo relativamente cortas (años), comparado con arrecifes del Caribe donde la complejidad depende de la estructura formada por especies de crecimiento masivo de mayor volumen (p.g., *Orbicella* spp., *Acropora* spp.) (Alvarez-Filip *et al.*, 2013). Concurrentemente, solo la parte más apical (< 10 cm) de las placas formadas por especies del género *Pocillopora* se encuentran vivas, mientras que el resto es esqueleto muerto (Enochs & Manzello, 2012). Como consecuencia, las bases de las colonias podrían experimentar actividades de macrobioerosión más intensas debido a la falta de protección de tejido vivo (Kline *et al.*, 2019; Leggat *et al.*, 2019).

Este trabajo representa la primera estimación de la cantidad de  $\text{CaCO}_3$  que remueven diferentes grupos de organismos macrobioerosionadores de los esqueletos de corales formadores de arrecifes en el PSM. Estudios realizados en arrecifes del POT empleando sustratos experimentales de *Pocillopora* han reportado porcentajes de remoción de  $\text{CaCO}_3$  de alrededor de 36%. Dichas observaciones fueron calculadas a partir de la diferencia del antes y después del peso seco de los sustratos experimentales; sin embargo, esta diferencia en el peso también puede verse influenciada por procesos de cementación (Wizemann *et al.*,

2018). Respecto al porcentaje de macrobioerosión interna en especies masivas, los porcentajes observados en este estudio se comparan por lo reportado por Cosain-Díaz *et al.* (2021) y Martínez-Castillo *et al.* (2022) para especies de los géneros *Pavona* y *Porites* en arrecifes ubicados en el Pacífico Central Mexicano (PCM). En los estudios señalados, se utilizó la técnica radiográfica en colonias de *P. panamensis*, *Porites lobata* Dana, 1846 y *P. gigantea* como medio para determinar la remoción, reportando porcentajes de macrobioerosión interna entre 20.86 y 24.37%. En contraste con los resultados del presente estudio, en el PCM las esponjas fueron el grupo que presentó el mayor porcentaje de erosión en los esqueletos. La diferencia entre grupos podría ser indicador de las condiciones ambientales específicas de cada sitio y estar relacionado con los hábitos alimenticios de los erosionadores (Glynn & Manzello, 2015). Por ejemplo, se ha encontrado una correlación entre el porcentaje de infestación de bivalvos como *Lithophaga* spp., y condiciones eutróficas (Glynn & Manzello 2015; Rice *et al.*, 2020). Aunque la diferencia observada en la macrobioerosión entre grupos podría ser reflejo de la metodología empleada. En este estudio, la mayoría de la macrobioerosión causada por moluscos bivalvos la encontramos en las bases de la colonia en las secciones laterales, alejadas del eje máximo de crecimiento (zona central), de donde se obtienen las lajas que son analizadas mediante la técnica de rayos-X (Cosain-Díaz *et al.*, 2021).

La diferencia significativa que encontramos entre el porcentaje de macrobioerosión interna entre los arrecifes Dos Hermanas y Chahué podría respaldar la hipótesis que sugiere que las condiciones ambientales particulares de cada arrecife (aumento de nutrientes y la calidad del agua resultado de la desembocadura de ríos y asentamientos humanos) modulan la actividad de los macrobioerosionadores internos (Dee *et al.*, 2023). Por ejemplo, Chahué, donde se encontraron los porcentajes de macrobioerosión interna más altos ( $21.79 \pm 1.37$  %), es un arrecife de poca profundidad (< 6 m) que colinda con la costa, además de estar cercano a zonas con niveles altos de asentamientos humanos y desembocaduras de ríos (Fig. 1). Por su parte, Dos Hermanas es un arrecife que alcanza mayores profundidades (hasta 14 m) y cuyo menor porcentaje de macrobioerosión interna ( $15.92 \pm 1.24$  %) posiblemente se deba por la mejor calidad del agua, ya que se desarrolla lejano de zonas con asentamientos humanos y desembocaduras de ríos. No obstante, para probar esta hipótesis se necesitan investigaciones

que contemplen el monitoreo continuo de diferentes factores ambientales (p.ej., pH, nitratos, etc.) para comprender mejor su relación con la macrobioerosión interna.

La tasa de macrobioerosión interna observada es sensiblemente menor al intervalo reportado en el Pacífico de México por Nava & Carballo (2008), el cual oscila entre 2.9 y 7.1 kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>. Concurrentemente, las tasas calculadas en otras latitudes son significativamente menores comparadas con nuestras estimaciones. Por ejemplo, Kiene & Hutchings (1994) calcularon una erosión interna de entre 0.05 y 0.22 kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> en un arrecife australiano. Estudios más recientes han reportado tasas de macrobioerosión interna entre 0.03 y 0.27 kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> en arrecifes de Australia y Florida, respectivamente (Osorno *et al.*, 2005; Kuffner *et al.*, 2019). Aunque las condiciones en que se desarrollan los sistemas arrecifales podrían explicar las diferencias en las tasas de macrobioerosión respecto a otros estudios, una parte de la diferencia entre estudios obedece a las particularidades metodológicas. Aquí utilizamos la edad promedio de las colonias para estimar la tasa de bioerosión; no obstante, nuestro marco temporal de referencia (cinco años) puede ser bastante alto y por consiguiente subestimar la remoción de CaCO<sub>3</sub>. Por lo anterior, las estimaciones construidas a partir de enfoques experimentales que controlan el marco temporal de referencia (Enoch *et al.*, 2016), puede resultar en estimaciones más precisas.

Debido a que la mayoría de los organismos macrobioerosionadores son difíciles de monitorear, y aún más difícil de analizar, a menudo la contribución de su actividad bioerosionadora es pasada por alto a la hora de construir balances de carbonatos (Lange *et al.*, 2020). Debido a lo anterior, generalmente se emplean tasas calculadas para otras latitudes, con contextos ambientales diferentes y empleando diferentes metodologías (p.ej., peso boyante, radiografías, TC) creando balances poco certeros (Lange *et al.*, 2020). En este sentido, nuestros hallazgos demuestran que la macrobioerosión y microbioerosión son factores importantes dentro de la dinámica de los carbonatos en los arrecifes del PSM. Estos procesos, por sí solos, representan entre el 23.53% y 62.93% de la remoción de carbonatos producidos anualmente. Como se discutió anteriormente, la configuración de la estructura de los arrecifes del Pacífico mexicano aumenta el nivel de complejidad para estudiar y entender el impacto real de la comunidad de bioerosionadores. Por lo tanto, es imperativo adoptar nuevos enfoques que permitan seguir de cerca los procesos bioerosionadores en general, con

el objetivo de producir balances más certeros que nos ayuden a estimar el estado de salud en que se encuentran.

## AGRADECIMIENTOS

Al proyecto CONACYT CF 2019/86397 Evaluación de la Función geo-ecológica de los arrecifes coralinos del Pacífico mexicano, por los recursos otorgados para realizar esta investigación. Agradecemos al personal de Buceo Huatulco por su asistencia en el trabajo de campo. Agradecemos los comentarios de dos revisores anónimos y del editor quienes ayudaron a mejorar sustancialmente este trabajo. Los autores queremos agradecer al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología, por la beca de doctorado otorgada a FMM.

## REFERENCIAS

Alvarado, J. J., J. Cortés., H. Guzmán & H. Reyes-Bonilla. 2016. Bioerosion by the sea urchin *Diadema mexicanum* along Eastern Tropical Pacific coral reefs. *Marine Ecology* 37(5): 1088-1102. doi.org/10.1111/maec.12372

Alvarado-Rodríguez, J. F., L. E. Calderon-Aguilera, R. A. Cabral-Tena, C. O. Norzagaray-López, H. Nava, L. Peiffer & R. G. Fernández-Aldecoa, 2022. High sclerobiont calcification in marginal reefs of the eastern tropical Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 557: 151800. doi.org/10.1016/j.jembe.2022.151800

Alvarez-Filip, L., J. P. Carricart-Ganivet, G. Horta-Puga & R. Iglesias-Prieto. 2013. Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific Reports* 3(1): 1-5. doi.org/10.1038/srep03486

Carballo, J. L., E. Bautista-Guerrero & G. E. Leyte-Morales. 2008. Boring sponges and the modeling of coral reefs in the east Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 356: 113-122. doi.org/10.3354/meps07276

Chapa-Balcorta, C., J. M. Hernandez-Ayon, R. Durazo, E. Beier, S. R. Alin & A. López-Pérez. 2015. Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO<sub>2</sub> system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 120(12): 7752-7770. doi.org/10.1002/2015JC011249

Chazottes, V., P. Hutchings & A. Osorno. 2017. Impact of an experimental eutrophication on the processes of bioerosion on the reef: One Tree Island, Great Barrier Reef, Australia. *Marine Pollution Bulletin* 118(1-2): 125-130. doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.02.047

Cornwall, C. E., S. Comeau, N. A. Kornder, C. T. Perry, R. van Hooijdonk, T. M. DeCarlo & R. J. Lowe. 2021. Global declines in coral reef calcium carbonate production under ocean acidification and warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118(21): e2015265118. doi.org/10.1073/pnas.2015265118

Cosain-Díaz, J. A., J. A. Tortolero-Langarica, A. P. Rodríguez-Troncoso, E. Bautista-Guerrero, D. M. Antuna-Roman, P. Salazar-Silva & A. L. Cupul-Magaña. 2021. Internal

bioerosion in massive corals associated with reef communities in the northeastern tropical Pacific: The effect of intrinsic and extrinsic factors. *Ciencias Marinas* 47(1): 33-47. doi.org/10.7773/cm.v47i1.3047

Dana J.D., 1842. *Zoophytes. United States Exploring Expedition during the years*. Philadelphia: Lea and Blanchard; pp.1846–1849.

DeCarlo, T. M., A. L. Cohen, H. C. Barkley, Q. Cobban, C. Young, K. E. Shamberger & Y. Golbuu. 2015. Coral macrobioerosion is accelerated by ocean acidification and nutrients. *Geology* 43(1): 7-10. doi.org/10.1130/G36147.1

Dee, S., T. M. DeCarlo, I. Lozić, J. Nilsen & N. K. Browne. 2023. Low bioerosion rates on inshore turbid reefs of Western Australia. *Diversity* 15(1): 62. doi.org/10.3390/d15010062

Ellis, J. & D. C. Solander. 1786. The natural history of many curious and uncommon zoophytes: collected from various parts of the globe. (eds.). B. *White and son*. pp. 1-206 doi.org/10.5962/bhl.title.64985.

Enochs, I. C. & D. P. Manzello. 2012. Species richness of motile cryptofauna across a gradient of reef framework erosion. *Coral Reefs* 31: 653-661. doi.org/10.1007/s00338-012-0886-z

Enochs, I. C., D. P. Manzello, G. Kolodziej, S. H. Noonan, L. Valentino & K. E. Fabricius. 2016. Enhanced macroboring and depressed calcification drive net dissolution at high-CO<sub>2</sub> coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283(1842): 20161742. doi.org/10.1098/rspb.2016.1742

Enochs, I.C. & P.W. Glynn. 2017. Corallivory in the Eastern Pacific. In: Glynn, P.W. Manzello, D.P. & I.C. Enochs (eds.). *Coral reefs of the Eastern Tropical Pacific: persistence and loss in a dynamic environment*. Dordrecht: Springer Science +Business Media, pp. 315–337. doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4\_10

Eyre, B. D., A. J. Andersson & T. Cyronak. 2014. Benthic coral reef calcium carbonate dissolution in an acidifying ocean. *Nature Climate Change* 4(11): 969-976. doi.org/10.1038/nclimate2380

Glynn, P.W., 1988. El Niño warming, coral mortality and reef framework destruction by echinoid bioerosion in the eastern Pacific. *Galaxea* 7:129–160

Glynn, P.W., 1999, *Pocillopora inflata*, a new species of scleractinian coral (Cnidaria: Anthozoa) from the tropical eastern Pacific. *Pacific Science*. 53: 168–180. [86]

Glynn, P. W. & D. P. Manzello. 2015. Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance. In: Birkeland, C (eds.). *Coral reefs in the Anthropocene*. Springer, Dordrecht, pp. 67-97. doi.org/10.1007/978-94-017-7249-5\_4

Herrera-Escalante, T., R. A. López-Pérez & G. E. Leyte-Morales. 2005. Bioerosion caused by the sea urchin *Diadema mexicanum* (Echinodermata: Echinoidea) at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Revista de Biología Tropical* 53(3): 263-273.

Kiene, W. E. & P. Hutchings. 1994. Bioerosion experiments at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 13(2): 91-98. doi.org/10.1007/BF00300767

- Kline, D. I., L. Teneva, D. K. Okamoto, K. Schneider, K. Caldeira, T. Miard & O. Hoegh-Guldberg. 2019. Living coral tissue slows skeletal dissolution related to ocean acidification. *Nature Ecology & Evolution* 3(10): 1438-1444. doi.org/10.1038/s41559-019-0988-x
- Kuffner, I. B., L. T. Toth, J. H. Hudson, W. B. Goodwin, A. Stathakopoulos, L. A. Bartlett & E. M. Witcher. 2019. Improving estimates of coral reef construction and erosion with in situ measurements. *Limnology and Oceanography* 64(5): 2283-2294. doi.org/10.1002/lno.11184
- Lange, I. D., C. T. Perry & L. Alvarez-Filip. 2020. Carbonate budgets as indicators of functional reef “health”: A critical review of data underpinning census-based methods and current knowledge gaps. *Ecological Indicators* 110: 105857. doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105857
- Lazar, B. & Y. Loya. 1991. Bioerosion of coral reefs: A chemical approach. *Limnology and Oceanography* 36(2): 377-383. doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105857
- Leggat, W. P., E. F. Camp, D. J. Suggett, S. F. Heron, A. J. Fordyce, S. Gardner & T. D. Ainsworth. 2019. Rapid coral decay is associated with marine heatwave mortality events on reefs. *Current Biology* 29(16): 2723-2730. doi.org/10.1016/j.cub.2019.06.077
- López-Pérez, A. & D. A. López-López. 2016. Impacto bioerosivo de *Diadema mexicanum* en arrecifes de coral del Pacífico sur mexicano. *Ciencias Marinas* 42(1): 67-79. doi.org/10.7773/cm.v42i1.2586
- López-Pérez, R. A., L. E. Calderón-Aguilera, H. Reyes-Bonilla, J. D. Carrquiry, P. Medina-Rosas, A. L. Cupul-Magaña & B. M. Luna-Salguero. 2012. Coral communities and reefs from Guerrero, southern Mexican Pacific. *Marine Ecology* 33(4): 407-416. doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00505.x
- López-Pérez, A., R. Granja-Fernández, O. Valencia-Méndez, C. Aparicio-Cid, A. M. Torres-Huerta, N. A. Barrientos-Luján & L. Hernández. 2019. Biodiversity associated with southern Mexican Pacific coral systems. In: Ibañez, A (eds.). *Mexican Aquatic Environments: A General View from Hydrobiology to Fisheries*. Springer, pp. 119-144. doi.org/10.1007/978-3-030-11126-7\_5
- Manzello, D. P., I. C. Enochs, G. Kolodziej & R. Carlton. 2015. Recent decade of growth and calcification of *Orbicella faveolata* in the Florida Keys: an inshore-offshore comparison. *Marine Ecology Progress Series* 521: 81-89. doi.org/10.3354/meps11085
- Martínez-Castillo, V., A. P. Rodríguez-Troncoso, A. B. Mayfield, F. A. Rodríguez-Zaragoza & A. L. Cupul-Magaña. 2022. Coral Recovery in the Central Mexican Pacific 20 Years after the 1997–1998 El Niño Event. *Oceans* 3(1): 48-59. doi.org/10.3390/oceans3010005
- Medellín-Maldonado, F., R. A. Cabral-Tena, A. López-Pérez, L. E. Calderón-Aguilera, C. Norzagaray-López, C. Chapa-Balcorta & R. C Zepeta-Vilchis. 2016. Calcificación de las principales especies de corales constructoras de arrecifes en la costa del Pacífico del sur de México. *Ciencias Marinas* 42(3): 209-225. doi.org/10.7773/cm.v42i3.2650
- Medellín-Maldonado, F., A. López-Pérez, L. Ruiz-Huerta & J. P. Carricart-Ganivet. 2022. Understanding corallite demography to comprehend potential bias in sclerochronology:

- Analysis of coral modular growth by micro-computed tomography. *Limnology and Oceanography* 67(12): 2665-2676. doi.org/10.1002/lno.12229
- Mollica, N. R., W. Guo, A. L. Cohen, K. F. Huang, G. L. Foster, Donald & A. R. Solow, 2018. Ocean acidification affects coral growth by reducing skeletal density. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115(8): 1754-1759. doi.org/10.1073/pnas.171280611
- Morais, J., R. Morais, S. B. Tebbett & D. R. Bellwood. 2022. On the fate of dead coral colonies. *Functional Ecology* 36(12): 3148-3160. doi.org/10.1111/1365-2435.14182
- Nava, H. & J. L. Carballo. 2008. Chemical and mechanical bioerosion of boring sponges from Mexican Pacific coral reefs. *Journal of Experimental Biology* 211(17): 2827-2831. doi.org/10.1242/jeb.019216
- Osorno, A., M. Peyrot-Clausade & P. A. Hutchings. 2005. Patterns and rates of erosion in dead Porites across the Great Barrier Reef (Australia) after 2 years and 4 years of exposure. *Coral Reefs* 24(2): 292-303. doi.org/10.1007/s00338-005-0478-2
- Pernice, M., J. B. Raina, N. Rådecker, A. Cárdenas, C. Pogoreutz & C. R. Voolstra. 2020. Down to the bone: the role of overlooked endolithic microbiomes in reef coral health. *The ISME Journal* 14(2): 325-334. doi.org/10.1038/s41396-019-0548-z
- Perry, C. T. & L. J. Hepburn. 2008. Syn-depositional alteration of coral reef framework through bioerosion, encrustation and cementation: taphonomic signatures of reef accretion and reef depositional events. *Earth-Science Reviews* 86(1-4): 106-144. doi.org/10.1016/j.earscirev.2007.08.006
- Perry, C. T., T. Spencer & P. S. Kench. 2008. Carbonate budgets and reef production states: a geomorphic perspective on the ecological phase-shift concept. *Coral Reefs* 27(4): 853-866. doi.org/10.1007/s00338-008-0418-z
- Perry, C.T., G.N. Murphy, P.S. Kench, E.N. Edinger, S.G. Smithers, R.S. Steneck & P.J. Mumby. 2014. Changing dynamics of Caribbean reef carbonate budgets: emergence of reef bioeroders as critical controls on present and future reef growth potential. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 281: 2014– 2018. doi.org/10.1098/rspb.2014.2018
- Perry, C. T. & L. Alvarez-Filip. 2019. Changing geo-ecological functions of coral reefs in the Anthropocene. *Functional Ecology* 33(6): 976-988. doi.org/10.1111/1365-2435.13247
- Reyes-Bonilla, H & G. E. Leyte-Morales. 1998. Corals and coral reefs of the Puerto Angel region, west coast of Mexico. *Revista de Biología Tropical* 46(3): 679-681.
- Rice, M. M., R. L. Maher, A. M. Correa, H. V. Moeller, N. P. Lemoine, A. A. Shantz & N. J. Silbiger. 2020. Macroborer presence on corals increases with nutrient input and promotes parrotfish bioerosion. *Coral Reefs* 39: 409-418. doi.org/10.1007/s00338-020-01904-y
- Schönberg, C. H., J. K. Fang, M. Carreiro-Silva, A. Tribollet & M. Wisshak. 2017. Bioerosion: the other ocean acidification problem. *ICES Journal of Marine Science* 74(4): 895-925. doi.org/10.1093/icesjms/fsw254

Tribollet, A & S. Golubic. 2011. Reef bioerosion: agents and processes. *In: Dubinsky, Z. & N. Stambler (eds.). Coral Reefs: An Ecosystem in Transition.* Springer, Dordrecht, pp. 435-449. doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4\_25.

Tribollet, A., A. Chauvin & P. Cuet. 2019. Carbonate dissolution by reef microbial borers: a biogeological process producing alkalinity under different pCO<sub>2</sub> conditions. *Facies* 65(2), 9. <https://doi.org/10.1007/s10347-018-0548-x>

Tribollet, A., A. Chauvin & P. Cuet. 2022. Natural photosynthetic microboring communities produce alkalinity in seawater whereas aragonite saturation state rises up to five. *Frontiers in Earth Science* 10:894501. doi.org/10.3389/feart.2022.894501

Verrill A.E., 1864. *Revision of the polypi of the eastern coast of the United States.* Boston: Boston Society of Natural History 1. 45p.

Wizemann, A., S. D. Nandini, I. Stuhldreier, C. Sánchez-Noguera, Wisshak, M. Westphal & C. E. Reymond. 2018. Rapid bioerosion in a tropical upwelling coral reef. *PloS One* 13(9): e0202887. doi.org/10.1371/journal.pone.0202887

## **Capítulo V. Variación espacial de los procesos de calcificación y erosión, una mirada desde lo local a lo regional.”**

### ***Pacífico***

#### **Título: “Dinámica espacio-temporal de los procesos de calcificación secundaria en arrecifes del Pacífico: Un enfoque comparativo entre dos arrecifes de Huatulco, Oaxaca, México”**

##### **1. Introducción**

Como hemos explorado a lo largo de los distintos capítulos, la producción de  $\text{CaCO}_3$  en los arrecifes de coral sirve como un indicador directo de su estado de salud (Perry et al. 2016). Esto se debe a que el nivel de acumulación de  $\text{CaCO}_3$  contribuye a la creación y estabilización de hábitats que, a su vez, sustentan la funcionalidad de estos ecosistemas (Gonzales-Barrios et al. 2018). Además, como se demostró en los capítulos 1 y 2, el grado de acumulación de  $\text{CaCO}_3$  está estrechamente relacionado con la abundancia de taxones calcificadores y el tipo de especie presentes en cada región, unidad y/o zona arrecifal (Perry et al. 2018, Brown et al. 2020). Esta variabilidad en la acumulación de  $\text{CaCO}_3$  se atribuye principalmente a factores ambientales como la calidad del agua, temperatura, química del carbonato, entre otros, que ejerce efectos significativos sobre los procesos de producción y erosión (véase Capítulo V Caribe). Por lo tanto, la cuantificación inicial de la producción neta de  $\text{CaCO}_3$  en un ecosistema arrecifal nos proporciona tasas de referencia sobre su estado de salud, sin embargo, comprender la variabilidad temporal y espacial de esta producción neta, nos brindará una comprensión más completa de las posibles consecuencias que ciertos factores ambientales pueden tener sobre la producción de  $\text{CaCO}_3$ .

En este contexto, las unidades CAU (Calcification Accretion Unit), representan una metodología desarrollada para monitorear y cuantificar la acumulación de  $\text{CaCO}_3$  (Price et al. 2012). El diseño de estas unidades busca replicar la complejidad topográfica del bentos arrecifal, simulando diversos microhábitats (ver detalles en Capítulo 2), lo que facilita el reclutamiento de comunidades tanto calcificadoras como no calcificadoras. El análisis de estas unidades no solo posibilita la cuantificación de  $\text{CaCO}_3$  acumulado durante el periodo del despliegue, sino que también permite el análisis basado en imágenes de la composición de las comunidades que contribuyen o intervienen en la formación de nuevas estructuras carbonatadas (Jonhson et al. 2022, ver Capítulo 2). A partir de su introducción, las CAU's

han sido empleadas para observar diferencias en la calcificación secundaria en arrecifes con disparidad de condiciones ambientales (p. ej., pH, alcalinidad, saturación de  $\Omega_{ar}$ , temperatura, etc) (Price et al. 2012, Vargas-Ángel et al. 2015, Orrante-Alcaraz et al. 2023). Los resultados de estos estudios han contribuido con aumentar nuestra comprensión sobre la variabilidad en la calcificación secundaria de distintas regiones arrecifales, inducidos por cambios temporales en las condiciones ambientales o por perturbaciones disruptivas como el blanqueamiento y acidificación de los arrecifes (Cornwalle et al. 2023).

Existen diferentes taxones dentro de los calcificadores secundarios, sin embargo, la contribución de  $\text{CaCO}_3$  de cada uno no es equivalente ni en términos de cantidad producida ( $\text{kg}\cdot\text{CaCO}_3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ ), ni en su función ecológica (Randi et al. 2021, consultar Capítulo 2). Las algas coralinas incrustantes (CCA's), destacan como los principales productores de  $\text{CaCO}_3$  secundario, y el carbonato producido por este grupo, principalmente contribuye a la estabilización del marco arrecifal (Cornwalle et al. 2023). Además, conforme el cambio climático impacta con mayor intensidad a los arrecifes de coral, las CCA's se han convertido en los principales productores de carbonatos en muchas regiones arrecifales afectadas, reduciendo los procesos erosivos y contribuyendo así a mantener muchos arrecifes de coral en estados positivos (Cornwalle et al. 2021). Por otro lado, taxones como los balanos o crustáceos cirrípedos, a pesar de contribuir con una alta tasa de producción de  $\text{CaCO}_3$  en algunas regiones del Pacífico (Alvarado-Rodríguez et al. 2019, Orrante-Alcaraz et al. 2023), su producción no está dirigida hacia la aglutinación de carbonato, sino hacia aspectos más efímeros en términos de acreción arrecifal, como la generación de sedimentos (Randi et al. 2021). En este sentido, explorar la variabilidad en la contribución de la producción de  $\text{CaCO}_3$  junto con el monitoreo de la composición de las comunidades de calcificadores secundarios en distintas escalas temporales y espaciales nos permitirá comprender mejor los controles ambientales que pudieran estar modulando esta variación, lo que resultará en estimaciones más precisas de la producción de  $\text{CaCO}_3$  secundario que tengan en cuenta el entorno ambiental.

Por las razones expuestas anteriormente, en este capítulo, hemos cuantificado la producción de  $\text{CaCO}_3$  en dos unidades arrecifales pertenecientes al Parque Nacional Huatulco, las cuáles difieren en términos de su proximidad a asentamientos humanos y la influencia de ríos,

factores que podrían estar modificando temporal y espacialmente la producción de  $\text{CaCO}_3$  secundario. Desplegamos CAU's durante diferentes periodos (6 y 12 meses), para estimar la tasa de calcificación y analizar la composición comunitaria que colonizó las unidades en los distintos periodos en cada unidad arrecifal. Proponemos que, a pesar de la relativa cercanía entre las unidades arrecifales, la producción de  $\text{CaCO}_3$  exhibirá diferencias significativas entre los periodos de despliegue y entre las unidades arrecifales. Particularmente adelantamos que, debido a la influencia de la descarga de aguas provenientes de asentamientos humanos y ríos, en el arrecife Chahué observaremos tasas de calcificación secundaria menores a las obtenidas en el arrecife Dos Hermanas. Además, debido a los bajos niveles de pH, alta temperatura y concentraciones bajas de  $\Omega_{ar}$ , que prevalecen en ambos arrecifes esperamos que la composición de las comunidades de esclerobiontes esté más relacionada con grupos que aportan más a la generación de sedimentos que con la consolidación de carbonatos.

## **2. Métodos**

El área de estudio y el procesamiento de las CAU's es el mismo que se siguió en el capítulo 2. Brevemente de octubre de 2020 hasta julio de 2022, se instalaron 17 unidades en cada uno de los arrecifes donde obtuvimos las muestras de corales (ver Área de estudio del Capítulo I y sección anterior a esta). Las unidades fueron colectadas 12 (n= 11) y 6 (n= 6) meses posteriores a su despliegue en cada unidad arrecifal. La tasa de calcificación ( $\text{Kg de CaCO}_3 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{año}^{-1}$ ), se determinó a partir de los valores del peso seco de cada CAU's antes de ser descalcificada, el peso de la placa sin materia orgánica, el peso de la masa carbonatada y el peso de la materia orgánica filtrada. El análisis de la composición comunitaria constó de 100 puntos estratificados aleatoriamente en cada superficie, para identificar el organismo debajo de cada punto y posteriormente agruparlo en el grupo morfofuncional que corresponde (CCA, briozoo, esponjas, poliquetos, tunicados, moluscos, balanos, etc.). Finalmente, el análisis de acreción solo fue realizado en las unidades desplegadas durante 12 meses, este consistió en medir cuatro puntos aleatorios de las superficies A y D de la elevación de las estructuras calcáreas (mm), empleando un micrómetro (precisión 0.001mm) y restando el espesor de las placas de PVC (6.073 mm) para así obtener solo el valor de la acreción de la materia carbonatada. (consultar Capítulo 2 para detalles del procesamiento de las CAU's).

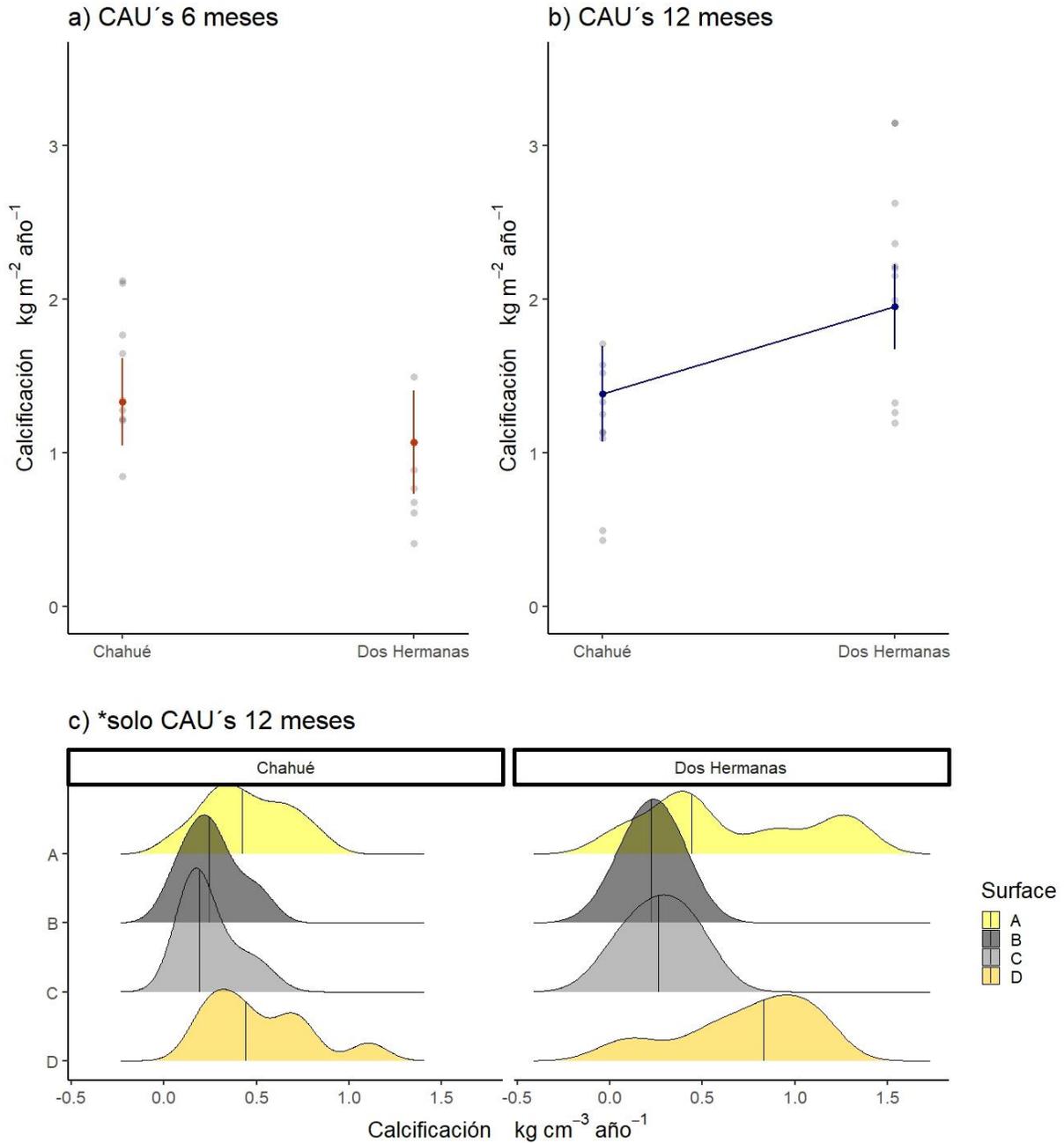
## 2.1 Análisis.

Se construyeron modelos lineales mixtos (LMM's) para observar diferencias en la tasa de calcificación entre las unidades arrecifales (Chahué vs Dos Hermanas), los microhábitats (superficies, 4 niveles), el periodo del experimento (12 y 6 meses) y la interacción de estos factores de cada ecorregión. Para esto, construimos LMM's con intersección y pendientes aleatorias, considerando a las unidades arrecifales, microhábitat y tiempo de despliegue como factores fijos. La identidad de la unidad experimental (ID), fue considerada como factor aleatorio. Este enfoque reconoce cada CAU's como la unidad de observación y evita la pseudo replicación al no considerar los microhábitats como observaciones independientes (Fig. 1c). Además, para observar la influencia significativa de algún grupo de calcificadores secundarios (p. ej., CCA, briozoo, balanos, etc.) sobre la calcificación neta de la unidad, se construyó un segundo tipo de LMM, que consideró a los grupos morfofuncionales como factor fijo, mientras que el ID, unidad arrecifal y ecorregión fueron fijados como factores aleatorios (Fig. 2 b). Todos los modelos se construyeron utilizando el paquete *lme4* en R. El ajuste de bondad de cada LMM se evaluó con el paquete *DHARMA* mediante un análisis de residuos. Para probar las diferencias estadísticas de los diferentes niveles de los factores fijos de cada modelo, se realizó un análisis de varianza (pruebas de chi-cuadrado de Wald tipo II) empleando la función *Anova* del paquete *car*. Dado que algunos modelos tenían más de tres niveles de muestreo (es decir, superficie A, B, C, D y diferentes grupos morfo-funcionales), se utilizó una prueba de contrastes individuales utilizando el paquete *lsmeans* para evaluar las diferencias entre los niveles.

## 3. Resultados

Nuestro estudio revela una notable variabilidad temporal y espacial en la calcificación secundaria entre las unidades arrecifales de Huatulco (Fig. 1). Los resultados indican que no hay diferencias significativas en la calcificación secundaria entre los arrecifes Chahué y Dos Hermanas en las CAU's recuperadas 6 meses después de su instalación ( $\chi^2 = 6.62$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.01$ ) (Fig. 1a). Sin embargo, los análisis realizados a las CAU's desplegadas durante 12 meses mostraron diferencias significativas en la tasa de calcificación entre los arrecifes Chahué y Dos Hermanas ( $\chi^2 = 1.46$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.22$ ) (Fig. 1b).

Las diferencias en las tasas de calcificación obtenidas en cada periodo son una prueba de la alta variabilidad en la calcificación secundaria. En las CAU's desplegadas durante 6 meses, se observó una mayor producción de  $\text{CaCO}_3$  secundario en el arrecife Chahué, mientras que en las CAU's desplegadas durante 12 meses se encontró un patrón contrastante, con una tasa mayor la tasa en el arrecife Dos Hermanas (Fig. 1 a y b). Además, solo en el arrecife Dos Hermanas se observaron diferencias significativas en la tasa de calcificación entre los periodos de 6 y 12 meses de despliegue ( $\chi^2 = 23.86$ ,  $df= 1$ ,  $p> 0.01$ ).



**Figura 1.** Tasa de calcificación secundaria obtenidas a través de las unidades de calcificación y acreción (CAU's) **a y b)** Comparación en la tasa de calcificación entre CAU's de diferente periodo de despliegue de cada unidad arrecifal evaluada (Chahué y Dos Hermanas). Los puntos indican las CAU's analizadas en cada periodo y las líneas indican los IC del 95%. **c)** Distribución y densidad de la tasa de calcificación anual en cada superficie, el área total bajo la curva representa la totalidad de unidades desplegadas durante 12 meses. A mayor altura de cada curva indica mayor densidad de datos en determinada tasa de calcificación. Los colores representan el nivel de luz que perciben cada superficie. Todos los gráficos se basaron en los modelos LMM.

Observamos que las superficies de las CAU's de cada unidad arrecifal mostraron diferencias significativas ( $\chi^2 = 2.71$ ,  $df= 3$ ,  $p > 0.01$ ) (Fig. 1c). En ambas unidades arrecifales, las superficies A y D (iluminadas), presentaron diferencias significativas con las superficies B y D (mal iluminadas) (ver tabla 1a). Al comparar las superficies entre unidades arrecifales, no se observaron diferencias significativas entre superficies idénticas (p. ej., Chahué A vs Dos Hermanas A); sin embargo, las diferencias entre las superficies A y D en comparación con las superficies B y D, observadas en cada unidad arrecifal por separado, se conservaron cuando se contrastó la calcificación de estas superficies de diferente arrecife (p. ej., Chahué A vs Dos Hermanas B) (ver tabla 1b).

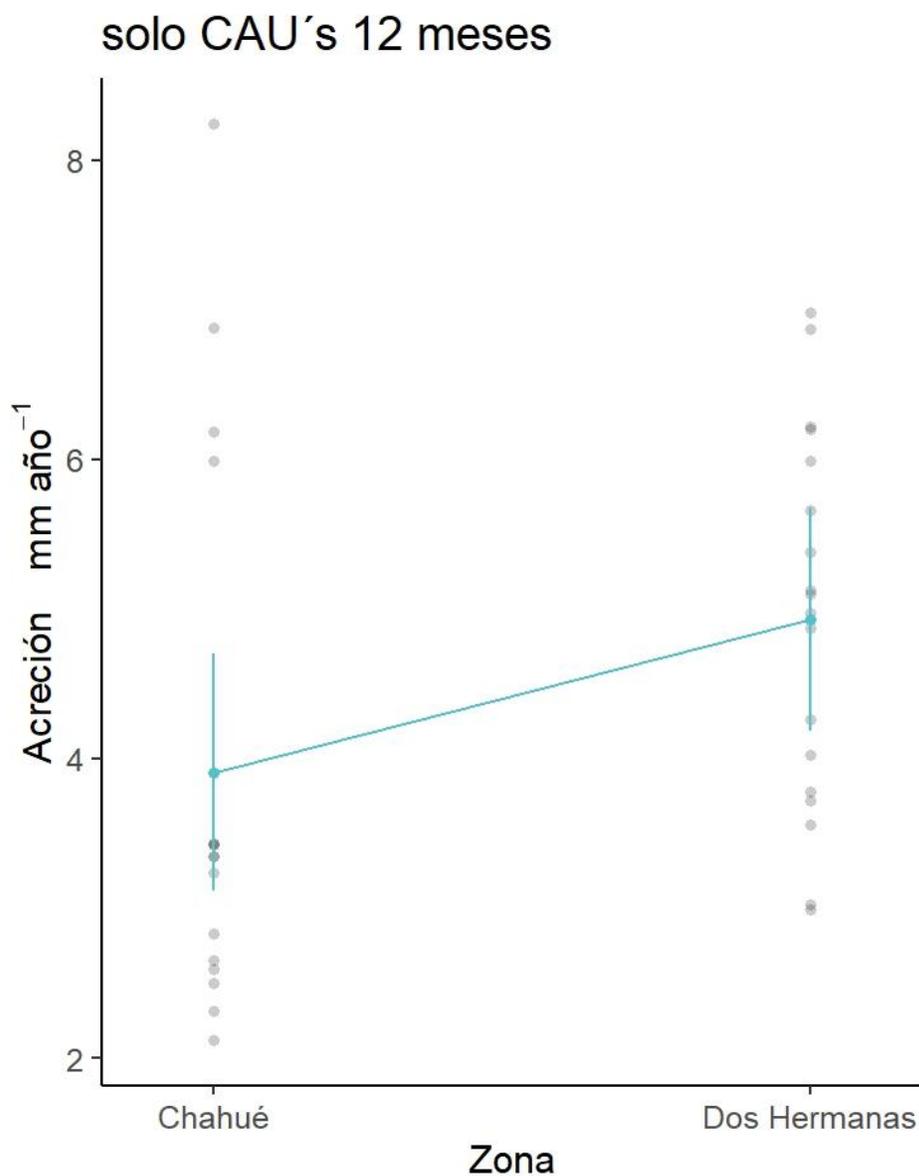
**Tabla 1. a)** Contrastes de la calcificación secundaria entre superficies de cada unidad arrecifal y **(b)** entre unidades arrecifales Chahué vs Dos hermanas. Método de grados de libertad (df): Kenward-Roger, ajuste del valor de p: método de Tukey para comparar una familia de 4 estimaciones (superficies), nivel de confianza utilizado: 0.95.

<b>a)</b>			
contraste entre superficies del mismo arrecife	estimate	df	p.value
Chahué A - Chahué B	0.32	63.00	<0.01
Chahué A - Chahué C	0.30	63.00	<0.01
Chahué A - Chahué D	-0.08	63.00	0.90
Chahué B - Chahué C	-0.02	63.00	1.00
Chahué B - Chahué D	-0.40	63.00	<0.01
Chahué C - Chahué D	-0.38	63.00	<0.01
Dos Hermanas A - Dos Hermanas B	0.32	63.00	<0.01
Dos Hermanas A - Dos Hermanas C	0.30	63.00	<0.01
Dos Hermanas A - Dos Hermanas D	-0.08	63.00	0.90
Dos Hermanas B - Dos Hermanas C	-0.02	63.00	1.00
Dos Hermanas B - Dos Hermanas D	-0.40	63.00	<0.01
Dos Hermanas C - Dos Hermanas D	-0.38	63.00	<0.01

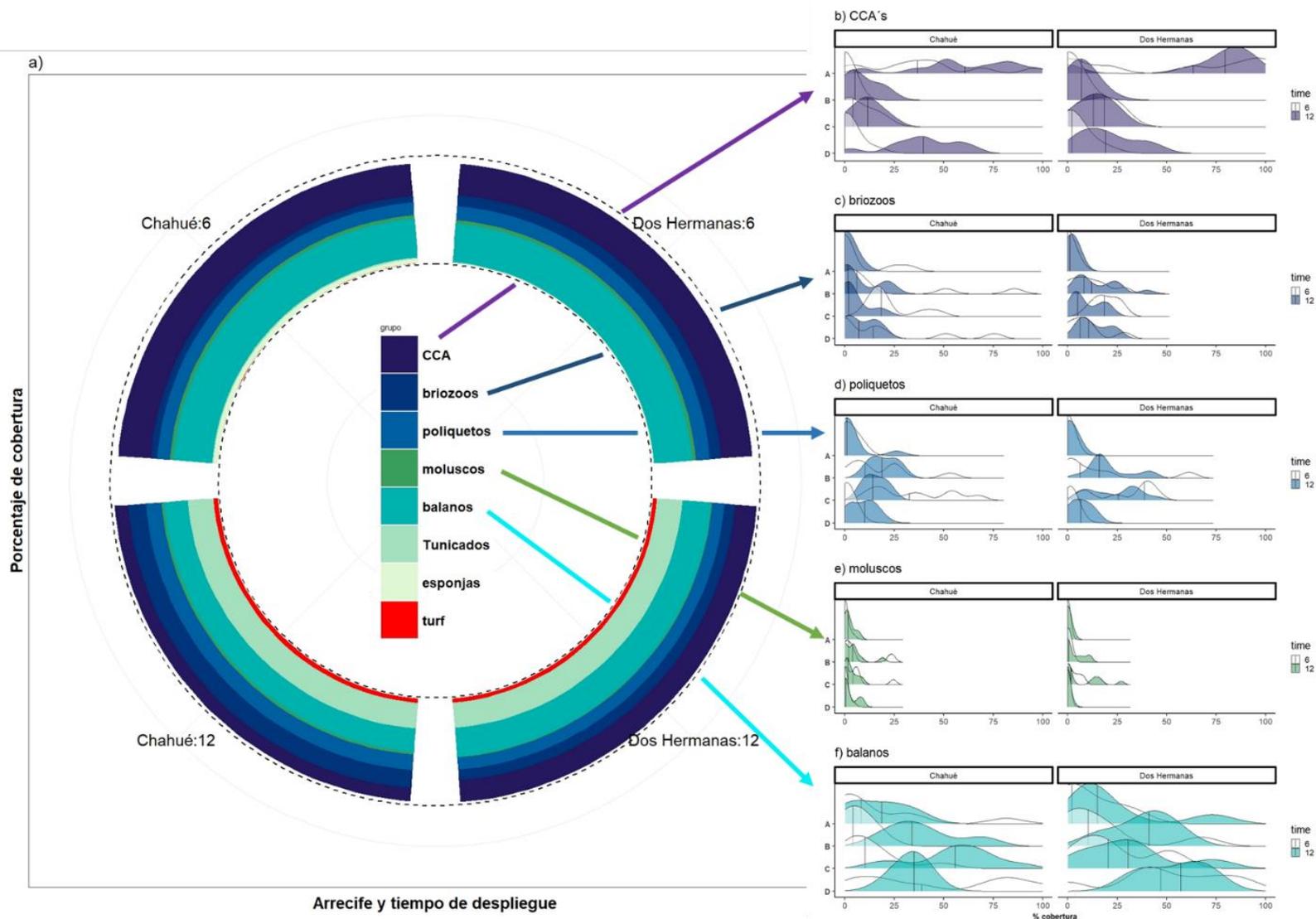
<b>b)</b>			
contraste entre superficies y arrecifes	estimate	df	p.value
Dos Hermanas A - Chahué B	0.42	42.50	0.01
Dos Hermanas A - Chahué C	0.4	42.50	0.01
Dos Hermanas A - Chahué D	0.02	42.50	1.00
Chahué C - Dos Hermanas D	-0.48	42.50	<0.01
Chahué B - Dos Hermanas D	-0.50	42.50	<0.01
Chahué A - Dos Hermanas D	-0.18	42.50	0.66

Por otra parte, observamos que la tasa de acreción en las CAU's con un periodo de despliegue de 12 meses exhibieron diferencias significativas entre arrecifes ( $\chi^2 = 2.71$ ,  $df= 3$ ,  $p> 0.01$ ) (Fig. 2). La tasa de acreción media del arrecife Chahué fue  $3.90 \pm 1.84 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$ , siendo significativamente menor que la tasa calculada para el arrecife Dos Hermanas, que fue de  $4.92 \pm 1.24 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$ .



**Figura 2.** Tasa de acreción secundaria obtenidas a través de las unidades de calcificación y acreción (CAU's). **a)** Comparación en la tasa de acreción entre CAU's de diferente unidad arrecifal (Chahué y Dos Hermanas). Los puntos indican el número de superficies (A y C) analizadas y las líneas indican los IC del 95%.

En cuanto a la diferencia en el porcentaje de cobertura de los grupos taxonómicos entre unidades arrecifales y periodos de despliegue, observamos que todos los grupos calcificadores no mostraron diferencias significativas entre unidades arrecifales (Chahué vs Dos Hermanas), ni entre los mismos periodos de distinta unidad arrecifal (p. ej., Chahué 6 meses vs Dos Hermanas 6 meses) (Fig. 3 a), y tampoco entre las mismas superficies del mismo periodo y diferente arrecife (Fig. 3 b-f). No obstante, observamos diferencias significativas en el porcentaje de cobertura entre los periodos de un mismo arrecife (p. ej., Chahué 6 meses vs Chaué 12 meses) (Fig. 3 a), y entre las superficies de las CAU's de un mismo arrecife y mismo periodo (Fig. 3 b-f). Los contrastes de cada grupo mostraron un patrón similar, esto es, diferencias entre periodos del mismo arrecife, donde CCA's (entre periodos mismo arrecife  $\chi^2 = 5.85$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.01$ ; Superficies mismo arrecife y periodo  $\chi^2 = 186.14$ ,  $df = 3$ ,  $p > 0.01$ ), briozoos (entre periodos mismo arrecife  $\chi^2 = 5.68$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.01$ ; Superficies mismo arrecife y periodo  $\chi^2 = 21.94$ ,  $df = 3$ ,  $p > 0.01$ ), poliquetos (entre periodos mismo arrecife  $\chi^2 = 1.14$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.02$ ; Superficies mismo arrecife y periodo  $\chi^2 = 19.86$ ,  $df = 3$ ,  $p > 0.01$ ), moluscos (entre periodos mismo arrecife  $\chi^2 = 1.11$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.02$ ; Superficies mismo arrecife y periodo  $\chi^2 = 24.60$ ,  $df = 3$ ,  $p > 0.01$ ), excluyendo a los balanos (entre periodos mismo arrecife  $\chi^2 = 14.91$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.01$ ; Superficies mismo arrecife y periodo  $\chi^2 = 16.44$ ,  $df = 3$ ,  $p > 0.01$ ).



**Figura 7.** Resultados de los análisis de imágenes realizados a las unidades de calcificación y acreción (CAU's). **a)** Porcentaje de cobertura de los distintos grupos funcionales ecológicos. La mitad izquierda del círculo registra los valores de cobertura de las unidades desplegadas en el arrecife Chahué, mientras que la mitad derecha muestra los valores de cobertura de las CAU's desplegadas en el arrecife Dos Hermanas. La parte superior e inferior del círculo organiza el periodo de despliegue de las unidades. **b-j)** Distribución y densidad del porcentaje de cobertura de cada grupo morfofuncional observado en cada superficie, el área total bajo la curva representa la totalidad de cobertura de cada grupo. A mayor altura de cada curva indica mayor densidad de datos en determinado porcentaje de cobertura. Solo se muestran los grupos de calcificadores.

#### 4. Discusión

El hallazgo más significativo de este estudio radica es la observación de variaciones espaciales y temporales en la producción de  $\text{CaCO}_3$ , incluso en escalas relativamente pequeñas (aproximadamente ~9.5 km espacialmente y 1 año temporalmente), las cuales no muestran una correlación directa con el porcentaje de cobertura de las comunidades que colonizan las CAU's. Estas evidencias sugieren que las condiciones ambientales particulares de cada unidad arrecifal pueden influir en la tasa de calcificación de organismos secundarios. Dado que la tasa de calcificación menor se observó en el arrecife Chahué, que tiene mayor estrés antropogénico y mayor influencia de la desembocadura de ríos en comparación con el arrecife Dos Hermanas (García-Medrano et al. 2023), se plantea la hipótesis de que las condiciones presentes en Chahué podrían estar afectando la extensión (Fig. 2), y la densidad de las estructuras calcáreas de los organismos calcificadores.

Este mismo planteamiento ha sido corroborado por diferentes estudios que han evaluado la tasa de calcificación secundaria en otros arrecifes del Pacífico. Por ejemplo, Alvarado-Rodríguez et al. (2022) observaron una mayor sedimentación en zonas con impacto antropogénico, lo cual afectaba la producción neta de  $\text{CaCO}_3$  de los organismos calcificadores secundarios. Además, otros estudios han observado que la variabilidad de factores ambientales como la alcalinidad, el pH y la temperatura, factores que pudieran estar siendo modificados por las escorrentías antropogénicas o descarga de ríos, impactan negativamente en la tasa de calcificación secundaria (Price et al. 2012, Vargas-Angel et al. 2015).

A diferencia de los arrecifes de otras regiones, donde las CCA's son los principales contribuyentes a la producción de  $\text{CaCO}_3$  (Johnson et al. 2022), en los arrecifes de Huatulco, la calcificación secundaria está dominada por taxones que tienen una contribución menor a la acreción arrecifal y mayor a la generación de sedimentos (Randi et al. 2021). Esta observación es especialmente relevante debido a que, en eventos disruptivos que alteren el ensamblaje de especies en los arrecifes de Huatulco, como los eventos de mortalidad masiva, los taxones de calcificadores secundarios podrían no ser capaces de mitigar el impacto de la perturbación y mantener una producción de  $\text{CaCO}_3$  mínima, que estabilice los esqueletos muertos, como los hacen taxones incrustantes como CCA's y briozoos (Randi et al. 2021,

Khen et al. 2022). Esta preocupación se intensifica al observar la diferencia en la calcificación media entre las diferentes superficies de cada unidad (Fig. 1c). Estos resultados muestran que la calcificación es mayor en superficies bien iluminadas y disminuye en las superficies mal iluminadas debido a una relación directa con el porcentaje de cobertura de CCA's (Fig. 3b).

Si extrapolamos estas observaciones realizadas a escala de unidad experimental (es decir, CAU's), al nivel arrecifal, podremos inferir que la consolidación de las estructuras calcáreas formadas por los corales principalmente *Pocillopora* spp. es limitada. Esto se debe a que la geomorfología de los arrecifes del Huatulco, está conformada principalmente por placas de coral construidas por ramas imbricadas de *Pocillopora* spp. las cuales pueden alcanzar hasta 1m de longitud (Enochs y Manzello et al. 2021). Esta configuración de los arrecifes bloquea la entrada de luz, reduciendo el reclutamiento y crecimiento de CCA's en la base de las placas (ver discusión del Capítulo 2 para mayores detalles), lo que a su vez se traduce en una reducción en la estabilización de dichas placas, haciéndolas especialmente susceptibles a fragmentación y desmoronamiento a causa de tormentas y/o huracanes (Cornwalle et al. 2023).

Observamos una alta similitud en la composición de las comunidades en diferentes periodos de cada arrecife (Fig. 3a), lo que sugiere que las condiciones ambientales presentes en cada arrecife no son lo suficientemente contrastantes para modificar el ensamblaje de los taxones que colonizaron las CAU's. Por otro lado, notamos una menor cobertura de taxones calcificadores en las unidades desplegadas durante 12 meses en comparación con sus contrapartes de 6 meses en ambos arrecifes. Sin embargo, a pesar de esta diferencia en la cobertura de organismos calcificadores, solo las unidades de 12 meses del arrecife Dos Hermanas mostraron una tasa de calcificación significativamente superior a la de las unidades de 6 meses, mientras que en el arrecife Chahué no se observaron diferencias. Estos resultados contrastantes sugieren, en primer lugar, que, en los arrecifes de Huatulco, el reclutamiento de taxones calcificadores sucede de forma rápida, similar a lo observado en arrecifes del Pacífico Oriental Tropical (Alvarado-Rodríguez et al. 2019, Orrante-Alcaraz et al. 2023). Por otra parte, la modificación de la composición de organismos en las unidades experimentales sugiere la existencia de interacciones ecológicas fuertes, probablemente

moduladas por la estacionalidad que presenta nuestra zona de estudio (Medellín-Maldonado et al. 2016).

Aunque no está claro cuáles son los factores específicos responsables de la modificación en el ensamblaje de las comunidades en las CAU's, se ha documentado que la zona de Huatulco experimenta periodos de lluvias abundantes en verano y periodos escasos de lluvia en invierno (Granja-Fernández et al. 2008). Además, la región está influenciada por surgencias estacionales que ocurren en el golfo de Tehuantepec de noviembre a abril, las cuales transportan agua subsuperficial con bajo pH, baja saturación de  $\Omega_{ar}$  y variaciones en la temperatura superficial del mar (Chapa-Balcorta et al. 2015). Estas condiciones ambientales pudieron haber limitado el crecimiento de taxones calcificadores en nuestras unidades experimentales.

Conocer la tasa de calcificación secundario en los arrecifes del Pacífico sur, es crucial para comprender su capacidad de consolidación del marco arrecifal y evaluar su resiliencia frente a perturbaciones significativas como blanquimiento coralino (Khen et al. 2022). En este sentido, nuestro estudio, basado en el empleo de CAU's, nos permitió obtener mediciones de la producción neta de  $\text{CaCO}_3$  secundario de forma *in situ* (Johnson et al. 2023). Además, como se ha observado en los capítulos previos, tanto la calcificación como la estructura de la comunidad de calcificadores secundarios son altamente variables entre sitios, y el despliegue de unidades experimentales es el único enfoque que puede medir estas variaciones en un marco temporal definido. Esto cobra especial relevancia en arrecifes como los de Huatulco, donde la aplicación de métodos indirectos, como los censos para estimar la producción neta se enfrenta a dificultades significativas debido a la geomorfología arrecifal que obstaculiza el monitoreo de las comunidades de calcificadores secundarios (Enochs y Manzello et al. 2021). Además, esta limitación sugiere que un enfoque basado en estudios visuales pueda subestimar la producción de  $\text{CaCO}_3$  secundario (Cornwall et al. 2023). Por lo tanto, hasta que se resuelvan los desafíos asociados con la aplicación de metodologías basadas en censos en los arrecifes del Pacífico mexicano, la metodología CAU sigue siendo la más precisa para reproducir estimaciones de la producción de  $\text{CaCO}_3$  secundario.

## Capítulo VI. Balances de carbonatos

### Caribe

#### Título “Newly deceased Caribbean reef-building corals experience rapid carbonate loss and colonization by endolithic organisms”

**Publicado en:** Medellín-Maldonado F, Cruz-Ortega I, Pérez-Cervantes E, Norzagaray-López O, Carricart-Ganivet JP, López-Pérez A, Alvarez-Filip L. 2023. Newly deceased Caribbean reef-building corals experience rapid carbonate loss and colonization by endolithic organisms. *Communications Biology*, 6(1), 934. <https://doi.org/10.1038/s42003-023-05301-3>

*\*Captura de pantalla de la publicación*

## communications biology

ARTICLE



<https://doi.org/10.1038/s42003-023-05301-3>

OPEN

### Newly deceased Caribbean reef-building corals experience rapid carbonate loss and colonization by endolithic organisms

Francisco Medellín-Maldonado <sup>1,2,3</sup>✉, Israel Cruz-Ortega<sup>4</sup>, Esmeralda Pérez-Cervantes <sup>1</sup>, Orion Norzagaray-López<sup>5</sup>, Juan P. Carricart-Ganivet<sup>4</sup>, Andrés López-Pérez <sup>3</sup> & Lorenzo Alvarez-Filip <sup>2</sup>

Coral mortality triggers the loss of carbonates fixed within coral skeletons, compromising the reef matrix. Here, we estimate rates of carbonate loss in newly deceased colonies of four Caribbean reef-building corals. We use samples from living and recently deceased colonies following a stony coral tissue loss disease (SCTLD) outbreak. Optical densitometry and porosity analyses reveal a loss of up to 40% of the calcium carbonate (CaCO<sub>3</sub>) content in dead colonies. The metabolic activity of the endolithic organisms colonizing the dead skeletons is likely partially responsible for the observed dissolution. To test for the consequences of mass mortality events over larger spatial scales, we integrate our estimates of carbonate loss with field data of the composition and size structure of coral communities. The dissolution rate depends on the relative abundance of coral species and the structural properties of their skeletons, yet we estimate an average reduction of 1.33 kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup>, nearly 7% of the total amount of CaCO<sub>3</sub> sequestered in the entire system. Our findings highlight the importance of including biological and chemical processes of CaCO<sub>3</sub> dissolution in reef carbonate budgets, particularly as the impacts of global warming, ocean acidification, and disease likely enhance dissolution processes.

## **Newly deceased Caribbean reef-building corals experience rapid carbonate loss and colonization by endolithic organisms**

**Keywords:** bioerosion, endolithic community, carbonate dissolution, densitometry, microboring

### **Abstract**

Coral mortality triggers the loss of carbonates fixed within coral skeletons, compromising the reef matrix. Here, we estimate rates of carbonate loss in newly deceased colonies of four Caribbean reef-building corals. We use samples from living and recently deceased colonies following a stony coral tissue loss disease (SCTLD) outbreak. Optical densitometry and porosity analyses reveal a loss of up to 40% of the calcium carbonate ( $\text{CaCO}_3$ ) content in dead colonies. The metabolic activity of the endolithic organisms colonizing the dead skeletons is likely partially responsible for the observed dissolution. To test for the consequences of mass mortality events over larger spatial scales, we integrate our estimates of carbonate loss with field data of the composition and size structure of coral communities. The dissolution rate depends on the relative abundance of coral species and the structural properties of their skeletons, yet we estimate an average reduction of 1.33 kg  $\text{CaCO}_3 \text{ m}^{-2}$ , nearly 7% of the total amount of  $\text{CaCO}_3$  sequestered in the entire system. Our findings highlight the importance of including biological and chemical processes of  $\text{CaCO}_3$  dissolution in reef carbonate budgets, particularly as the impacts of global warming, ocean acidification, and disease likely enhance dissolution processes.

## **Main text**

### **Introduction**

Coral reefs are key sites for biodiversity and provide crucial ecosystem services<sup>1</sup>. The three-dimensional structure of each coral reef is a product of  $\text{CaCO}_3$  production and erosion stemming from the environment and a multitude of organisms, with these processes acting across various spatiotemporal scales<sup>2,3,4</sup>. For coral reefs to grow, calcification must exceed the loss of  $\text{CaCO}_3$  due to physical, chemical, and biological erosion<sup>4,5</sup>. However, the delicate balance between production and erosion has been severely altered in many reefs worldwide due to human-induced changes in reef ecology and the environment<sup>5</sup>. This imbalance has led to a decline in the production of  $\text{CaCO}_3$  by corals and an increase in carbonate removal due to destructive processes, which has caused reefs to enter states of low carbonate production or even net erosion<sup>6</sup>. A transition to erosive states is particularly concerning because of the concomitant severe modifications to reef frameworks and coral growth that compromise reef functioning<sup>7</sup>. This transition is even more concerning when modeled scenarios predict that environmental conditions will promote erosive processes and thus further limit coral growth<sup>5,8,9</sup>.

Our understanding of the ways in which rapid changes in reef ecology affect reef carbonate dynamics centers on construction processes; the abilities of reef-building corals to secrete  $\text{CaCO}_3$  under conditions of elevated temperature, acidification, and nutrient concentrations; and the implications of coral mortality in terms of the potential reduction in carbonate production (e.g.,<sup>8,10,11</sup>). In spite of what we have learned, the erosive processes that follow coral mortality are far less understood<sup>4,12</sup> which largely reflects our lack of knowledge of the activities of organisms, such as grazers (e.g., parrotfish and sea urchins) and macroborers

(e.g., sponges, molluscs and polychaetes), that erode the surfaces and interiors of living and dead coral skeletons<sup>14,15</sup>. However, the consequences of dissolution, especially those that follow coral mortality, are poorly understood<sup>4,16</sup> as most are complex and involve multiple taxa and environmental factors<sup>4,17,18</sup>. Skeletal dissolution can be driven by microboring organisms, such as algae and bacteria, or it may be chemical and caused by low pH levels in ocean water. Hereafter we refer to these two dissolution processes simply as *net dissolution*.

After a mortality event, naked skeletons are subject to two processes that increase net dissolution. First, the dead skeleton surface is rapidly covered by biofilms that also colonize its interior<sup>19, 20</sup>. Second, existing microbial endolithic communities (e.g., bacterial and filamentous algae assemblages) bloom due to the resulting increase in light that is able to penetrate the bleached/whited skeleton<sup>21, 22, 23</sup>. These two processes drive other well-known biogeochemical processes that produce CO<sub>2</sub>, such as organic matter production and remineralization, which decrease the saturation state of carbonate minerals (i.e., aragonite) and reduce pH, thus leading to carbonates dissolution<sup>24</sup>. The net dissolution driven by these processes can result in losses of up to 1.1 kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup><sup>16, 25, 26</sup>. At the same time, increases in the bacterial and algal communities that colonize dead skeletons likely affect the balance between photosynthesis and respiration, and between calcification and dissolution, thus favoring erosive processes, particularly those that occur at night<sup>27, 28, 29</sup>. The interstitial water that penetrates the pores of coral skeletons devoid of living tissue takes on pH values that are up to 0.8 units lower than the pH values of the surrounding water due to the metabolic activity of endolithic communities<sup>24,30</sup>. Together, these processes create corrosive conditions that favor carbonate dissolution, which reduces skeletal density and increases skeletal porosity<sup>9,24,31</sup>. CaCO<sub>3</sub> dissolution is particularly concerning, as the combined effect of acidification

and rising temperatures is known to accelerate net dissolution within dead coral skeletons<sup>19,32</sup>. Ultimately, when the interiors of coral skeletons are weakened, coral structures become more susceptible to other sources of bioerosion and mechanical damage like wave action<sup>16, 33</sup>.

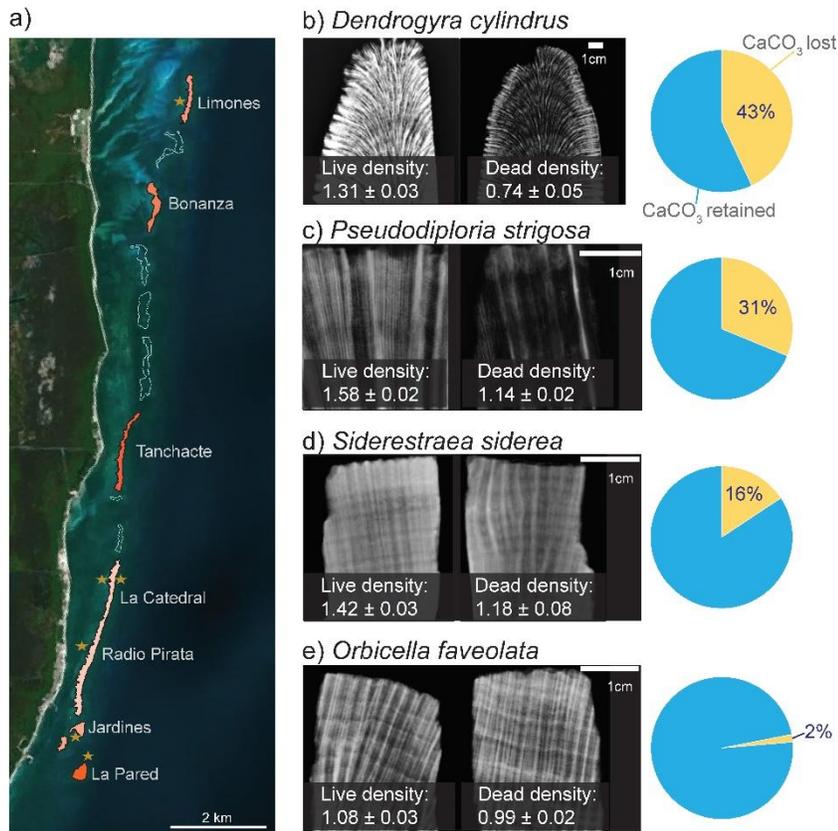
Internal macrobioerosion and the net dissolution of coral skeletons are particularly concerning during mass mortality events, such as those due to widespread bleaching or disease outbreaks that result in the loss of the protective cover of coral tissue<sup>18,32</sup>. Following these events, large quantities of coral skeletons become susceptible to destructive processes, which likely results in drastic changes in gross CaCO<sub>3</sub> production (see<sup>34, 35, 36</sup>). However, measuring net dissolution is difficult and has only been successful in controlled environments or on small spatial scales<sup>24,19, 32, 37</sup> which limits our understanding of the consequences of mass mortality events at the reef scale.

In this study, we measured density changes produced by net dissolution to quantify CaCO<sub>3</sub> mass loss in the dead skeletons of four reef-building corals after an outbreak of stony coral tissue loss disease (SCTLD) in the Puerto Morelos reef system<sup>38</sup>. We used densitometry and porosity analyses to investigate changes in skeletal density in colonies of *Dendrogyra cylindrus*, *Siderastrea siderea*, *Pseudodiploria strigosa*, and *Orbicella faveolata* before and after they died and related these changes to species growth, density, and skeletal architecture. Our study is framed within an SCTLD outbreak, and thus we also used colony-level estimates of carbonate loss to quantify the potential consequences of net dissolution at the reef scale. Ultimately, our results demonstrate that carbonate loss within dead coral skeletons is severe, even in non-acidified environments.

## Results

## **Changes in skeletal density and porosity**

We measured changes in skeletal density and porosity before and after mortality in two ways (Fig. 1a). For *D. cylindrus*, we obtained core samples from colonies in 2015, when they were alive, and then sampled the same colonies in 2019 and 2020, one and two years after they had died in 2018 (Table 1A). For *S. siderea*, *P. strigosa*, and *O. faveolata*, we obtained samples from living colonies during the sampling campaign of 2020, during which we also sampled colonies that had died due to the SCTL outbreak in 2019 (see methods; Table 1B). Given the differences in the skeletal structure of each species and collected samples, we used the density bands (i.e., multiple measures per core; Supplementary Table 1) to create separate linear mixed models (LMM) for each species to test for changes in skeletal density while accounting for the effects of colony identity, colony status (living, dead 1 y, dead 2 y), annual growth, and reef zone (see Methods; Fig. 2 a–h).



**Figure 1. Reefs surveyed in the Puerto Morelos reef system and density loss in live and dead coral colonies.** a) Polygons of the reefs and data used to calculate the area of each reef (delimited by contours) obtained from SIMAR ArrecifeSAM-CONABIO<sup>67,68</sup> (<https://simar.conabio.gob.mx>). Warmer colors indicate higher percentages of CaCO<sub>3</sub> loss after the mass mortality event caused by stony coral tissue loss disease (SCTLD; for more information, see Fig 3). Stars indicate the sites where coral cores and fragments were collected. The sites Radio Pirata and La Catedral are part of the PM La Catedral reef unit b–e) Comparison of X-ray images and mean annual density values of all slabs obtained from living vs dead coral colonies of each species analyzed in this study. This change was used to obtain a global indicator of CaCO<sub>3</sub> loss for each species. The X-ray images show that living colonies have higher density areas than those of dead colonies. The pie charts show the density loss (%) for living and dead colonies

We found strong evidence of density loss in carbonate structures after coral tissue mortality for three out of the four studied species (Fig. 2, Supplementary Table 2). Separate LMM indicated that skeletal density was significantly lower after mortality in *D. cylindrus* ( $\chi^2 = 14.071$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.001$ ), *P. strigosa* ( $\chi^2 = 10.861$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ), and *S. siderea* ( $\chi^2 = 6.021$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.014$ ). While we did not observe significant differences between the

skeletal density of dead and living colonies of *O. faveolata* ( $\chi^2 = 0.009$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.921$ ; Fig. 2 h), the porosity analyses supported the findings obtained by optical densitometry. Higher porosity was observed in dead *D. cylindrus*, *S. siderea*, and *P. strigosa* colonies when compared to that of living colonies (Supplementary Fig. 1).

**Table 1. Reef site, zone, date, and health status of coral fragments and coral cores at the time of collection.** Number of fragments collected from each colony of *Dendrogyra cylindrus*, *Pseudodiploria strigosa*, *Siderastrea siderea*, and *Orbicella faveolata*. Only *S. siderea*, *P. strigosa*, and *O. faveolata* samples were collected. 2015 = Living *D. cylindrus* colonies. 2019 = 1-year dead *D. cylindrus* colonies. 2020 = 2-year dead *D. cylindrus* colonies. The *D. cylindrus* colony at La Pared is very large [diameter (5 m); height (2 m)], which allowed for multiple samples to be collected. L= Living; D = Dead; 15 = 2015; 19 = 2019; 20 = 2020. Exposure indicates the number of years after the colonies died.

**A**

<i>D. cylindrus</i>							
Reef	Catedral			Pared		R. Pirata	
State	L	D	D	L	D	L	D
Year	15	19	20	15	20	15	20
Exposure	0	1	2	0	2	0	2
Replicates	4	3	1	1	1	1	1

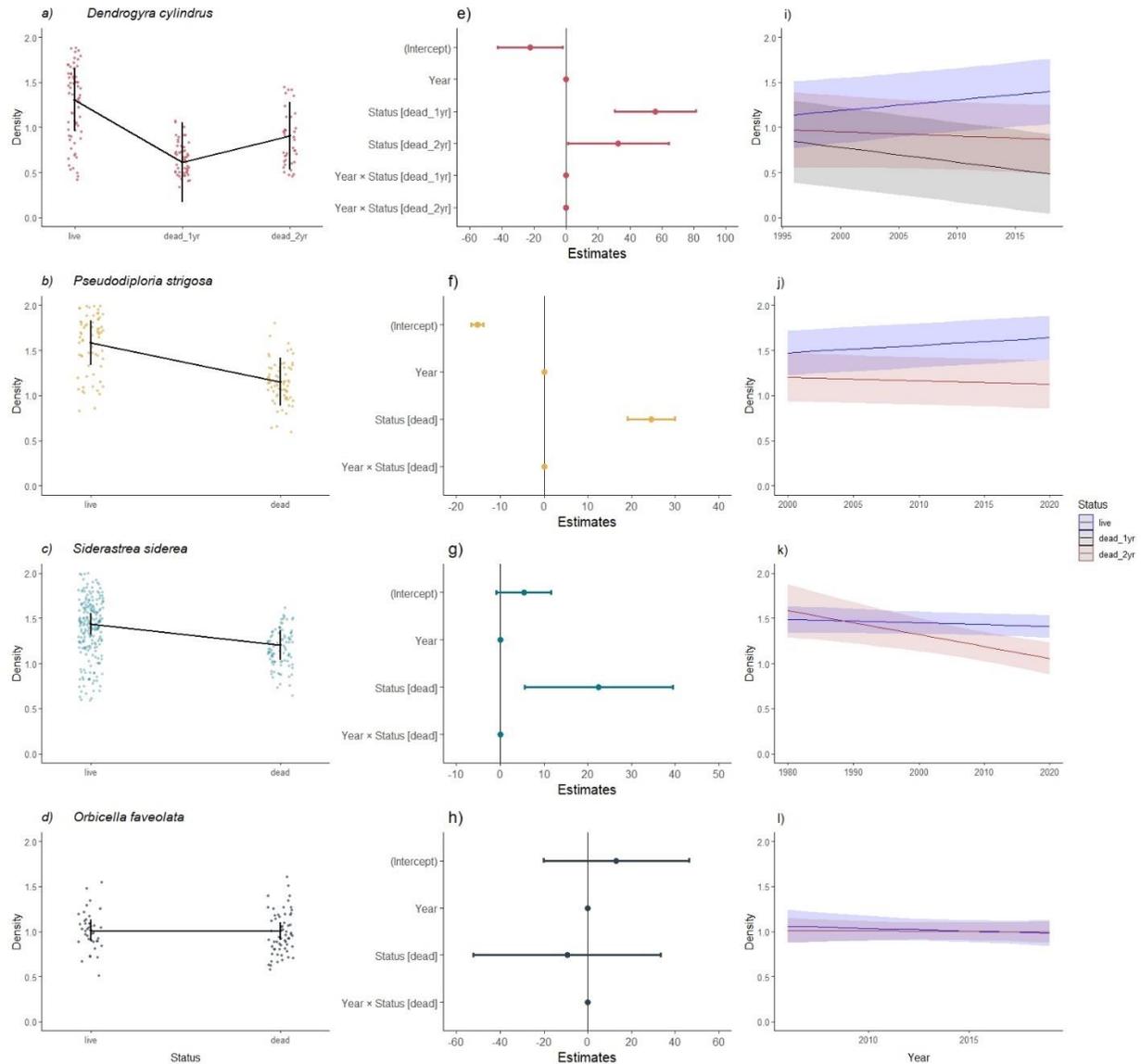
**B**

	<i>P. strigosa</i>				<i>S. siderea</i>				<i>O. faveolata</i>		
Zone	back		fore		back		fore		back	fore	
State	L	D	L	D	L	D	L	D	L	D	n/a
Year of sample	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	n/a
Exposure	0	2	0	2	0	2	0	2	0	2	n/a
Replicates	4	3	3	2	6	3	4	4	4	6	n/a

n/a = not applicable

For *D. cylindrus*, we were also able to explore the progression of skeletal density loss using data from the two sampling periods following the mortality event. We found significant differences in the colony density before and after the colonies died (1 y after death,  $z = 10.798$ ,  $p < 0.001$ ; 2 y after death,  $z = 6.586$ ,  $p < 0.001$ ). However, no differences in density were found between colonies one year after death and two years after death ( $z = -2.27$ ,  $p <$

0.062; Fig. 2 e). This lack of differences suggests that the most pronounced change occurred during the first year following mortality.



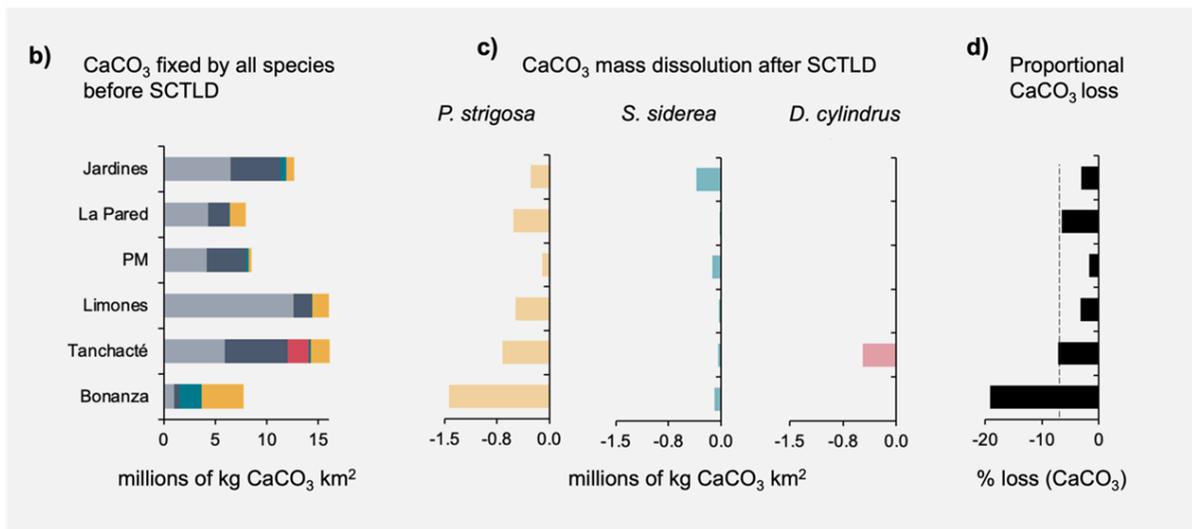
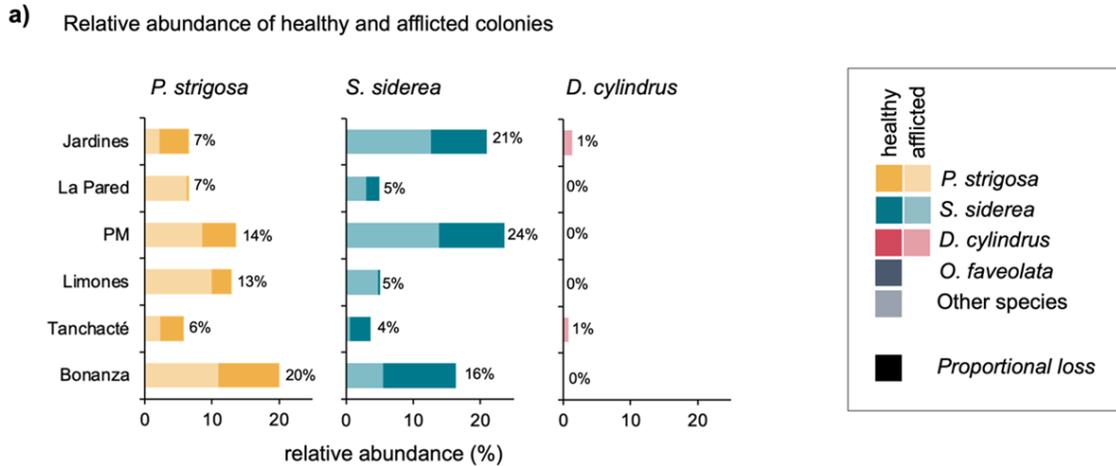
**Figure 2. Changes in density and total mass between living vs dead colonies.** The plots on the left (a–d) show the absolute mass change between living vs dead colonies. The dots indicate the annual density values calculated for each species according to its state (i.e., living or dead). The black lines above the dots indicate the 95% CIs. The central graphs (e–h) show the coefficient estimates and confidence intervals of the linear mixed models (LMM). The dots represent the average slope of each model and lines represent coefficient and indicate the 95% CIs. Slopes are significantly different from zero if their 95% CIs do not overlap with the vertical dashed line centered on zero. All plots were derived from the LMM estimates of linear trends. The plots on the right (i–l) show trends for each

species for changes in density in different sections of the colonies (current years refer to shallow sections of the colony; older years indicate deeper sections of the skeleton). Shading represents the 95% CIs. All plots are based on LMM models.

The LMM models created for each species also revealed a highly significant relationship between positions across the colony (progressive changes from recent density bands to older bands) and status (i.e., living or dead) for *D. cylindrus* ( $\chi^2 = 19.401$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ), *P. strigosa* ( $\chi^2 = 864.35$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ), and *S. siderea* ( $\chi^2 = 6.993$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.008$ ). These findings indicate that the rate of density loss in dead colonies decreased from the colony surface toward the deeper areas of the skeleton (Fig. 2 i–k). No such effect was observed for *O. faveolata* ( $\chi^2 = 0.191$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.6620$ ; Fig. 2 l).

### **Reef-scale losses of CaCO<sub>3</sub> after the 2018 SCTL outbreak**

According to our estimations, the widespread mortality of coral colonies led to an enormous reduction in fixed CaCO<sub>3</sub> at the reef scale (Fig. 3). The standardized erosion rates are equivalent to area-wide total net losses of CaCO<sub>3</sub> ranging between -140 and -1,471 t CaCO<sub>3</sub> km<sup>-2</sup>, depending on the reef site, which can be exclusively attributed to the dissolution of the dead skeletons of *D. cylindrus*, *P. strigosa*, and *S. siderea* (Fig. 3 a-c). The total amount of CaCO<sub>3</sub> lost across the shallow habitat of the entire reef system (~3,145,967.15 m<sup>2</sup>) was equivalent to -4184 t, which represents an average dissolution of -1.33 kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup>. The CaCO<sub>3</sub> losses attributable to these three species represent a reduction of 6.78% of the total CaCO<sub>3</sub> fixed by all scleractinian coral colonies in the entire reef system after one single mortality event (Fig 3 d).



**Figure 3. Loss of CaCO<sub>3</sub> after the mass mortality caused by stony coral tissue loss disease (SCTLD) in the Puerto Morelos reef system.** **a)** Relative abundance and the proportion of colonies of *Pseudodiploria strigosa*, *Siderastrea siderea*, and *Dendrogyra cylindrus* afflicted by SCTLD in each reef in 2019. The numbers in front of the bars indicate the relative abundance (%) of each species compared to all species surveyed in each reef. **b)** Total CaCO<sub>3</sub> fixed in the coral colonies of all species before the SCTLD outbreak. **c)** Estimated mass loss by dissolution at the reef scale two years after the death of the colonies due to SCTLD in each reef. **d)** Reef-scale proportional loss of CaCO<sub>3</sub> by dissolution in the skeletons of the three species studied in each reef unit (considering all CaCO<sub>3</sub> contributed by all the species). The dotted line indicates the mean percentage lost at the reef system level (7%). These quantities were obtained from the average estimates calculated for each species in the transects (n = 87) and multiplied by the area of each reef (m<sup>2</sup>).

The loss of carbonate mass at each reef site depended on the abundance and size structure of the colonies of the various coral species present (Fig. 3 a-b). For example, in Bonanza, 80%

of the sequestered  $\text{CaCO}_3$  was contained in colonies of *P. strigosa* and *S. siderea* (Fig. 3 b). In contrast, the colonies of other scleractinian species were rare and small in size. Therefore, the relative losses in Bonanza following the SCTLTD die-off were considerable (Fig. 3 d). In contrast, in the reef units of Limones, La Catedral, and Tanchacte, the contributions of *P. strigosa*, *S. siderea*, and *D. cylindrus* to the amount of fixed  $\text{CaCO}_3$  were relatively minor, as other coral species (e.g., *O. faveolata* and those that are not highly susceptible to SCTLTD like *P. astreoides*, *A. palmata*, and *A. tenuifolia*) dominated these sites, resulting in comparatively minor net losses due to skeletal dissolution in these reef units (Fig 3 a-c).

## **Discussion**

Our results reveal significant losses in the mass of dead coral colonies following skeletal exposure and provide quantitative insights into how living coral tissues prevent losses of the reef matrix. This finding is particularly relevant in the context of mass mortality events, such as those associated with disease outbreaks or temperature-induced bleaching events, as skeletal dissolution will weaken the calcareous structures of dead corals, threatening the long-term stability of the reef matrix. The  $\text{CaCO}_3$  losses attributed to the widespread mortality of the colonies of only three coral species represented a reduction of almost 7% of the total amount of  $\text{CaCO}_3$  fixed in the carbonate skeletons of the living corals of all species in our study system (Fig. 3 d). This loss, which was due to skeletal dissolution and occurred in less than two years, is substantial, considering that the accumulation of  $\text{CaCO}_3$  in these skeletons occurred over tens or even hundreds of years.

Our study highlight the impact of widespread coral die-off in terms of  $\text{CaCO}_3$  loss over large geographical areas and bring the potential implications of SCTLTD outbreaks at the regional level into perspective. However, it is crucial to consider that our findings only reflect the first

of many destructive processes that follow coral mortality<sup>16</sup>. Therefore, we can expect that total CaCO<sub>3</sub> loss over the long-term will be notably higher than what we have quantified. This is particularly important given that mass loss makes coral skeletons more susceptible to other erosive and destructive forces. For example, weakened coral skeletons are more vulnerable to fragmentation following tropical storms<sup>39</sup> and are likely to be rapidly eroded by macroborers<sup>33</sup>. In the long term, the net result of the skeletal dissolution rates observed in this study will be a reduction in the structural complexity of the reef framework, which will likely affect the ecosystem services of the coral reefs, such as providing protection and food for commercially important fish species (Supplementary Fig. 2; <sup>3,4</sup>).

With our study, we provide quantitative insights into how live coral cover prevents loss of reef matrix, and how quickly coral skeletons erode once they become exposed. Mortality of living coral tissues caused by SCTL D causes changes in the composition of the microendolithic community from one that can interact positively with the coral to a purely eroding community (Supplementary Fig. 3; <sup>21,40</sup>). Thus, the loss of CaCO<sub>3</sub> observed in the dead coral skeletons in this study was due to a heightened increase in net dissolution following the loss of protective tissue cover, microperforation, and the metabolic activity of the epilithic and endolithic algal and bacterial communities that colonized the skeletons<sup>19</sup>. The lack of protection by living tissues, coupled with the naturally high surface area of scleractinian coral skeletons, created conditions that were favorable to CaCO<sub>3</sub> dissolution<sup>20</sup>. This process can be classified as a type of succession. Initially, exposed skeletons are almost exclusively dominated by microborers that modify the substrate, making it accessible to macroborers and grazing epilithic bioeroders, which become increasingly important over time (e.g., <sup>16,41,42,43</sup>). In turn, the bioeroders increase the surface area of the substrate by

creating internal cavities and removing alternative surface covers, which creates conditions that favor passive dissolution<sup>41,43</sup>.

One noticeable outcome from our analysis is that rates of CaCO<sub>3</sub> loss vary among coral species, which was reflected in the net carbonate loss observed across reefs with different species and colony sizes (Fig. 3 c-d). The most likely explanations for the variation in net dissolution among different species are the differences among growth forms and skeletal microstructure arrangements<sup>20,44</sup>. We observed a clear difference in skeletal density between living and dead corals in species with meandroid corallite (*D. cylindrus* and *P. strigosa*) and cerioid (*S. siderea*) arrangements, with meandroid corals losing more material than cerioid corals. No significant differences between dead and living *O. faveolata* colonies, which exhibit plocoid corallite arrangements, were observed (Fig. 2 h). The main difference between corallite types is the degree of separation between corallites by a CaCO<sub>3</sub> wall (see<sup>44</sup>). While the walls between meandroids are incomplete, corallites in cerioid arrangements share walls. Plocoid corallites are separated by thick walls that are spaced apart.

In addition, the coral colony growth form also seems to influence the rates of skeletal dissolution. The columnar species *D. cylindrus* underwent the highest mass loss when compared to that of *P. strigosa*, which has a massive morphology (Fig. 2 a and b). Overall, corallite arrangement and morphology influence the surface and internal areas available for microborer colonization and light penetration into the interior of the skeleton<sup>23,45,46</sup>. Therefore, colonies with porous skeletons facilitate the settlement of microendoliths, and small volumes favor their abundance by creating spaces with optimum light conditions<sup>20,47</sup>. This explains why we did not find any change in the density of *O. faveolata* skeletons, as its plocoid corallite arrangement reduces access to microborers, and its massive morphology

results in an unfavorable surface:volume ratio when compared to those of other species<sup>48</sup>. These results suggest that the erosion rate of the reef framework strongly depends on the reef species. Coral communities dominated by species with high surface:volume ratios (i.e., branching, foliose, columnar, and submassive corals) and porous skeletons (i.e., meandroid corallites) will tend to erode faster than reefs dominated by massive species with less porous skeletons (i.e., plocoid corals; Fig. 3 c-d).

We also found evidence that coral skeleton erosion did not occur linearly across time. Following the mortality event of 2018, we resampled the same *D. cylindrus* colonies one and two years later and found that skeletal erosion was not strongly reduced in the second year (Fig. 2 a). This is consistent with previous studies indicating that the dissolution rate driven by microbiological activity does not scale over time and instead reaches a plateau a year after substrate exposure<sup>16,43,49</sup>. This pattern can be explained based on the succession of endolithic communities, which is highly dynamic over time<sup>16,23,43</sup>. Contrary to our observations, Enoch et al.<sup>50</sup> reported gains in substrate density (instead of carbonate dissolution) in experimental substrates deployed on acidified reefs after two years. However, the authors did not rule out that dissolution processes might have preceded cementation<sup>51</sup>. While the existing evidence suggests an absence of linearity in dissolution processes (see<sup>16,49</sup> and Fig 2 a), it is still unclear how the succession of dissolution and cementation occurs, and studies are needed to evaluate these processes in different environments (e.g., oligotrophic and acidified sites) with different skeletal types and over different time scales.

Mass loss in dead corals was highest at the surface and lessened towards the deeper areas of the skeleton. This trend was most evident in *D. cylindrus*, although it also occurred in *P. strigosa* and *S. siderea* (Fig. 2 i, j, and k). Higher rates of erosion on the colony surface

suggest that bioerosion was dominated by microborers, most of which are photosynthetic and require favorable light conditions (e.g., <sup>25</sup>). For instance, the characteristic pillars of *D. cylindrus* exhibit less volume in their apical zones and more volume at their bases, which might explain why the highest difference in density was observed between the living and dead samples collected from the superficial zones of the colony. Our findings also indicate that microbioerosion in dead corals can occur down to ~ 7 cm (Fig. 2 i, j, and k). Identifying the specific agents that affected net dissolution in the different sections of the dead skeletons is beyond the scope of this study. However, evidence from previous studies suggests that microbioerosion depends on the penetration capacity of microboring organisms <sup>52,16</sup>. Although high microbioeroder biomass has been reported within a few millimeters of the surface (~ 4 mm;<sup>49</sup>), this result was based on observations of pristine blocks constructed from coral and bivalve skeletons (Supplementary Table 3). The penetration capacity of microborers is likely underestimated with blocks, as these experimental structures reflect only young communities growing on new substrates, which require time to bore deeper <sup>23,43,49</sup>. In addition, rapid surface colonization on bioeroder-free substrates interferes with the colonization of endolithic communities in deeper layers <sup>53</sup>. In addition, the pH of coral porewater is lower than that of ambient water and produces physicochemical gradients that create corrosive conditions suitable for CaCO<sub>3</sub> dissolution <sup>30,24, 54</sup>. Additional experimental and in situ studies are needed to understand which agents and processes dissolve CaCO<sub>3</sub> in the different depth layers of coral skeletons.

Some experimental studies on carbonate dissolution have been conducted to test the effects of acidified environments, with one such study reporting dissolution rates of  $-1.52 \pm 0.08 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  <sup>53</sup>(see Supplementary Table 3). However, our study shows that net dissolution

processes were high ( $-1.33 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2}$ ) in our study area, even in reefs that did not reflect signs of low pH or high temperatures (see <sup>54</sup> and Supplementary Methods; Appendix 1, Supplementary Table 5). This suggests that the net dissolution of dead skeletons is mainly dominated by the influence of microborers and associated biogeochemical processes (e.g., the respiration and remineralization of endolithic communities) rather than the low pH levels of the ambient water. Nevertheless, in a scenario combining mass mortality, low pH levels, and high temperatures, calcium carbonate losses could be even more severe with rates as high as  $4.92 \pm 0.3$  to  $19.00 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  (<sup>19,24</sup> ; for the purposes of comparison, these experimental dissolution rates were transformed; see Supplementary Table 3).

Our study used densitometry analysis to measure *in situ* mass loss in adult corals after colony death. This approach captures the effects of erosive processes in coral colonies exposed to prolonged bioeroder succession, thus mimicking natural conditions better than approaches employing coral blocks <sup>16</sup>. For example, the infestation of endolithic communities in pristine experimental blocks can only occur from the outside in. In contrast, infestations can also occur from the inside out in recently deceased coral colonies due to pre-existing communities blooming within the skeletons <sup>19, 20, 23</sup>. Furthermore, in contrast to other widely used methods that have been employed to measure  $\text{CaCO}_3$  erosion rates, such as volumetric or buoyant weight analyses, optical densitometry allows detailed analysis of the properties of  $\text{CaCO}_3$  across coral cores for time series, as well as a focus on microborers because macrobioerosion can be avoided <sup>50,53</sup>.

Overall, our findings highlight the notable impact of mass coral mortality on framework loss at the ecosystem level and the vulnerability of Caribbean reefs following an SCTL outbreak. These losses weaken coral skeletons, making colonies more vulnerable to

additional threats that jeopardize the integrity and structural complexity of the reef framework (Supplementary Fig. 2; <sup>3,4</sup>). However, the patterns and degree of carbonate mass loss depend on the species composition of each reef. Small-volume corals with porous corallite arrangements are likely to erode more than reefs dominated by massive species with less porous corallite arrangements (Fig. 3; <sup>46</sup>). This finding is particularly critical given that most Caribbean reefs have shifted from being dominated by large, massive reef-building species (e.g., *Orbicella* spp.) to being dominated by small species that contribute relatively low amounts of CaCO<sub>3</sub> <sup>38,55</sup>. Furthermore, our findings highlight the importance of including the biological and chemical processes of CaCO<sub>3</sub> dissolution in carbonate budgets <sup>18,19</sup>, especially as the impacts from global warming, ocean acidification, and disease enhance dissolution processes and increase substrate availability for colonization by micro-eroders<sup>37</sup>.

## **Materials and methods**

### **Site and Sample collection**

The Puerto Morelos reef system is located near the northeastern portion of the Yucatan Peninsula in Mexico and is comprised of separate shallow reef units. The reef system covers 9,066 ha and extends over 20 km. The main coral species represented in the shallow reefs are *A. palmata*, *O. faveolata*, *O. annularis*, *P. strigosa*, *S. siderea*, *Agaricia* spp., and *Porites* spp. <sup>56,57</sup>. Each reef unit comprises a sheltered back reef zone and an exposed fore reef zone separated by a crest. In June 2018, the Puerto Morelos reef system was afflicted by an SCTL outbreak that resulted in widespread coral mortality <sup>36,58</sup>.

To measure mass loss in the skeletons after coral death, we collected colony fragments and coral cores from four species: *D. cylindrus*, *P. strigosa*, *S. siderea*, and *O. faveolata*. These

species were selected because (i) they are conspicuous species in Puerto Morelos; (ii) they are highly susceptible species to SCTLD<sup>58</sup>; and (iii) we were able to identify (within ~15 days) the date of mortality of the sampled colonies of each species, as we had other ongoing studies in the area (see<sup>33, 36, 38, 59</sup>).

We used two different sampling designs, as previously collected samples of *D. cylindrus* were available. In 2015, *D. cylindrus* colonies that were living with no signs of disease were identified and sampled<sup>59</sup>. In this study, we repurposed and reprocessed these previous samples and sampled the same colonies two additional times: one year after the total mortality event (2019) and two years after the mortality event (2020; Table 1; Figure 1 a). For the other three species (*P. strigosa*, *S. siderea*, and *O. faveolata*), we sampled living and dead colonies in 2020 (Table 1; Figure 1 a). All cores from dead colonies were obtained from colonies that were known to have died due to SCTLD, and the date of mortality was recorded (within 15 days). In this case, all samples from dead colonies reflected two years of exposure. The samples were obtained from different colonies found within an area of ~ 30 m<sup>2</sup> in La Catedral (Fig. 1 a). Samples from all colonies (living and dead) were collected from the apical part of the colony. Fragments obtained from *D. cylindrus* colonies were ~ 10 cm in diameter and 10–20 cm in length (Table 1 A). Cores obtained for *P. strigosa*, *S. siderea*, and *O. faveolata* were 3 cm in diameter and 5–15 cm in length. Data for all colony fragments and coral cores are shown in Table 1 B.

To contextualize the possible mass loss of *D. cylindrus*, *S. siderea*, *P. strigosa*, and *O. faveolata* with the CaCO<sub>3</sub> contributed by the coral community, we obtained fragments and cores of the most representative scleractinian species within the Puerto Morelos reef system. All samples were collected at La Catedral (*Acropora palmata* = 2, *Undaria agaricites* = 4,

*Undaria teunifolia* = 4, *Orbicella annularis* = 4, *Porites astroides* = 8, *Pseudodiploria clivosa* = 3, *Porites porites* = 4, *Stephanocoenia intercepta* = 2, *Montastrea carvernosa* = 4, *Dichocoenia stokesi* = 6, *Colpophyllia natans* = 3, and *Siderestrea radians* = 4). For all samples of these species, skeletal density was calculated as described below.

### **Changes in skeletal density and porosity between living and dead coral colonies**

Each fragment and coral core was cut into 9-mm thick slabs following the main growth axis using a rock saw equipped with a diamond blade (Fig. 1 b–e). Subsequently, all slabs were dried in an oven at 60 °C for 48 h. In March 2020, all slabs were radiographed using a CR Medical Systems X-ray machine (GE-Healthcare, Chicago, IL, USA). The slabs were oriented longitudinally in rows for radiographic scanning (2–3 slabs per row), alternating dead and living slabs. The parameters for each scan were 55 Kv and 6 mAs for all exposures, and the pixel size was 100  $\mu\text{m}^2$ . During each scan, the slabs were accompanied by an aragonite standard that consisted of a wedge of known thickness and density (2.83 g  $\text{CaCO}_3 \text{cm}^{-3}$ ) according to the methodology in Carricart-Ganivet & Barnes <sup>60</sup>.

Subsequently, the alternating density bands were identified in digitized X-radiographs. The aragonite standard was used to create a calibration curve from which the annual density of each slab (g  $\text{CaCO}_3 \text{cm}^{-3}$ ) was determined. Annual density series (g  $\text{cm}^{-3}$ ) were obtained from the linear distance along the slabs from the apical zone (recent growth years) to the base of the slabs (old growth years). We used the optical densitometry method described in Carricart-Ganivet & Barnes <sup>60</sup>. The extension rate ( $\text{cm yr}^{-1}$ ) was determined from the distances between density minima peaks. Following this method, we obtained annual density and extension values (one for each pair of bands). The annual density values obtained from the growth

bands was considered the units of analysis for this study (see more details in the Statistics and reproducibility section).

To obtain the porosity data, each digital X-ray image was segmented using the intensity of the grey color of each slab following the methodology of Fordyce et al.<sup>61</sup> with modifications. For this, the minimum and maximum thresholds of grey intensity (0–255) were defined using the *Threshold function* in ImageJ v. 1.8.0 (Supplementary Fig. 4). The pixels within each slab that had the same values as the average grey value of the aragonite standard were assigned as the maximum threshold ( $S_{\max}$ ). The pixels within each slab with the same average value as that of the image background (i.e., air) and the first 0.5 mm of the wedge (intermediate air/CaCO<sub>3</sub> phase) were established as the minimum threshold ( $S_{\min}$ ). All of the pixels within each slab that had values between  $S_{\max}$  and  $S_{\min}$  corresponded to porous spaces. Once the thresholds were adjusted, the ImageJ function *Analyse Particles* was used on the segmented image to obtain the number of porosities found throughout the slab (Supplementary Fig. 4). The grey values of the entire slab generated during thresholding were averaged and subsequently calibrated using the curve made from the aragonite wedge to obtain the average total density of each slab, which was used to complement the corresponding porosity percentage information.

Differences between the physical properties of living versus dead coral skeletons were assessed through optical densitometry and porosity analyses. Optical densitometry relates X-ray attenuation to skeletal density along the main colony growth axis<sup>60</sup>. The porosity analysis offered information about air spaces according to the spatial resolution of all parts of the slabs<sup>61</sup>. Together, changes in skeletal density and porosity after the death of a colony reflect the net outcome of biotic and chemical dissolution processes on a finer scale than those

detected using only porosity analyses or other volumetric quantification methods<sup>50</sup>. In this study, we were only interested in measuring density changes in coral skeletons resulting from net erosion (microerosion and dissolution processes); therefore, we only measured sections of the coral cores that had not been eroded by internal macroborers (e.g., bivalves, and worms).

### **Statistics and reproducibility**

The annual growth data obtained from coral cores (6-38 per core, see Supplementary Table 1), has a relatively complex hierarchical structure because the individual sampling units are coral cores (12-17 cores per specie, see Table 1). The observational units used for the statistical analyses are the density estimates obtained from the multiple annual coral growth bands that were estimated from the individual cores. The sampling of annual growth bands is not random, as annual coral growth bands derived from the same cores are likely correlated.

To analyze our data, we followed an approach used in previous studies dealing with a similar data structure (e.g.,<sup>62,63</sup>). We used a random intercept Linear Mixed Model (LMM) with residual correlation structures to model skeletal density as a function of colony status (i.e., living or dead). In addition, we also considered the year of each annual growth band as a fixed factor to test for differences in the skeletal density across the coral cores (i.e., from the surface to deeper areas of the skeleton). Colony identity, reef area (back-reef or fore-reef), and the annual extension rate (i.e., extension between growth bands across each core) were treated as random effects. This approach distinguishes observational units from sampling units, recognizes that sampling variation exists within and between core time series, and addresses the temporal autocorrelation structure inherent in such data<sup>63</sup>. All models were constructed using the *lme4* package in R<sup>64</sup>.

We used a separate LMM for each species because different sampling designs were used for *D. cylindrus* and the other three species (see above and Supplementary Methods; Appendix 2, Tables 6-13). The differences in each species' skeletal structure and growth strategy likely increase model uncertainties when lumping all the data into one model. However, we also ran two exploratory models combining the data of all four species (see Supplementary Methods; Appendix 2, Tables 14-16 and Supplementary Figures 5-6), and only the three species (see Supplementary Methods; Appendix 2, Tables 17-19 and Supplementary Figures 7-8), for which the data were obtained in the same manner to confirm that a similar pattern was derived when integrating data from different species. As expected, the level of uncertainty also increased.

The goodness of fit of each LMM was evaluated with the *DHARMA* package via an analysis of residuals. To test for differences in skeletal density between living and dead colonies, an analysis of variance (Type II Wald chi-square tests) was performed for each model with the function *Anova* of the *car* package. Since the *D. cylindrus* model had three sampling levels (i.e., living colony, one year after colony death, and two years after colony death), a test of individual contrasts using the *lsmeans* package was used to evaluate differences between the three levels. All analyses were performed in R <sup>64</sup>.

Raw data are accessible in Supplementary information. The methods for statistical analysis and sizes of the samples (defined as n) are given in the respective sections of results and methods. Statistical analyses were conducted in R Version 3.6.173 using the cited packages, and reproducibility can be achieved using the parameters reported in this section.

### **Benthic surveys and CaCO<sub>3</sub> loss at the reef scale**

We estimated the loss of CaCO<sub>3</sub> associated with the mortality of *D. cylindrus*, *S. siderea*, and *P. strigosa* colonies due to the SCTL D outbreak in the Puerto Morelos reef system and contrasted this carbonate loss with the CaCO<sub>3</sub> contributed by all colonies of other coral species that were not affected by the outbreak. For this, we used the estimates of skeletal density obtained from living and dead colonies and field surveys.

Field data were collected from July 2018 to September 2019 (during the SCTL D outbreak) from six reef sites across the reef system (Fig. 1 a). Coral communities were surveyed at each reef site using 10 to 25 randomly placed belt transects (10 × 1 m). The following data were recorded for each coral colony within each transect: species identity, colony size (maximum diameter, diameter perpendicular to the maximum diameter, and height), bleaching percentage, mortality percentage (recent, transient, and old), and the presence of SCTL D or other diseases (see <sup>36</sup>). We also recorded colonies with 100% mortality that could be attributed to SCTL D (i.e., recent mortality was still evident; <sup>38</sup>).

In the lab, we calculated the volume of all surveyed colonies following different approaches according to their growth. For the massive and sub-massive species (*D. cylindrus*, *P. strigosa*, *S. siderea*, *O. faveolata*, *O. annularis*, *P. astroides*, *P. clivosa*, *S. intercepta*, *M. carvernosa*, *D. stokessi*, *C. natans*, and *S. radians*), we used the length, width, and height, according to the equation for elliptical paraboloid growth forms proposed by González-Barrios and Alvarez-Filip <sup>65</sup>:

$$C = \left(\frac{\pi}{2} H r^2\right), \quad \text{Eq. (1)}$$

where C is the volume of each colony, H is the height of the colony, and r<sup>2</sup> is the mean colony diameter.

To calculate the volume of the colonies of the branched and foliose species (*A. palmata*, *A. cervicornis*, *P. porites*, and *Agaricia* spp.), we used the following workflow: (i) we obtained the volume from 3D models built by photogrammetry of *A. palmata* colonies in situ (N = 7) and through 3D models made with an EinScan SE model scanner (Shining 3D, Hangzhou, China; pressure 0.05 mm) of *A. palmata* skeletons from different collections (N = 24). (ii) We measured the height, minimum diameter, and maximum diameter of the colonies used for the 3D models (N = 31). (iii) These metrics were substituted into the volume equation of a rectangular prism. (iv) We compared the volumes obtained from the 3D models and the volumes calculated by the rectangular prism equation to calculate a correction factor (0.11). (v) We calculated their volume by applying the correction factor to the rectangular prism equation from the data obtained during our surveys of the branching colonies (height, minimum and maximum diameters).

We then used the volume to calculate the amount of CaCO<sub>3</sub> fixed in each colony by multiplying species density by the volume of each colony, corresponding to. The carbonate mass attributed to living colonies of *D. cylindrus*, *S. siderea*, and *P. strigosa* with no visible SCTLD lesions (or those covering < 10% of the colony surface); all *O. faveolata* colonies (as no loss of density was observed between dead and living colonies; see results section); and those of all other species.

We calculated two scenarios for dead or afflicted colonies of *D. cylindrus*, *S. siderea*, and *P. strigosa*. First, assuming the colony was alive, it was assigned the density obtained from the living colonies (Eq. 2; Fig. 3 c). Second, assuming each colony was dead, it was assigned the density obtained from the dead skeletons (Eq. 3; Fig.3 d). We assumed that all diseased colonies with SCTLD lesions covering > 10% of the colony surface would have died <sup>66</sup>.

$$M_l = C \cdot D_l \quad \text{Eq. (2)}$$

and

$$M_d = C \cdot D_d, \quad \text{Eq. (3)}$$

where  $M_l$  is the  $\text{CaCO}_3$  mass of each living colony,  $M_d$  is the  $\text{CaCO}_3$  mass of each dead colony,  $H$  is the height of the colony,  $r^2$  is mean colony diameter,  $D_l$  is the average density of each coral species calculated from living skeletons (Fig. 1 b–e; Supplementary Table 3), and  $D_d$  is the average density of each coral species calculated from dead skeletons (Fig 1 b–e; Supplementary Table 2).

For dead or afflicted *D. cylindrus*, *P. strigosa*, and *S. siderea* colonies, we estimated  $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2}$  for a ‘pre-SCTLD’ scenario, in which all coral colonies were alive, and a ‘post-SCTLD’ scenario, in which all colonies with SCTLD died and thus underwent  $\text{CaCO}_3$  losses. For both scenarios, the  $\text{CaCO}_3$  contributed by each colony was added and then divided by the survey area of each reef (Fig. 3 c-d). The difference in  $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2}$  between the ‘pre-SCTLD’ and ‘post-SCTLD’ scenarios was interpreted as the mass loss caused by biological and chemical dissolution following SCTLD-induced mortality.

Lastly, we used the above estimates of  $\text{CaCO}_3$  loss to predict the potential broad-scale consequences of biological and chemical dissolution for the entire reef system of Puerto Morelos. We obtained the area of all reef units from SIMAR Arrecife SAM-CONABIO (see Supplementary Table 4; <sup>67,68</sup>), a database that integrates data from WorldView-2 satellite images of the spatial distributions of benthic habitats in the shallow-water marine ecosystems of the Mexican Caribbean (2010–2018) that have been validated with field data (Fig. 1 a). To determine the loss of  $\text{CaCO}_3$  in the entire Puerto Morelos reef system, the amount of

CaCO<sub>3</sub> contained in each reef was calculated for each period (before and after the SCTL D outbreak). The difference between periods was considered to be the total CaCO<sub>3</sub> loss at the reef scale attributable to the mortality of *D. cylindrus*, *P. strigosa*, and *S. siderea* colonies following SCTL D-induced mortality.

**Data availability:** The authors declare that the raw data and numerical source data for the graphs are available in the GitHub repository: [https://github.com/FRAME57/Medellin-Maldonado\\_2023\\_CommsBiol\\_2](https://github.com/FRAME57/Medellin-Maldonado_2023_CommsBiol_2)

**Code availability:** The authors declare that the R code are available in the GitHub repository: [https://github.com/FRAME57/Medellin-Maldonado\\_2023\\_CommsBiol\\_2](https://github.com/FRAME57/Medellin-Maldonado_2023_CommsBiol_2)

### Acknowledgements

F. M.M thanks the Postgraduate Department of Ocean Sciences and Limnology of UNAM for the opportunity to study and its support. We thank M. A. Gomez-Real and E. Escalante-Mancera for assistance with the instrumentation of ambient loggers, and S.D. Guendulain-García for 3D scans and photogrammetry data. The comments and suggestions of two anonymous referees greatly improved our analysis and the manuscript. We also thank Andrea Lievana for editing the manuscript. This study was supported by the Mexican Council of Science and Technology (CONACyT, grant number: FORDECYT-PRONACES/425888/2020 to L.A-F), the Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas of Mexico (grant number: PROREST/CER/56/2019 to L.A-F), and the Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, UNAM (PAPIIT-IN209014 to J.P.C-G). F.M-M. was supported by an PhD scholarship (no. 755995) from CONACyT.

### References

1. Heileman, S., & Mahon, R. Caribbean Sea LME. In The UNEP Large Marine Ecosystems Report: A perspective in changing conditions in LMEs of the world's regional seas. UNEP Regional Seas Reports and Studies No. 182, (ed, by Sherman, K. & Hempel, G): United Nations Environment Programme. (2009).
2. Perry, C. T., Spencer, T., & Kench, P. S. Carbonate budgets and reef production states: a geomorphic perspective on the ecological phase-shift concept. *Coral Reefs*, <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0418-z> (2008).
3. Eyre, B. D., Andersson, A. J., & Cyronak, T. Benthic coral reef calcium carbonate dissolution in an acidifying ocean. *Nature Climate Change*, 4(11), 969-976 (2014).
4. Schönberg, C. H., Fang, J. K., Carreiro-Silva, M., Tribollet, A., & Wisshak, M. Bioerosion: the other ocean acidification problem. *ICES Journal of Marine Science*, 74(4), 895-925 (2017).

5. Cornwall, C. E., et al. Global declines in coral reef calcium carbonate production under ocean acidification and warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(21). (2021).
6. Edinger, E. N., Limmon, G. V., Jompa, J., Widjatmoko, W., Heikoop, J. M., & Risk, M. J. Normal coral growth rates on dying reefs: are coral growth rates good indicators of reef health?. *Marine Pollution Bulletin*, 40(5), 404-425 (2000).
7. Perry, C. T., & Alvarez-Filip, L. Changing geo-ecological functions of coral reefs in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33(6), 976-988 (2019).
8. Hoegh-Guldberg, O., et al. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318(5857), 1737-1742 (2007).
9. Eyre, B. D., Cyronak, T., Drupp, P., De Carlo, E. H., Sachs, J. P., & Andersson, A. J. Coral reefs will transition to net dissolving before end of century. *Science*, 359(6378), 908-911(2018).
10. Anthony, K. R., A. Kleypas, J., & Gattuso, J. P. Coral reefs modify their seawater carbon chemistry—implications for impacts of ocean acidification. *Global Change Biology*, 17(12), 3655-3666 (2011).
11. Mollica, N. R., Guo, W., Cohen, A. L., Huang, K. F., Foster, G. L., Donald, H. K., & Solow, A. R. Ocean acidification affects coral growth by reducing skeletal density. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(8), 1754-1759 (2018).
12. Andersson, A. J., & Gledhill, D. Ocean acidification and coral reefs: effects on breakdown, dissolution, and net ecosystem calcification. *Annual review of marine science*, 5, 321-348 (2013).
13. Hutchings, P. A. Biological destruction of coral reefs. *Coral reefs*, 4(4), 239-252 (1986).
14. Hutchings, P. A. Bioerosion. *Encyclopedia of modern coral reefs-structure, form and processes*, 139-156 (2011).
15. Lange, I. D., Perry, C. T., & Alvarez-Filip, L. Carbonate budgets as indicators of functional reef “health”: A critical review of data underpinning census-based methods and current knowledge gaps. *Ecological Indicators*, 110, 105857 (2020).
16. Grange, J. S., Rybarczyk, H., & Tribollet, A. The three steps of the carbonate biogenic dissolution process by microborers in coral reefs (New Caledonia). *Environmental Science and Pollution Research*, 22(18), 13625-13637 (2015).
17. Glynn, P. W., & Manzello, D. P. Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance. In *Coral reefs in the Anthropocene* (pp. 67-97). Springer, Dordrecht (2015).
18. Browne, N. K., et al. Predicting responses of geo-ecological carbonate reef systems to climate change: a conceptual model and review. In *Oceanography and Marine Biology*. Taylor & Francis (2021).
19. Leggat, W. P., et al. Rapid coral decay is associated with marine heatwave mortality events on reefs. *Current Biology*, 29(16), 2723-2730 (2019).
20. Ricci, F., Rossetto Marcelino, V., Blackall, L. L., Kühn, M., Medina, M., & Verbruggen, H. Beneath the surface: community assembly and functions of the coral skeleton microbiome. *Microbiome*, 7(1), 1-10 (2019).

21. Le Campion-Alsumard, T., Golubic, S., & Hutchings, P. Microbial endoliths in skeletons of live and dead corals: *Porites lobata* (Moorea, French Polynesia). *Marine Ecology Progress Series*, 149-157 (1995).
22. Fine, M., Roff, G., Ainsworth, T. D., & Hoegh-Guldberg, O. Phototrophic microendoliths bloom during coral “white syndrome”. *Coral reefs*, 25, 577-581 (2006).
23. Pernice, M., Raina, J. B., Rådecker, N., Cárdenas, A., Pogoreutz, C., & Voolstra, C. R. Down to the bone: the role of overlooked endolithic microbiomes in reef coral health. *The ISME journal*, 14(2), 325-334 (2020).
24. Reyes-Nivia, C., Diaz-Pulido, G., Kline, D., Guldberg, O. H., & Dove, S. Ocean acidification and warming scenarios increase microbioerosion of coral skeletons. *Global Change Biology*, 19(6), 1919-1929 (2013).
25. Tribollet, A., Godinot, C., Atkinson, M., & Langdon, C. Effects of elevated pCO<sub>2</sub> on dissolution of coral carbonates by microbial euendoliths. *Global Biogeochemical Cycles*, 23(3) (2009).
26. Roik, A., Röthig, T., Pogoreutz, C., Saderne, V., & Voolstra, C. R. Coral reef carbonate budgets and ecological drivers in the central Red Sea—a naturally high temperature and high total alkalinity environment. *Biogeosciences*, 15(20), 6277-6296 (2018).
27. Andersson, A. J. A fundamental paradigm for coral reef carbonate sediment dissolution. *Frontiers in Marine Science*, 2, 52. (2015).
28. Dove, S. G., Brown, K. T., Van Den Heuvel, A., Chai, A., & Hoegh-Guldberg, O. Ocean warming and acidification uncouple calcification from calcifier biomass which accelerates coral reef decline. *Communications Earth & Environment*, 1(1), 1-9 (2020).
29. Romanó de Orte, M., et al. Unexpected role of communities colonizing dead coral substrate in the calcification of coral reefs. *Limnology and Oceanography*, 66(5), 1793-1803 (2021).
30. Risk, Michael J., & H.-R. Muller. "Porewater in coral heads: evidence for nutrient regeneration 1." *Limnology and Oceanography* 28.5: 1004-1008 (1983).
31. Fordyce, A. J., Knuefing, L., Ainsworth, T. D., Beeching, L., Turner, M., & Leggat, W. Understanding decay in marine calcifiers: Micro-CT analysis of skeletal structures provides insight into the impacts of a changing climate in marine ecosystems. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(9), 1021-1041 (2020).
32. Kline, D. I., Teneva, L., et al. Living coral tissue slows skeletal dissolution related to ocean acidification. *Nature ecology & evolution*, 3(10), 1438-1444. (2019).
33. Molina-Hernández, A., Medellín-Maldonado, F., Lange, I. D., Perry, C. T., & Álvarez-Filip, L. Coral reef erosion: In situ measurement on different dead coral substrates on a Caribbean reef. *Limnology and Oceanography*. (2022).
34. Perry, C. T., & Morgan, K. M. Post-bleaching coral community change on southern Maldivian reefs: is there potential for rapid recovery?. *Coral Reefs*, 36(4), 1189-1194 (2017).

35. Ryan, E. J., Hanmer, K., & Kench, P. S. Massive corals maintain a positive carbonate budget of a Maldivian upper reef platform despite major bleaching event. *Scientific reports*, 9(1), 6515 (2019).
36. Estrada-Saldívar, N., Molina-Hernández, A., Pérez-Cervantes, E., Medellín-Maldonado, F., González-Barrios, F. J., & Alvarez-Filip, L. Reef-scale impacts of the stony coral tissue loss disease outbreak. *Coral Reefs*, 39(4), 861-866 (2020).
37. Tribollet, A., Chauvin, A., & Cuet, P. Carbonate dissolution by reef microbial borers: a biogeological process producing alkalinity under different pCO<sub>2</sub> conditions. *Facies*, 65(2), 1-10 (2019).
38. Alvarez-Filip, L., González-Barrios, F. J., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A., & Estrada-Saldívar, N. Stony coral tissue loss disease decimated Caribbean coral populations and reshaped reef functionality. *Communications Biology*, 5(1), 440 (2022).
39. Morais, J., Morais, R., Tebbett, S. B., & Bellwood, D. R. On the fate of dead coral colonies. *Functional Ecology*, 36(12), 3148-3160 (2022).
40. Fine, M., & Loya, Y. Endolithic algae: an alternative source of photoassimilates during coral bleaching. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1497), 1205-1210 (2002).
41. Chazottes, V., Le Campion-Alsumard, T., & Peyrot-Clausade, M. Bioerosion rates on coral reefs: interactions between macroborers, microborers and grazers (Moorea, French Polynesia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 113(2-4), 189-198 (1995).
42. Pari, N., Peyrot-Clausade, M., & Hutchings, P. A. Bioerosion of experimental substrates on high islands and atoll lagoons (French Polynesia) during 5 years of exposure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 276(1-2), 109-127 (2002).
43. Tribollet, A., & Golubic, S. Cross-shelf differences in the pattern and pace of bioerosion of experimental carbonate substrates exposed for 3 years on the northern Great Barrier Reef, Australia. *Coral reefs*, 24(3), 422-434 (2005).
44. Dávalos-Dehullu, E., Hernández-Arana, H., & Carricart-Ganivet, J. P. On the causes of density banding in skeletons of corals of the genus *Montastraea*. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 365(2), 142-147 (2008).
45. Enríquez, S., Méndez, E. R., & Prieto, R. I. Multiple scattering on coral skeletons enhances light absorption by symbiotic algae. *Limnology and Oceanography*, 50(4), 1025-1032 (2005).
46. Van Woesik, R., Van Woesik, K., Van Woesik, L., & Van Woesik, S. Effects of ocean acidification on the dissolution rates of reef-coral skeletons. *PeerJ*, 1, e208 (2013).
47. Shashar, N., & Stambler, N. Endolithic algae within corals-life in an extreme environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 163(2), 277-286 (1992).
48. Weil, E., & Knowton, N. A multi-character analysis of the Caribbean coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander, 1786) and its two sibling species, *M. faveolata* (Ellis and

- Solander, 1786) and *M. franksi* (Gregory, 1895). *Bulletin of Marine Science*, 55(1), 151-175 (1994)
49. Tribollet, A. The boring microflora in modern coral reef ecosystems: a review of its roles. *Current developments in bioerosion*, 67-94 (2008).
  50. Enochs, I. C., et al. Upwelling and the persistence of coral-reef frameworks in the eastern tropical Pacific. *Ecological Monographs*, 91(4), e01482 (2021).
  51. Manzello, D. P., Kleypas, J. A., Budd, D. A., Eakin, C. M., Glynn, P. W., & Langdon, C. Poorly cemented coral reefs of the eastern tropical Pacific: Possible insights into reef development in a high-CO<sub>2</sub> world. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(30), 10450-10455 (2008).
  52. Tribollet, A., & Golubic, S. Reef bioerosion: agents and processes. In *Coral reefs: An ecosystem in transition* (pp. 435-449). Springer, Dordrecht. (2011).
  53. Enochs, I. C., Manzello, D. P., Kolodziej, G., Noonan, S. H., Valentino, L., & Fabricius, K. E. Enhanced macroboring and depressed calcification drive net dissolution at high-CO<sub>2</sub> coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1842), 20161742 (2016).
  54. Martinez, A., Crook, E. D., Barshis, D. J., Potts, D. C., Rebolledo-Vieyra, M., Hernandez, L., & Paytan, A. Species-specific calcification response of Caribbean corals after 2-year transplantation to a low aragonite saturation submarine spring. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1905), 20190572 (2019)
  55. González-Barrios, F. J., Cabral-Tena, R. A., & Alvarez-Filip, L. Recovery disparity between coral cover and the physical functionality of reefs with impaired coral assemblages. *Global Change Biology*, 27(3), 640-651 (2021).
  56. Jordán-Dahlgren, E. Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región noreste de la Península de Yucatán, México. In *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, Universidad Nacional Autónoma de México (Vol. 6, pp. 69-86) (1979).
  57. Caballero-Aragón, H., et al. Puerto Morelos coral reefs, their current state and classification by a scoring system. *Diversity*, 12(7), 272 (2020).
  58. Alvarez-Filip, L., Estrada-Saldívar, N., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A., & González-Barrios, F. J. A rapid spread of the stony coral tissue loss disease outbreak in the Mexican Caribbean. *PeerJ*, 7, e8069 (2019).
  59. Cruz-Ortega, I., Cabral-Tena, R. A., Carpizo-Ituarte, E., Grosso-Becerra, V., & Carricart-Ganivet, J. P. Sensitivity of calcification to thermal history differs between sexes in the gonochoric reef-building corals *Dichocoenia stokesi* and *Dendrogyra cylindrus*. *Marine Biology*, 167, 1-14 (2020).
  60. Carricart-Ganivet, J. P., & Barnes, D. J. Densitometry from digitized images of X-radiographs: methodology for measurement of coral skeletal density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 344(1), 67-72 (2007)
  61. Fordyce, A. J., Knuefing, L., Ainsworth, T. D., Beeching, L., Turner, M., & Leggat, W. Understanding decay in marine calcifiers: Micro-CT analysis of skeletal structures

- provides insight into the impacts of a changing climate in marine ecosystems. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(9), 1021-1041. (2020).
62. Castillo, K. D., Ries, J. B., & Weiss, J. M. Declining coral skeletal extension for forereef colonies of *Siderastrea siderea* on the Mesoamerican Barrier Reef System, Southern Belize. *PLoS one*, 6(2), e14615 (2011).
  63. Castillo, K. D., Ries, J. B., Weiss, J. M., & Lima, F. P. Decline of forereef corals in response to recent warming linked to history of thermal exposure. *Nature Climate Change*, 2(10), 756-760 (2012).
  64. Team, R. C., R: A language and environment for statistical computing. (2013).
  65. González-Barrios, F. J., & Álvarez-Filip, L. A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Ecological Indicators*, 95, 877-886 (2018).
  66. Aeby, G. S., et al. Pathogenesis of a tissue loss disease affecting multiple species of corals along the Florida Reef Tract. *Frontiers in Marine Science*, 6, 678 (2019).
  67. Cerdeira-Estrada, S., Martell-Dubois, R., Rosique-de la Cruz, L., Perera-Valderrama, S., Caballero-Aragón, H., Mateos-Jasso, A., Silva, R., Mariño-Tapia, I., Cruz López, M.I & Ressler, R. In-situ bathymetry data in shallow waters of the Mexican Caribbean. figshare. Dataset (2021).
  68. Cerdeira-Estrada, S.; Martell-Dubois, R.; Valdéz-Chavarin, J.; Rosique-de la Cruz, L.; Perera-Valderrama, S.; López-Perea, J.; Caballero-Aragón, H.; Ressler, R. Marine-Coastal Information and Analysis System (SIMAR). CONABIO, Mexico. Available online: <https://simar.conabio.gob.mx> (accessed on 05 July 2021).

## Capítulo VII. Balances de carbonatos

### *Pacífico*

#### **Título “De la salud a la erosión: Impacto del evento de mortalidad masiva durante el ENSO 2023 en arrecifes del Pacífico”**

##### **1. Introducción**

El cambio climático ha desencadenado una serie de impactos devastadores en diversos biomas a escala planetaria (IPCC 2022). Esta modificación negativa del clima, principalmente atribuible a las actividades humanas, ha provocado una pérdida de biodiversidad generalizada que ha erosionado la integridad funcional de numerosos ecosistemas (Cardinale et al. 2012). Sin embargo, este deterioro no solo amenaza la dinámica y estabilidad de los entornos naturales, sino que también tiene consecuencias directas para la sociedad que depende de los servicios ecosistémicos (Dobson et al. 2021).

Los arrecifes de coral se destacan como uno de los pilares fundamentales de vida en nuestro planeta (Knowlton et al. 2010). Gran parte de su importancia radica en la notable complejidad estructural que ofrecen, principalmente construida de carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ) de origen biogénico, que proporciona hábitat a una amplia variedad de especies de relevancia tanto ecológica como económica (Perry et al. 2008). Sin embargo, a pesar de su vital importancia, los arrecifes de coral son considerados el bioma marino más afectado a causa del cambio climático (Hughes et al. 2017). El aumento de la temperatura global ha exacerbado la degradación de la estructura carbonatada de los arrecifes, desencadenado cambios drásticos en la funcionalidad de los arrecifes alrededor del mundo (Hughes et al. 2018). Uno de los impactos más preocupantes del cambio climático en los arrecifes de coral, es la transición de estados de alta producción de  $\text{CaCO}_3$  a estados de baja o nula producción de  $\text{CaCO}_3$  (Perry et al. 2018), acelerando su deterioro y comprometiendo su persistencia (Hoegh-Guldberg et al. 2007).

Los presupuestos de carbonatos se destacan como indicadores del estado de salud de un arrecife, dado que proporcionan una cuantificación precisa de la producción relativa de  $\text{CaCO}_3$  por parte de diversos consorcios de organismos que se desarrollan en ellos, al tiempo que consideran la erosión resultante de procesos biológicos, químicos y físicos (Perry et al. 2008). Debido al contraste de procesos constructivos y erosivos, los presupuestos de

carbonatos permiten identificar la predominancia entre los procesos de producción y erosión. Esto posibilita, especialmente cuando son aplicados durante periodos prolongados (años), observar transiciones en la producción neta de  $\text{CaCO}_3$ , atribuibles a perturbaciones significativas derivadas del cambio climático, acidificación y enfermedades (Cornwalle et al. 2019).

En este sentido, a principios del 2023, el Centro de Predicción Climática de la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOAA), identificó la presencia de anomalías térmicas en las aguas tropicales de todo el planeta, atribuidas a la incidencia del fenómeno de El Niño Oscilación del Sur (ENSO). Desde mayo hasta diciembre de ese mismo año, estas anomalías térmicas persistieron, desencadenando un evento sin precedentes de blanqueamiento coralino a nivel mundial (Horta-Puga et al. 2024, López-Pérez et al. 2024). Como consecuencia directa de este fenómeno, la NOAA confirmó que durante el 2023 se registró el 4to evento mundial de blanqueamiento masivo.

Este evento disruptivo generó cambios significativos en la composición de las comunidades coralinas a lo largo de todo el Pacífico mexicano (López-Pérez et al. 2024b). Con el objetivo de evaluar el impacto en términos de la producción de  $\text{CaCO}_3$ , ocasionado por el evento ENSO del 2023-2024, examinamos el estado de salud de 11 arrecifes pertenecientes al Parque Nacional Huatulco ubicados en el Pacífico sur mexicano. Utilizamos datos de series temporales, recopilados durante el periodo de 1985-2024, que abarcan cambios en la temperatura del agua superficial del mar y el porcentaje de cobertura coralina de cada unidad arrecifal. Posteriormente, analizamos la variación en la producción neta de  $\text{CaCO}_3$  de cada arrecife antes y después del evento ENSO. Los hallazgos de esta investigación poseen una relevancia significativa, debido a que es altamente probable que las condiciones que experimentaron los arrecifes a nivel regional reflejen condiciones similares observadas en arrecifes de todo el mundo después del paso del ENSO 2023.

## **2. Métodos**

### **Área de estudio**

El área del Parque Nacional Huatulco se ubica en el margen occidental del Golfo de Tehuantepec en el Pacífico sur mexicano (Fig. 1 Capítulo 1). Los arrecifes ubicados en esta zona, experimentan intensos periodos de surgencias (marzo–abril) (Chapa-Balcorta et al.

2015); durante estos periodos se ha observado que la temperatura superficial del mar (TSM) puede descender hasta 8 °C (promedio anual 28.7 °C), además de un descenso en el pH y una menor concentración de  $\Omega_{ar}$  (Chapa-Balcorta et al. 2015). En estos arrecifes, 16 especies de coral hermatípicos de tres géneros han sido reportados (Reyes-Bonilla & Leyte-Morales, 1998). La producción de  $CaCO_3$  es dominada por el género *Pocillopora*, mientras que los géneros *Pavona* y *Porites* contribuyen en proporciones significativamente menores, además que el mayor porcentaje de su producción está restringida a aguas más profundas (> 10m) (Medellín-Maldonado et al. 2016).

### **Trabajo de campo y parametrización de los procesos de calcificación y bioerosión**

La producción y la erosión bruta de  $CaCO_3$  de las áreas de estudio se estimaron empleando la metodología Reef-Budget (Perry et al. 2012). Durante febrero de 2023 y 2024, en cada arrecife, se recopilaron datos a lo largo de seis transectos de 10 m de largo sobre las estructuras más desarrolladas de los arrecifes Chahué, La Entrega, Violín, Organo, Maguey, Cacaluta, La India, Dos Hermanas, Jicaral, Riscalillo y San Agustín, todos estos arrecifes pertenecientes al polígono del Parque Nacional Huatulco. En cada monitoreo, se colocaron transectos de forma estratificada con el objetivo de cuantificar las tasas netas de carbonato a diferentes profundidades. Los seis transectos se dispusieron de forma paralela a la costa, con una separación de, al menos, 1.5 m de profundidad. En cada transecto, empleando una cinta métrica, se midió siguiendo la rugosidad del sustrato (contorno), la distancia cubierta por cada grupo béntico en cm lineales (coral vivo, coral muerto, algas coralinas incrustantes, macroalgas, tapete algal, tapete algal con sedimentos, escombros y arena). La producción bruta de carbonato de coral se calculó multiplicando la tasa de calcificación para cada especie de coral calculada *in situ* (consultar capítulo I), por el área total que ocupaba dicha especie.

El proceso de monitoreo anterior se empleó para calcular la tasa de producción de  $CaCO_3$  secundario, aplicando las tasas calcificación de las CCA calculadas *in situ* a través de unidades experimentales (consultar capítulo 2). Como las tasas de calcificación secundaria variaron entre sitios (para más detalles ver resultados capítulo II), se aplicaron las tasas en los sitios comparables (p. ej., arrecifes lejos de asentamientos humanos y ríos = tasas calculadas para Dos Hermanas; arrecifes cercanos de asentamientos humanos y ríos = tasas calculadas para Chahué).

Utilizando los mismos transectos empleados para calcular la cobertura de corales y CCA's, se registraron los erizos, anotando el número y tamaño de individuos (ancho de la testa) a lo largo de cada transecto, examinado 1 metro a cada lado del transecto (10 x 2m). Estos registros se realizaron a nivel especies considerando a las especies: *Diadema mexicana*, *Eucidaris galapagensis*, *Eucidaris tharsii* y *Toxopneustes roseus*. El cálculo para ajustar la tasa bioerosión de los erizos de acuerdo a la talla de cada individuo, se realizó empleando las ecuaciones según lo descrito en la metodología Reef-Budget Pacifico Oriental Tropical ([www.exeter.ac.uk/research/projects/geography/reefbudget/](http://www.exeter.ac.uk/research/projects/geography/reefbudget/)).

Para calcular la bioerosión efectuada por los peces, se colocaron transectos de 25 m de longitud (en la misma zona donde se colocaron los transectos de registros bentónicos), en los cuales se registraron la presencia de organismos pertenecientes a las especies: *Scarus rubroviolaceo*, *Scarus ghobban*, *Scarus compressus*, *Scarus perrico*, *Arothron meleagris*, *Arotrón hispido*, *Sufflamen verres*, *Pseudobalistes naufragium*, *Balistes polylepis* y *Melichthys niger*. Para cada especie se registró su abundancia y la talla de cada organismo (<5, 6-10, 11-15, 16-20, >20cm). El cálculo para ajustar la tasa bioerosión de peces de acuerdo a la talla, se realizó empleando las ecuaciones según lo descrito en la metodología Reef-Budget Pacifico Oriental Tropical.

La macrobioerosión interna y externa de la estructura calcárea se determinó de acuerdo a los cálculos obtenidos en el capítulo III, IV y V. Brevemente las tasas calculadas para cada proceso (macro y micro bioerosión), se estandarizó a la disponibilidad del sustrato o área vulnerable a la bioerosión, es decir, aquel sustrato formado de carbonato de calcio, disponible para los organismos macro y micro bioerosionadores. En la clasificación del sustrato disponible para la acción de estos procesos se incluyó esqueleto muerto, estructuras calcáreas cubiertas por macroalgas, algas filamentosas y/o sedimentos. Debido a que las tasas de bioerosión variaron según los sitios contemplados en el capítulo V, se aplicaron tasas de bioerosión medias específicas del sitio entre sitios comparables (p. ej., arrecifes lejos de asentamientos humanos y ríos = tasas calculadas para Dos Hermanas; arrecifes cercanos de asentamientos humanos y ríos = tasas calculadas para Chahué).

### **Registros de Temperatura**

Los registros históricos mensuales de temperatura de la superficie del mar (SST) en el área de estudio se obtuvieron del conjunto de datos térmicos por decoloración de corales vía satélite de 5 km de resolución, proporcionados por NOAA Coral Reef Watch abarcando del 1 de enero 1985 al 31 de diciembre de 2023 (consultado el 12 de enero de 2024). El potencial de estrés térmico en los arrecifes de Huatulco, de 1985 a 2023 se determinó analizó mediante la transformación de los datos térmicos a anomalías térmicas (grados por debajo o arriba del promedio anual) y DHW (estrés acumulado semanal por sus siglas en inglés) (Skirving et al. 2020). Estas métricas son ampliamente utilizadas por los científicos de los arrecifes de coral de todo el mundo.

### **Cobertura de coral vivo**

Los datos de cobertura de coral vivo de los arrecifes del Parque Nacional Huatulco que abarcan el período de 1997-2004 se obtuvieron a partir de una recopilación de datos publicados en artículos revisados por pares, literatura gris y bases de datos personales. Los datos de cobertura de coral vivo correspondientes al periodo de 2005-2020 se obtuvieron mediante el monitoreo utilizando la metodología AGRRA. Finalmente, la cobertura de coral vivo en los años 2022 al 2024 se obtuvo empleando la metodología Reef-Budget. Es importante aclarar que durante el periodo de 1997 al 2020, los arrecifes encuestados no siempre fueron los mismos. A partir del 2020, el monitoreo se ha realizado consistentemente en los mismos 11 arrecifes (ver sección “trabajo de campo”).

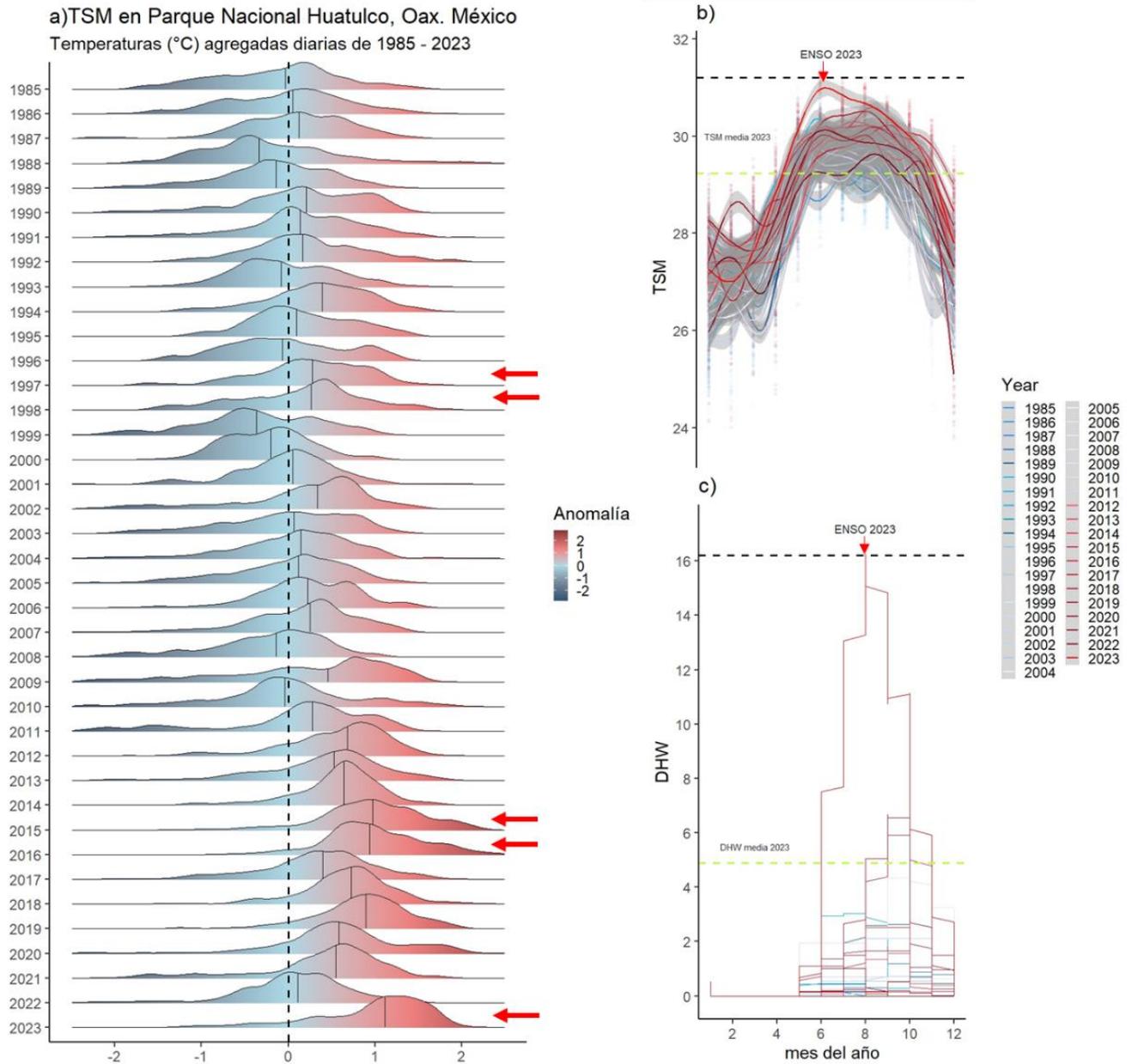
### **Análisis**

Con el objetivo de evaluar diferencias significativas en la SST, anomalías térmicas y DHW entre años se ajustó un Modelo Lineal de efectos Mixtos (LMM), para cada variable. Se consideró cada variable ambiental como variable dependiente, el año como factor fijo y a los arrecifes (n=11), como factores aleatorios. Todos los modelos fueron ajustados utilizando la función de R 'lmer' del paquete 'lme4'. Se validaron las suposiciones del modelo utilizando gráficos de residuos, generados con la función de R 'simulateResiduals' del paquete 'DHARMA'. Para probar las diferencias entre las zonas arrecifales, se realizó un análisis de varianza (pruebas de chi-cuadrado de Wald de Tipo II) para cada modelo con la función 'Anova' del paquete 'car'.

Cuantificamos el cambio de cobertura de coral vivo en 11 arrecifes entre 1997 y 2024. Para este propósito se construyó un modelo lineal generalizado mixto (GLMM). En el GLMM se empleó un intercepto aleatorio con una distribución Poisson y una función logarítmica. Consideremos el porcentaje de cobertura como variable dependiente, el año de monitoreo como factor fijo, mientras que el arrecife fue considerado como factor aleatorio. Esto permitió controlar la variación provocada por el desbalance de sitios inherente a muestra base de datos (falta de sitios en algunos años). El modelo fue ajustado utilizando la función de R 'glmer' del paquete 'lme4'. Se validaron las suposiciones del modelo utilizando gráficos de residuos, generados con la función de R 'simulateResiduals' del paquete 'DHARMA'. Para probar las diferencias entre los años de monitoreo, se realizó un análisis de varianza (pruebas de chi-cuadrado de Wald de Tipo II) empleando la función 'Anova' del paquete 'car'.

## **Resultados**

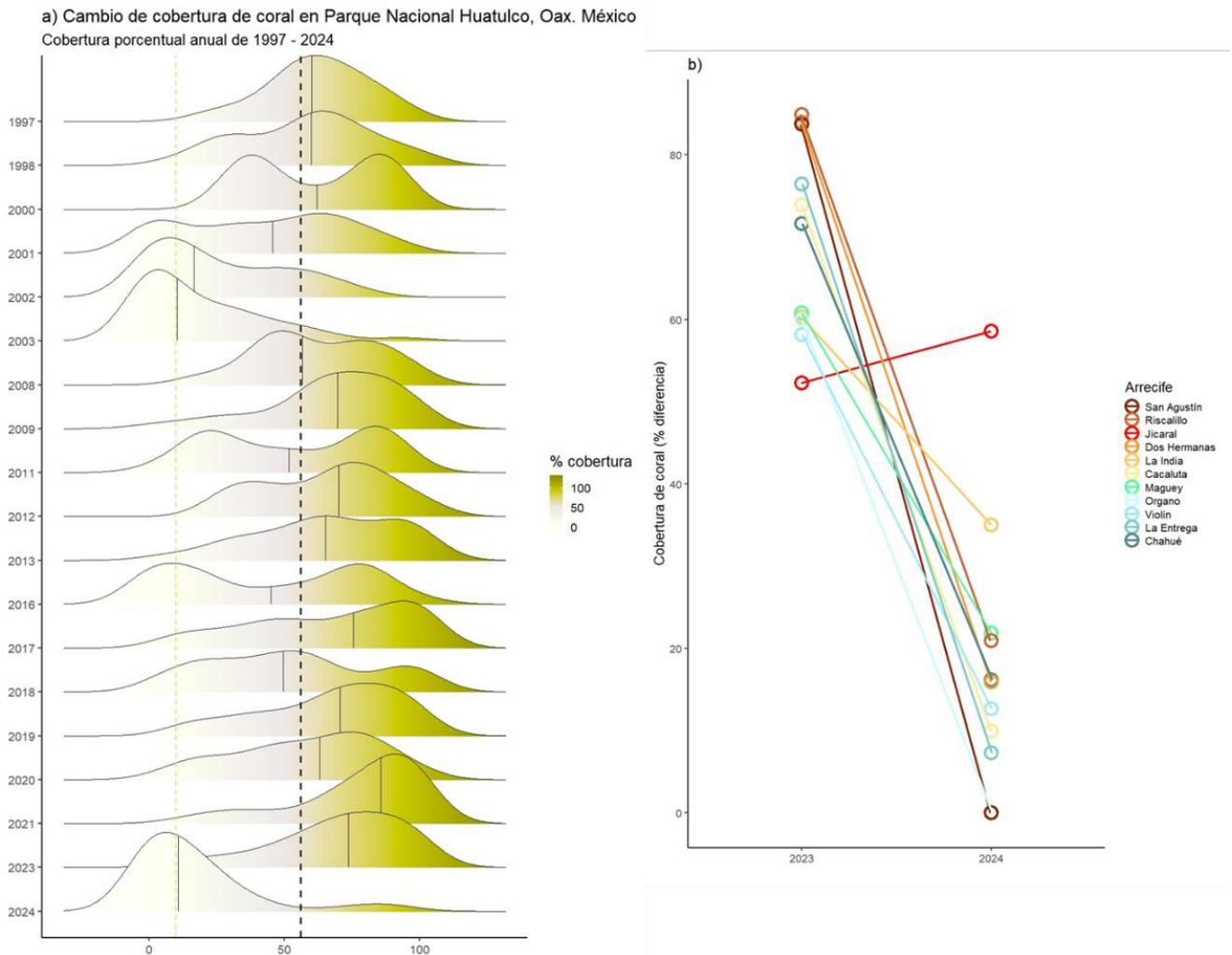
El análisis detallado de los registros históricos mensuales de temperatura superficial del mar (TSM), anomalías térmicas y el índice de estrés térmico (DHW) reveló diferencias significativas en la temperatura del mar en los años donde ocurrieron eventos ENSO (Fig. 1). Se observó que la TSM, las anomalías térmicas y el DHW registradas en 2023 fueron significativamente superiores en comparación con otros años, a excepción de 2015, 2016 y 2019 ( $\chi^2 = 916.91$ ,  $df = 38$ ,  $p > 0.01$ ). La TSM durante el 2023 fue de  $29.24 \pm 1.52$  °C, con fluctuaciones que oscilaron entre 25.57 y 31.35 °C (Fig. 1 b). Durante casi todo el año 2023, se observaron anomalías positivas de aproximadamente 1° C por encima del promedio histórico (Fig. 1). Estas anomalías se manifestaron desde enero (1.4 °C), registrando intensidades de 1.7–1.91 °C de marzo a agosto de 2023 (Fig. 1a). Sorprendentemente, las anomalías en la TSM alcanzaron su máxima intensidad en noviembre, superando por 2.24 °C a los récords históricos (Fig. 1b). En cuanto al estrés térmico, las unidades arrecifales de Huatulco experimentaron un estrés térmico significativo a partir de mayo, el cual se prolongó hasta diciembre de 2023. Durante los meses de mayo a agosto, la zona experimentó niveles de estrés térmico anormalmente altos, con valores de 13-16 DHW (Fig. 1 c). No se observaron diferencias significativas de ningún parámetro de temperatura entre las distintas unidades arrecifales (Fig. 1S).



**Figura 1.** Registros históricos mensuales promedio de temperatura de la superficie del mar (TSM) medidos por la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOAA) con una resolución satelital de  $\sim 5 \text{ km} \times 5 \text{ km}$ , (<https://coralreefwatch.noaa.gov/product/ge/index.php>, obtenidas en enero de 2024). **a)** Registros de anomalías térmicas, cada curva en el gráfico representa la recopilación de temperatura de todos los días de cada año, agrupando las 11 unidades arrecifales y comparando sus temperaturas con el promedio de cada año desde 1987 hasta 2023. Los tonos azules indican días más fríos de la media anual histórica (indicada con la línea punteada), mientras que los tonos rojos indican días más cálidos. La altura de cada curva indica la frecuencia de días, siendo mayor la altura para más días con temperaturas cálidas o frías según el caso. Las flechas de color rojo se refieren a eventos ENSO que afectaron los arrecifes de Huatulco durante el periodo analizado. **b)** Tendencias anuales de la TSM de 1987-2023. La línea punteada negra representa la temperatura máxima alcanzada durante el 2023, mientras que la línea punteada verde indica el promedio anual registrado en ese año. Se observa como la tendencia de la temperatura del 2023, superó las tendencias máximas históricas

durante cuatro meses consecutivos (mayo-agosto). c) Registro del índice de estrés térmico (DHW). La línea punteada negra refleja el valor máximo de DHW alcanzado durante el 2023, mientras que la línea punteada verde indica el promedio anual registrado en ese año.

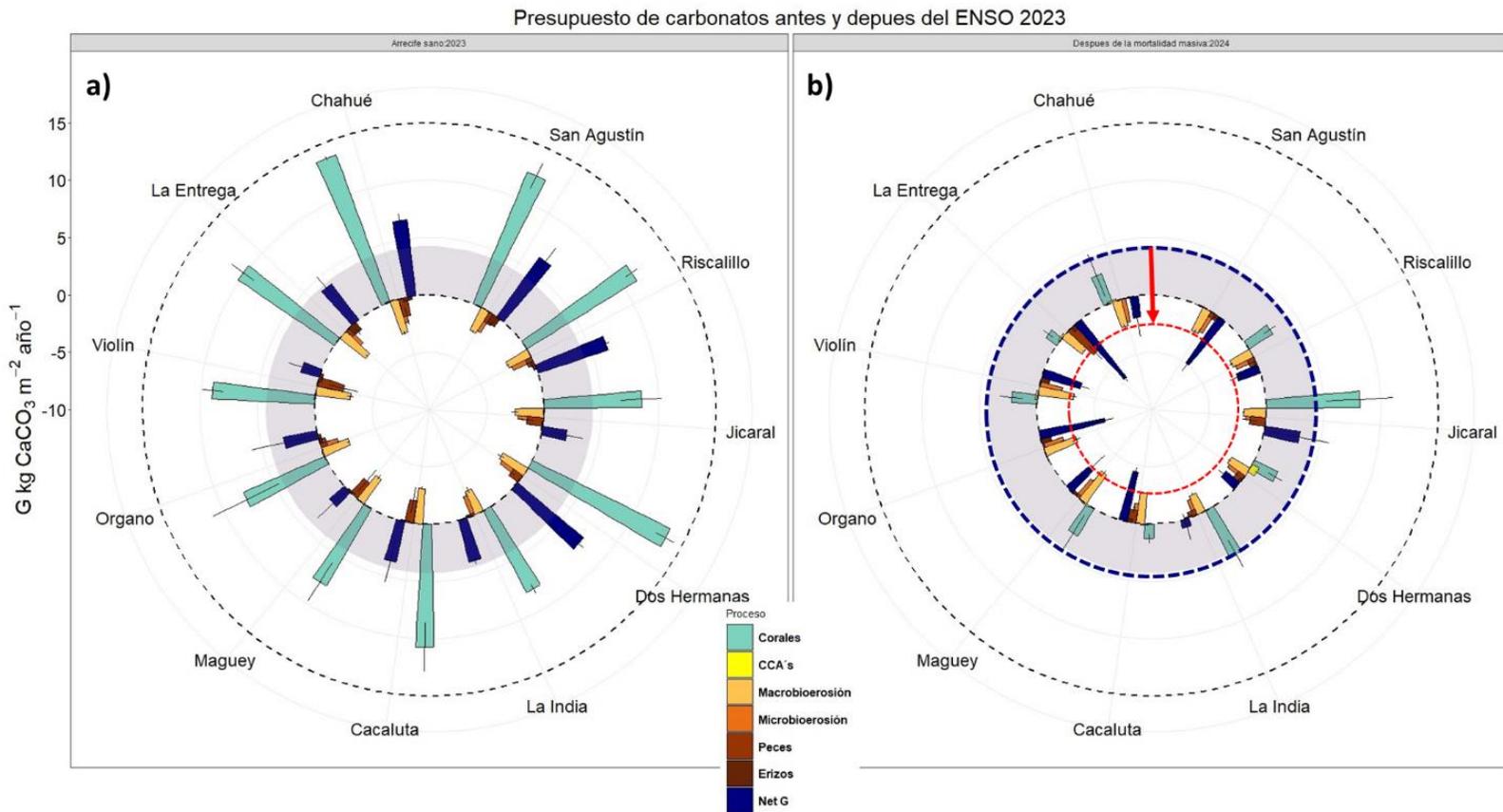
La media anual de la cobertura de coral vivo, medida en el 2024 posterior al evento ENSO de 2023, mostró una reducción significativa con los años anteriores, a excepción de los años 2002 y 2003 (Fig. 2a) ( $\chi^2=616.11$ ,  $df=18$ ,  $p>0.01$ ). Antes del evento ENSO, el promedio de la cobertura de coral vivo a nivel regional era de  $76.66 \pm 23.70$  %, disminuyendo a un  $16.53 \pm 22.53$ % después del evento, lo que representa una pérdida del 76% en la cobertura de coral vivo. A nivel arrecifal, la cobertura de coral antes del evento ENSO variaba entre el 52.13% y el 84.92%, mientras que después del impacto del ENSO de 2023, la cobertura de coral vivo osciló entre 0% y el 58.57% (Fig. 2b). Destaca que el arrecife Jicaral fue la única unidad arrecifal que no experimentó pérdidas significativas en el porcentaje de cobertura viva.



**Figura 2.** Registros históricos anuales de la cobertura de coral en los arrecifes de Huatulco y su grado de cambio después del evento ENSO de 2023. **a)** Distribución de la variación absoluta anual del porcentaje de cobertura de coral a nivel regional. Cada curva en el gráfico muestra la recopilación del % de cobertura de cada año agrupando las 11 unidades arrecifales y comparándolas con el promedio de cada año desde 1997 hasta 2024 (se observan vacíos debido a la ausencia de monitoreo en diferentes años). Los colores blancos denotan % de coberturas bajos respecto a la media histórica (indicada con la línea punteada), mientras que los tonos verdes indican % de coberturas altos respecto a la media histórica. A mayor altura de cada curva indica mayor frecuencia de datos en determinado porcentaje. **b)** Porcentaje de cobertura de coral vivo antes del evento ENSO de 2023 (2023) y su disminución porcentual un año después (2024), como consecuencia de la mortalidad masiva en las unidades arrecifales estudiadas. Destaca el arrecife San Agustín que perdió la totalidad de cobertura viva después del evento ENSO y el arrecife Jicaral que no sufrió pérdidas en su cobertura.

La producción de  $\text{CaCO}_3$  experimentó una reducción significativa tras el impacto del evento ENSO de 2023 (Fig. 3 a-b). A nivel regional, los arrecifes de Huatulco pasaron de una producción promedio de  $4.25 \pm 2.13 \text{ kg} \cdot \text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  a un presupuesto neto de  $-2.67 \pm$

2.82 kg·CaCO<sub>3</sub>·m<sup>-2</sup>·año<sup>-1</sup> después de la mortalidad masiva ocasionada por evento ENSO de 2023, lo que representa una disminución de 162% en la producción de CaCO<sub>3</sub>. Se observaron diferencias significativas en los procesos de calcificación entre el periodo anterior y posterior al evento ENSO. La producción de CaCO<sub>3</sub> por parte de los corales disminuyó de 10.25 ± 2.21 a 2.50 ± 2.29 kg·CaCO<sub>3</sub>·m<sup>-2</sup>·año<sup>-1</sup>. Por otro lado, las CCA's mostraron un aumento en su producción de 0.03 ± 0.02 a 0.14 ± 0.18 kg·CaCO<sub>3</sub>·m<sup>-2</sup>·año<sup>-1</sup>. La bioerosión causada por los erizos aumentó después del evento ENSO, pasando de 0.30 ± 0.27 a 0.32 ± 0.27 kg·CaCO<sub>3</sub>·m<sup>-2</sup>·año<sup>-1</sup>. En contraste, la bioerosión atribuible al ramoneo de los peces disminuyó después del evento ENSO, pasando de 1.19 ± 0.27 a 0.32 ± 0.27 kg·CaCO<sub>3</sub>·m<sup>-2</sup>·año<sup>-1</sup>. A nivel arrecifal la pérdida porcentual de la producción de CaCO<sub>3</sub> oscilo entre un 81.45% (La india), y un -307.96% (Violín).



**Figura 3.** Impacto en la producción de CaCO<sub>3</sub> tras el evento ENSO de 2023 en los arrecifales de Huatulco. **a)** Tasas específicas de diferentes procesos producción y bioerosión de CaCO<sub>3</sub>, junto con el balance entre estos procesos antagonistas (Net G), previo a la mortalidad masiva causada por el evento ENSO de 2023. El área sombreada representa el promedio de la producción neta (Net G), integrando todas las unidades arrecifales estudiadas. **b)** Tasas específicas de diferentes procesos producción y bioerosión de CaCO<sub>3</sub>, así como el balance entre estos procesos antagonistas (Net G),

posterior a la mortalidad masiva causada por el evento ENSO de 2023. El área sombreada muestra el promedio de la producción neta de todos los arrecifes antes del evento ENSO. El círculo rojo punteado indica el promedio de la producción neta de todas las unidades arrecifales después del evento ENSO. La flecha roja entre el círculo punteado azul y el rojo representa la pérdida en la producción de  $\text{CaCO}_3$  a nivel regional.

### 3. Discusión

Nuestros resultados son de una gravedad destacada, ya que revelan pérdidas considerables, llegando incluso a la completa desaparición de coral vivo en casos como el arrecife San Agustín, como consecuencia directa de las altas temperaturas provocadas por el evento ENSO de 2023. Este declive en la cobertura coralina ha provocado una transición drástica en los presupuestos de carbonatos en los arrecifes estudiados, pasando de estados de alta producción (de acuerdo a Perry et al. 2018), a estados de erosión neta. Es imprescindible destacar que estos descubrimientos no solo cuestionan seriamente la funcionalidad de los arrecifes estudiados, sino que ponen en riesgo su misma existencia

Las pérdidas registradas atribuibles a las elevadas temperaturas durante el evento ENSO 2023, el cual desencadenó una mortalidad masiva, se traducen en una reducción dramática del 162% en la producción de  $\text{CaCO}_3$ . Este declive repentino tuvo lugar en un lapso de tiempo inferior a los 6 meses. A principios de febrero del 2023, fecha del monitoreo de dicho año, las comunidades coralinas presentaban condiciones saludables. Sin embargo, las temperaturas elevadas generaron un evento masivo de blanqueamiento coralino que comenzó en abril y se prolongó hasta agosto (López-Pérez et al. 2024). A partir de entonces, la gran mayoría de las colonias afectadas por el blanqueamiento experimentaron un deterioro considerable, culminando en un evento de mortalidad masiva sin precedentes en octubre de 2023.

Aunque los registros históricos de la temperatura en nuestra área de estudio, muestran la ocurrencia de anomalías térmicas similares en años anteriores a las experimentadas durante el 2023 (Fig. 1 a), es crucial destacar que el índice de estrés térmico acumulado (DHW), alcanzó un récord histórico de 16.4 semanas (Fig. 1b-c). A este respecto, se ha establecido que el umbral de blanqueamiento teórico es de 4 DHW, mientras que la mortalidad coralina se produce tras superar las 8 DHW (Hughes et al. 2021). Según nuestros análisis, el umbral

de blanqueamiento fue sobrepasado los primeros días de mayo, seguido por el umbral de mortalidad tan solo solo 24 días después, persistiendo así hasta noviembre de 2023.

La transición generalizada de arrecifes con producciones positivas a arrecifes en estados de erosión neta en nuestra zona de estudio, constituye una señal inequívoca del impacto del cambio climático que afecta a los arrecifes de coral a nivel global (Hughes et al. 2021). A este respecto, los arrecifes examinados en este estudio abarcan un amplio espectro geográfico, desde aquellos cercanos a desembocaduras de ríos y centros urbanos importantes hasta arrecifes alejados ajenos a estas condiciones (ver capítulo V). Observamos que, en términos generales, este último grupo de arrecifes sufrió pérdidas menores tanto en la cobertura de coral (Fig. 2b), como en la producción neta de  $\text{CaCO}_3$  (Fig. 3b), lo cual concuerda con investigaciones previas que sugieren que la reducción de impactos antropogénicos locales puede aumentar la resistencia de los arrecifes frente a eventos de blanqueamiento inducidos por el aumento de la temperatura del mar (Gove et al. 2024). El arrecife Jicaral, perteneciente al grupo de arrecifes alejado de condiciones de estrés local, ejemplifica esta tendencia. Este arrecife conservó su cobertura de coral vivo antes y después del evento ENSO de 2023; no obstante, los mecanismos específicos que pudieron mitigar el impacto de las altas temperaturas aún no se comprenden en su totalidad y merecen una investigación adicional para ampliar nuestra comprensión de esta resiliencia.

La rápida degradación observada en los arrecifes en un lapso tan breve (meses), como se reporta aquí, es un fenómeno poco común en otros ecosistemas terrestres y marinos (Cardinale et al. 2012). Por ejemplo, los arrecifes que se desarrollan en el Caribe mexicano han experimentado el impacto de estresores globales como el aumento de la temperatura y brotes regionales de enfermedades, que han reducido significativamente su cobertura de coral vivo (Alvarez-Filip et al. 2009, Eakin 2005). Sin embargo, este declive ha sido gradual durante al menos las últimas 5 décadas (Alvarez-Filip et al. 2009). Además, nuestros hallazgos solo representan el primer impacto de una serie de procesos destructivos que enfrentarán los arrecifes analizados, como son la intensificación de la bioerosión (Molina-Hernández et al. 2023, Medellín-Maldonado et al. 2023). Por lo tanto, es probable que el  $\text{CaCO}_3$  retenido por los esqueletos de coral muertos, experimenten pérdidas considerables (Medellín-Maldonado et al. 2023), conduciendo a que la pérdida de la estructura en los

próximos años de los arrecifes afectados, sea significativamente mayor de lo que hemos cuantificado. Dada a la gravedad de la situación actual de los arrecifes del Pacífico sur mexicano, consideramos que este evento debe ser visto como un llamado a la acción para la gobernanza y a la sociedad mexicana, con el objetivo de mejorar las estrategias de manejo y conservación de los ecosistemas marinos en general, especialmente aquellas relacionadas con la reducción de uso de combustibles fósiles.

#### 4. Referencias

1. Alvarado, J. J., Cortés, J., Guzman, H., & Reyes-Bonilla, H. (2016). Density, size, and biomass of *Diadema mexicanum* (Echinoidea) in Eastern Tropical Pacific coral reefs. *Aquatic Biology*, 24(3), 151-161.
2. Alvarado, J. J., Grassian, B., Cantera-Kintz, J. R., Carballo, J. L., & Londoño-Cruz, E. (2017). Coral reef bioerosion in the eastern tropical Pacific. *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment*, 369-403.
3. Alvarado-Rodríguez, J. F., Nava, H., & Carballo, J. L. (2019). Spatio-temporal variation in rate of carbonate deposition by encrusting organisms in different reef microhabitats from Eastern Pacific coral reefs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99(7), 1495-1505.
4. Alvarado-Rodríguez, J. F., Calderon-Aguilera, L. E., Cabral-Tena, R. A., Norzagaray-López, C. O., Nava, H., Peiffer, L., & Fernández-Aldecoa, R. G. (2022). High sclerobiont calcification in marginal reefs of the eastern tropical Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 557, 151800.
5. Alvarado-Rodríguez, J. F., Nava, H., Cabral-Tena, R. A., Norzagaray-López, C., & Calderon-Aguilera, L. E. (2023). Contribución de los heterótrofos a la calcificación secundaria en arrecifes marginales del Pacífico mexicano. *Hidrobiológica*, 33(2), 169-178.
6. Alvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Côté, I. M., & Watkinson, A. R. (2009). Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1669), 3019-3025.
7. Alvarez-Filip, L., Carricart-Ganivet, J. P., Horta-Puga, G., & Iglesias-Prieto, R. (2013). Shifts in coral assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific reports*, 3(1), 3486.
8. Alvarez-Filip, L., Estrada-Saldívar, N., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A., & González-Barrios, F. J. (2019). A rapid spread of the stony coral tissue loss disease outbreak in the Mexican Caribbean. *PeerJ*, 7, e8069.
9. Alvarez-Filip, L., González-Barrios, F. J., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A., & Estrada-Saldívar, N. (2022). Stony coral tissue loss disease decimated Caribbean coral populations and reshaped reef functionality. *Communications Biology*, 5(1), 440.
10. Allemand, D., Ferrier-Pagès, C., Furla, P., Houlbrèque, F., Puvrel, S., Reynaud, S., ... & Tambutté, É. (2004). Biomineralisation in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. *Comptes Rendus Palevol*, 3(6-7), 453-467.
11. Allsopp, M. H., De Lange, W. J., Veldtman, R., & Eardley, C. D. (2009). Valuing insect pollination services with cost of replacement. *PLoS One*, 3(9), e3128.
12. Andersson, A. J., & Gledhill, D. (2013). Ocean acidification and coral reefs: effects on breakdown, dissolution, and net ecosystem calcification. *Annual review of marine science*, 5, 321-348.
13. Barkley, H. C., Cohen, A. L., Golbuu, Y., Starczak, V. R., DeCarlo, T. M., & Shamberger, K. E. (2015). Changes in coral reef communities across a natural gradient in seawater pH. *Science advances*, 1(5), e1500328.
14. Baumann, J. H., Ries, J. B., Rippe, J. P., Courtney, T. A., Aichelman, H. E., Westfield, I., & Castillo, K. D. (2019). Nearshore coral growth declining on the Mesoamerican Barrier Reef System. *Global change biology*, 25(11), 3932-3945.

15. Bresnahan Jr, P. J., Martz, T. R., Takeshita, Y., Johnson, K. S., & LaShomb, M. (2014). Best practices for autonomous measurement of seawater pH with the Honeywell Durafet. *Methods in Oceanography*, 9, 44-60.
16. Bak, R. P. M. (1976). The growth of coral colonies and the importance of crustose coralline algae and burrowing sponges in relation with carbonate accumulation. *Netherlands Journal of Sea Research*, 10(3), 285-337.
17. Bloom, A. L., Broecker, W. S., Chappell, J. M. A., Matthews, R. K., & Mesolella, K. J. (1974). Quaternary sea level fluctuations on a tectonic coast: New <sup>230</sup>Th/<sup>234</sup>U dates from the Huon Peninsula, New Guinea. *Quaternary research*, 4(2), 185-205.
18. Beddows, P. A., Smart, P. L., Whitaker, F. F., & Smith, S. L. (2002). Density stratified groundwater circulation on the Caribbean Coast of Yucatan peninsula, Mexico. In *Karst Waters Institute Special Publication 7: Hydrogeology and Biology of Post-Paleozoic Carbonate Aquifers* (pp. 129-134).
19. Blanchon, P., Richards, S., Bernal, J. P., Cerdeira-Estrada, S., Ibarra, M. S., Corona-Martínez, L., & Martell-Dubois, R. (2017). Retrograde accretion of a Caribbean fringing reef controlled by hurricanes and sea-level rise. *Frontiers in Earth Science*, 5, 78.
20. Blanchon, P., Jones, B., & Ford, D. C. (2002). Discovery of a submerged relic reef and shoreline off Grand Cayman: further support for an early Holocene jump in sea level. *Sedimentary Geology*, 147(3-4), 253-270.
21. Bosscher, H. (1993). Computerized tomography and skeletal density of coral skeletons. *Coral Reefs*, 12, 97-103.
22. Brown, K. T., Bender-Champ, D., Achlatis, M., van Der Zande, R. M., Kubicek, A., Martin, S. B., ... & Hoegh-Guldberg, O. (2021). Habitat-specific biogenic production and erosion influences net framework and sediment coral reef carbonate budgets. *Limnology and Oceanography*, 66(2), 349-365.
23. Browne, N. K. et al. Predicting responses of geo-ecological carbonate reef systems to climate change: a conceptual model and review. In *Oceanography and Marine Biology: an annual review*. (ed. Hawkins, J, et al.) 229–370 (Taylor & Francis, 2021).
24. Castillo, K. D., Ries, J. B., Weiss, J. M., & Lima, F. P. (2012). Decline of forereef corals in response to recent warming linked to history of thermal exposure. *Nature Climate Change*, 2(10), 756-760.
25. Carricart-Ganivet, J. P., Beltrán-Torres, A. U., Merino, M., & Ruiz-Zárate, M. A. (2000). Skeletal extension, density and calcification rate of the reef building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) in the Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science*, 66(1), 215-224.
26. Carricart-Ganivet, J. P., & Merino, M. (2001). Growth responses of the reef-building coral *Montastraea annularis* along a gradient of continental influence in the southern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 68(1), 133-146.
27. Carilli, Jessica E., et al. "Local stressors reduce coral resilience to bleaching." *Plos one* 4.7 (2009): e6324.
28. Carricart-Ganivet, J. P. (2004). Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 302(2), 249-260.
29. Carricart-Ganivet, J. P., & Barnes, D. J. (2007). Densitometry from digitized images of X-radiographs: methodology for measurement of coral skeletal density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 344(1), 67-72.
30. Carricart-Ganivet, J. P., Cabanillas-Teran, N., Cruz-Ortega, I., & Blanchon, P. (2012). Sensitivity of calcification to thermal stress varies among genera of massive reef-building corals. *Plos one*, 7(3), e32859.
31. Carriquiry, J. D., Cupul-Magaña, A. L., Rodríguez-Zaragoza, F., & Medina-Rosas, P. (2001). Coral bleaching and mortality in the Mexican Pacific during the 1997–98 El Niño and prediction from a remote sensing approach. *Bulletin of Marine Science*, 69(1), 237-249.
32. Carilli, J. E., Norris, R. D., Black, B., Walsh, S. M., & McField, M. (2008). Local stressors reduce coral resilience to bleaching. *PLoS ONE*, 4(7), e6324.
33. Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Reyes-Bonilla, H., Calderon-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, C. O., Rodríguez-Zaragoza, F. A., ... & Ayala-Bocos, A. (2018). Calcification of coral assemblages in

- the eastern Pacific: Reshuffling calcification scenarios under climate change. *Ecological Indicators*, 95, 726-734.
34. Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Alvarez-Filip, L., González-Barrios, F. J., Calderon-Aguilera, L. E., & Aparicio-Cid, C. (2020). Functional potential of coral assemblages along a typical Eastern Tropical Pacific reef tract. *Ecological Indicators*, 119, 106795.
  35. Cabral-Tena, R. A., Medellín-Maldonado, F., Granja-Fernández, R., González-Mendoza, T. M., & López-Pérez, A. (2023). Presupuesto de carbonato en el parche de arrecife de La Entrega, Oaxaca, Sur del Pacífico Mexicano. *Hidrobiológica*, 33(2).
  36. Calderón-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., & Carriquiry, J. D. (2007). El papel de los arrecifes coralinos en el flujo de carbono en el océano: estudios en el Pacífico mexicano. *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*, 215-226.
  37. Cantin, N. E., & Lough, J. M. (2014). Surviving coral bleaching events: Porites growth anomalies on the Great Barrier Reef. *PloS one*, 9(2), e88720.
  38. Cantin, N. E., Cohen, A. L., Karnauskas, K. B., Tarrant, A. M., & McCorkle, D. C. (2010). Ocean warming slows coral growth in the central Red Sea. *Science*, 329(5989), 322-325.
  39. Chapa-Balcorta, C., Hernandez-Ayon, J. M., Durazo, R., Beier, E., Alin, S. R., & López-Pérez, A. (2015). Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO<sub>2</sub> system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120(12), 7752-7770.
  40. Coronado, C., Candela, J., Iglesias-Prieto, R., Sheinbaum, J., López, M., & Ocampo-Torres, F. J. (2007). On the circulation in the Puerto Morelos fringing reef lagoon. *Coral Reefs*, 26, 149-163.
  41. Contreras-Silva, A. I., Tilstra, A., Migani, V., Thiel, A., Perez-Cervantes, E., Estrada-Saldívar, N., ... & Wild, C. (2020). A meta-analysis to assess long-term spatiotemporal changes of benthic coral and macroalgae cover in the Mexican Caribbean. *Scientific Reports*, 10(1), 8897.
  42. Crook, E. D., Potts, D., Rebolledo-Vieyra, M., Hernandez, L., & Paytan, A. (2012). Calcifying coral abundance near low-pH springs: implications for future ocean acidification. *Coral Reefs*, 31, 239-245.
  43. Crook, E. D., Cohen, A. L., Rebolledo-Vieyra, M., Hernandez, L., & Paytan, A. (2013). Reduced calcification and lack of acclimatization by coral colonies growing in areas of persistent natural acidification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(27), 11044-11049.
  44. Colombo-Pallotta, M. F., Rodríguez-Román, A., & Iglesias-Prieto, R. (2010). Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glycerol. *Coral Reefs*, 29, 899-907.
  45. Cosain-Díaz, J. A., Tortolero-Langarica, J. D. J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Bautista-Guerrero, E., Antuna-Roman, D. M., Salazar-Silva, P., & Cupul-Magaña, A. L. (2021). Internal bioerosion in massive corals associated with reef communities in the northeastern tropical Pacific: The effect of intrinsic and extrinsic factors. *Ciencias marinas*, 47(1), 33-47.
  46. Cornwall, C. E., Revill, A. T., Hall-Spencer, J. M., Milazzo, M., Raven, J. A., & Hurd, C. L. (2017). Inorganic carbon physiology underpins macroalgal responses to elevated CO<sub>2</sub>. *Scientific Reports*, 7(1), 46297.
  47. Cornwall, C. E., Carlot, J., Branson, O., Courtney, T. A., Harvey, B. P., Perry, C. T., ... & Comeau, S. (2023). Crustose coralline algae can contribute more than corals to coral reef carbonate production. *Communications Earth & Environment*, 4(1), 105.
  48. Cornwall, C. E., Comeau, S., Kornder, N. A., Perry, C. T., van Hooidonk, R., DeCarlo, T. M., ... & Lowe, R. J. (2021). Global declines in coral reef calcium carbonate production under ocean acidification and warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(21), e2015265118.
  49. Courtney, T. A., Kindeberg, T., & Andersson, A. J. (2020). Coral calcification responses to the North Atlantic Oscillation and coral bleaching in Bermuda. *PLoS One*, 15(11), e0241854.
  50. DeCarlo, T. M., Cohen, A. L., Barkley, H. C., Cobban, Q., Young, C., Shamberger, K. E., ... & Golbuu, Y. (2015). Coral macrobioerosion is accelerated by ocean acidification and nutrients. *Geology*, 43(1), 7-10.
  51. Dee, S., DeCarlo, T., Lozić, I., Nilsen, J., & Browne, N. K. (2023). Low bioerosion rates on inshore turbid reefs of Western Australia. *Diversity*, 15(1), 62.

52. Dove, S. G., Brown, K. T., Van Den Heuvel, A., Chai, A., & Hoegh-Guldberg, O. (2020). Ocean warming and acidification uncouple calcification from calcifier biomass which accelerates coral reef decline. *Communications Earth & Environment*, 1(1), 55.
53. Dickson, Andrew Gilmore, Christopher L. Sabine, and James Robert Christian. *Guide to best practices for ocean CO2 measurements*. North Pacific Marine Science Organization, 2007.
54. Eakin, C. M. (1996). Where have all the carbonates gone? A model comparison of calcium carbonate budgets before and after the 1982–1983 El Niño at Uva Island in the eastern Pacific. *Coral Reefs*, 15, 109-119.
55. Eakin, C. M., Morgan, J. A., Heron, S. F., Smith, T. B., Liu, G., Alvarez-Filip, L., ... & Yusuf, Y. (2010). Caribbean corals in crisis: record thermal stress, bleaching, and mortality in 2005. *PLoS one*, 5(11), e13969.
56. Edmunds, P. J. (2005). Effect of elevated temperature on aerobic respiration of coral recruits. *Marine Biology*, 146, 655-663.
57. Edinger, E. N., Jompa, J., Limmon, G. V., Widjatmoko, W., & Risk, M. J. (1998). Reef degradation and coral biodiversity in Indonesia: effects of land-based pollution, destructive fishing practices and changes over time. *Marine Pollution Bulletin*, 36(8), 617-630.
58. Edinger, E. N., Limmon, G. V., Jompa, J., Widjatmoko, W., Heikoop, J. M., & Risk, M. J. (2000). Normal coral growth rates on dying reefs: are coral growth rates good indicators of reef health?. *Marine Pollution Bulletin*, 40(5), 404-425.
59. Enochs, I. C., & Manzello, D. P. (2012). Species richness of motile cryptofauna across a gradient of reef framework erosion. *Coral Reefs*, 31, 653-661.
60. Enochs, I. C., Manzello, D. P., Kolodziej, G., Noonan, S. H., Valentino, L., & Fabricius, K. E. (2016). Enhanced macroboring and depressed calcification drive net dissolution at high-CO2 coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1842), 20161742.
61. Enochs, I. C., & Glynn, P. W. (2017). Coral reef frameworks resist coral bleaching. *PLoS One*, 12(9), e0185719.
62. Enochs, I. C., Toth, L. T., Kirkland, A., Manzello, D. P., Kolodziej, G., Morris, J. T., ... & Aronson, R. B. (2021). Upwelling and the persistence of coral-reef frameworks in the eastern tropical Pacific. *Ecological Monographs*, 91(4), e01482.
63. Estrada-Saldívar, N., Jordán-Dalhgren, E., Rodríguez-Martínez, R. E., Perry, C., & Alvarez-Filip, L. (2019). Functional consequences of the long-term decline of reef-building corals in the Caribbean: evidence of across-reef functional convergence. *Royal Society Open Science*, 6(10), 190298.
64. Eyre, B. D., Andersson, A. J., & Cyronak, T. (2014). Benthic coral reef calcium carbonate dissolution in an acidifying ocean. *Nature Climate Change*, 4(11), 969-976.
65. Eyre, B. D., Cyronak, T., Drupp, P., De Carlo, E. H., Sachs, J. P., & Andersson, A. J. (2018). Coral reefs will transition to net dissolving before end of century. *Science*, 359(6378), 908-911.
66. Fabricius, K. E., Kluibenschedl, A., Harrington, L., Noonan, S., & De'Ath, G. (2015). In situ changes of tropical crustose coralline algae along carbon dioxide gradients. *Scientific reports*, 5(1), 9537.
67. Fine, M., Roff, G., Ainsworth, T. D., & Hoegh-Guldberg, O. (2006). Phototrophic microendoliths bloom during coral “white syndrome”. *Coral reefs*, 25, 577-581.
68. Gardner, T. A., Côté, I. M., Gill, J. A., Grant, A., & Watkinson, A. R. (2003). Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *science*, 301(5635), 958-960.
69. Gattuso, J. P., Allemand, D., & Frankignoulle, M. (1999). Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: a review on interactions and control by carbonate chemistry. *American Zoologist*, 39(1), 160-183.
70. Glynn, P. W., & Morales, G. E. L. (1997). Coral reefs of Huatulco, West Mexico: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Revista de Biología Tropical*, 45(3), 1033-1047.
71. Glynn, P. W., & Ault, J. S. (2000). A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral reefs*, 19, 1-23.
72. Glynn, P. W., & Manzello, D. P. (2015). Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance. *Coral reefs in the Anthropocene*, 67-97.

73. González-Barrios, F. J., & Álvarez-Filip, L. (2018). A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Ecological indicators*, 95, 877-886.
74. González-Barrios, F. J., Estrada-Saldívar, N., Pérez-Cervantes, E., Secaira-Fajardo, F., & Álvarez-Filip, L. (2023). Legacy effects of anthropogenic disturbances modulate dynamics in the world's coral reefs. *Global Change Biology*, 29(12), 3285-3303.
75. Goreau, T. F. (1959). The physiology of skeleton formation in corals. I. A method for measuring the rate of calcium deposition by corals under different conditions. *The Biological Bulletin*, 116(1), 59-75.
76. Guinotte, J. M., Buddemeier, R. W., & Kleypas, J. A. (2003). Future coral reef habitat marginality: temporal and spatial effects of climate change in the Pacific basin. *Coral reefs*, 22, 551-558.
77. Granja Fernández, M. R., & López Pérez, R. A. (2008). Sedimentación en comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 56(3), 1179-1187.
78. Harrington, L., Fabricius, K., De'Ath, G., & Negri, A. (2004). Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. *Ecology*, 85(12), 3428-3437.
79. Hennige, S. J., Wolfram, U., Wickes, L., Murray, F., Roberts, J. M., Kamenos, N. A., ... & Etnoyer, P. J. (2020). Crumbling reefs and cold-water coral habitat loss in a future ocean: evidence of "Coralporosis" as an indicator of habitat integrity. *Frontiers in Marine Science*, 7, 668.
80. Hoegh-Guldberg, O. (1999). Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine and Freshwater Research*, 50, 839-866.
81. Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., ... & Hatziolos, M. (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *science*, 318(5857), 1737-1742.
82. Hofmann, G. E., Smith, J. E., Johnson, K. S., Send, U., Levin, L. A., Micheli, F., ... & Martz, T. R. (2011). High-frequency dynamics of ocean pH: a multi-ecosystem comparison. *PloS one*, 6(12), e28983.
83. Holmes, K. E., Edinger, E. N., Limmon, G. V., & Risk, M. J. (2000). Bioerosion of live massive corals and branching coral rubble on Indonesian coral reefs. *Marine Pollution Bulletin*, 40(7), 606-617.
84. Hubbard, D. K., Miller, A. I., & Scaturro, D. (1990). Production and cycling of calcium carbonate in a shelf-edge reef system (St. Croix, US Virgin Islands); applications to the nature of reef systems in the fossil record. *Journal of Sedimentary Research*, 60(3), 335-360.
85. Hughes, T. P., Baird, A. H., Dinsdale, E. A., Moltschanivskyj, N. A., Pratchett, M. S., Tanner, J. E., & Willis, B. L. (1999). Patterns of recruitment and abundance of corals along the Great Barrier Reef. *Nature*, 397(6714), 59-63.
86. Hughes, T. P., Rodrigues, M. J., Bellwood, D. R., Ceccarelli, D., Hoegh-Guldberg, O., McCook, L., ... & Willis, B. (2007). Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current biology*, 17(4), 360-365.
87. IPCC. (2007). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
88. Johnson, M. D., & Carpenter, R. C. (2012). Ocean acidification and warming decrease calcification in the crustose coralline alga *Hydrolithon onkodes* and increase susceptibility to grazing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 434, 94-101.
89. Johnson, M. D., Price, N. N., & Smith, J. E. (2022). Calcification accretion units (CAUs): A standardized approach for quantifying recruitment and calcium carbonate accretion in marine habitats. *Methods in Ecology and Evolution*, 13(7), 1436-1446.
90. Kennedy, E. V., Perry, C. T., Halloran, P. R., Iglesias-Prieto, R., Schönberg, C. H., Wisshak, M., ... & Mumby, P. J. (2013). Avoiding coral reef functional collapse requires local and global action. *Current biology*, 23(10), 912-918.
91. Khen, A., Johnson, M. D., Fox, M. D., Clements, S. M., Carter, A. L., & Smith, J. E. (2022). Decadal stability of coral reef benthic communities on Palmyra Atoll, central Pacific, through two bleaching events. *Coral Reefs*, 41(4), 1017-1029.

92. Kline, D. I., Teneva, L., Okamoto, D. K., Schneider, K., Caldeira, K., Miard, T., ... & Hoegh-Guldberg, O. (2019). Living coral tissue slows skeletal dissolution related to ocean acidification. *Nature ecology & evolution*, 3(10), 1438-1444.
93. Kuffner, I. B., Andersson, A. J., Jokiel, P. L., Rodgers, K. U. S., & Mackenzie, F. T. (2008). Decreased abundance of crustose coralline algae due to ocean acidification. *Nature geoscience*, 1(2), 114-117.
94. Kuffner, I. B., Hickey, T. D., & Morrison, J. M. (2013). Calcification rates of the massive coral *Siderastrea siderea* and crustose coralline algae along the Florida Keys (USA) outer-reef tract. *Coral Reefs*, 32, 987-997.
95. Kleypas, J. A., Buddemeier, R. W., Archer, D., Gattuso, J. P., Langdon, C., & Opdyke, B. N. (1999). Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science*, 284(5411), 118-120.
96. Kleypas, J. A., Buddemeier, R. W., & Gattuso, J. P. (2001). The future of coral reefs in an age of global change. *International Journal of Earth Sciences*, 90, 426-437.
97. Kleypas, J. A., & Langdon, C. (2006). Coral reefs and changing seawater chemistry. In J. T. Phinney, O. Hoegh-Guldberg, J. Kleypas, W. Skirving, & A. Strong (Eds.), *Coral reefs and climate change: Science and management* (pp. 73-110).
98. Lange, I. D., Perry, C. T., & Alvarez-Filip, L. (2020). Carbonate budgets as indicators of functional reef "health": A critical review of data underpinning census-based methods and current knowledge gaps. *Ecological Indicators*, 110, 10
99. López-Pérez, R. A., Calderón-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., Carriquiry, J. D., Medina-Rosas, P., Cupul-Magaña, A. L., ... & Luna-Salguero, B. M. (2012). Coral communities and reefs from Guerrero, southern Mexican Pacific. *Marine Ecology*, 33(4), 407-416.
100. López-Pérez, A., Granja-Fernández, R., Valencia-Méndez, O., Aparicio-Cid, C., Torres-Huerta, A. M., Barrientos-Luján, N. A., ... & Hernández, L. (2019). Biodiversity associated with southern Mexican Pacific coral systems. *Mexican Aquatic Environments: A General View from Hydrobiology to Fisheries*, 119-144.
101. Leggat, W. P., Camp, E. F., Suggett, D. J., Heron, S. F., Fordyce, A. J., Gardner, S., ... & Ainsworth, T. D. (2019). Rapid coral decay is associated with marine heatwave mortality events on reefs. *Current Biology*, 29(16), 2723-2730.
102. Lewis, E., Wallace, D., & Allison, L. J. (1998). *Program developed for CO {sub 2} system calculations* (No. ORNL/CDIAC-105). Brookhaven National Lab., Dept. of Applied Science, Upton, NY (United States); Oak Ridge National Lab., Carbon Dioxide Information Analysis Center, TN (United States).
103. López-Pérez, A., Guendulain-García, S., Granja-Fernández, R., Hernández-Urraca, V., Galván-Rowland, L., Zepeta-Vilchis, R., & López-López, D. (2016). Reef community changes associated with the 2009–2010 El Niño in the southern Mexican Pacific. *Pacific Science*, 70(2), 175-190.
104. López-Pérez, A., Granja-Fernández, R., Ramírez-Chávez, E., Valencia-Méndez, O., Rodríguez-Zaragoza, F. A., González-Mendoza, T., & Martínez-Castro, A. (2024, April). Widespread Coral Bleaching and Mass Mortality of Reef-Building Corals in Southern Mexican Pacific Reefs Due to 2023 El Niño Warming. In *Oceans* (Vol. 5, No. 2, pp. 196-209). MDPI.
- 105.
106. Lloyd Newman, J. E., Perry, C. T., & Lange, I. D. (2023). Quantifying endolithic bioerosion rates on remote coral reefs in the Central Indian Ocean. *Coral Reefs*, 42(5), 1163-1173.5857.
107. Le Campion-Alsumard, T., Golubic, S., & Hutchings, P. (1995). Microbial endoliths in skeletons of live and dead corals: *Porites lobata* (Moorea, French Polynesia). *Marine Ecology Progress Series*, 149-157.
108. Loya, Y., Sakai, K., Yamazato, K., Nakano, Y., Sambali, H., & Van Woesik, R. (2001). Coral bleaching: the winners and the losers. *Ecology letters*, 4(2), 122-131.
109. Lough, J. M., & Barnes, D. J. (1997). Several centuries of variation in skeletal extension, density and calcification in massive *Porites* colonies from the Great Barrier Reef: a proxy for seawater temperature and a background of variability against which to identify unnatural change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 211(1), 29-67.

110. Lough, J. M., & Barnes, D. J. (2000). Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 245(2), 225-243.
111. Lowe, R. J., & Falter, J. L. (2015). Oceanic forcing of coral reefs. *Annual review of marine science*, 7, 43-66.
112. Mallela, J. (2007). Coral reef encruster communities and carbonate production in cryptic and exposed coral reef habitats along a gradient of terrestrial disturbance. *Coral Reefs*, 26(4), 775-785.
113. Mallela, J., & Perry, C. T. (2007). Calcium carbonate budgets for two coral reefs affected by different terrestrial runoff regimes, Rio Bueno, Jamaica. *Coral reefs*, 26, 129-145.
114. Martinez, A., Crook, E. D., Barshis, D. J., Potts, D. C., Rebolledo-Vieyra, M., Hernandez, L., & Paytan, A. (2019). Species-specific calcification response of Caribbean corals after 2-year transplantation to a low aragonite saturation submarine spring. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1905), 20190572.
115. Manzello, D. P. (2010). Coral growth with thermal stress and ocean acidification: lessons from the eastern tropical Pacific. *Coral reefs*, 29(3), 749-758.
116. Manzello, D. P., Enochs, I. C., Kolodziej, G., & Carlton, R. (2015). Coral growth patterns of *Montastraea cavernosa* and *Porites astreoides* in the Florida Keys: the importance of thermal stress and inimical waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 471, 198-207.
117. Manzello, D. P., Enochs, I. C., Bruckner, A., Renaud, P. G., Kolodziej, G., Budd, D. A., ... & Glynn, P. W. (2014). Galápagos coral reef persistence after ENSO warming across an acidification gradient. *Geophysical Research Letters*, 41(24), 9001-9008.
118. Manzello, D. P., Kleypas, J. A., Budd, D. A., Eakin, C. M., Glynn, P. W., & Langdon, C. (2008). Poorly cemented coral reefs of the eastern tropical Pacific: Possible insights into reef development in a high-CO<sub>2</sub> world. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(30), 10450-10455.
119. McCulloch, M., Falter, J., Trotter, J., & Montagna, P. (2012). Coral resilience to ocean acidification and global warming through pH up-regulation. *Nature Climate Change*, 2(8), 623-627.
120. McField, M. D. (1999). Coral response during and after mass bleaching in Belize. *Bulletin of Marine Science*, 64(1), 155-172.
121. Morse, J. W., Andersson, A. J., & Mackenzie, F. T. (2006). Initial responses of carbonate-rich shelf sediments to rising atmospheric pCO<sub>2</sub> and "ocean acidification": Role of high Mg-calcites. *Geochimica et cosmochimica Acta*, 70(23), 5814-5830.
122. Medellín-Maldonado, F., Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Calderón-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, C., Chapa-Balcorta, C., & Zepeta-Vilchis, R. C. (2016). Calcification of the main reef-building coral species on the Pacific coast of southern Mexico. *Ciencias Marinas*, 42(3), 209-225.
123. Medellín-Maldonado, F., Cruz-Ortega, I., Pérez-Cervantes, E., Norzagaray-López, O., Carricart-Ganivet, J. P., López-Pérez, A., & Alvarez-Filip, L. (2023). Newly deceased Caribbean reef-building corals experience rapid carbonate loss and colonization by endolithic organisms. *Communications Biology*, 6(1), 934.
124. Medellín-Maldonado, F., Granja-Fernández, R., González-Mendoza, T. M., Garcia-Medrano, D., Cabral-Tena, R., Alvarez-Filip, L., & López-Pérez, A. (2023). Macrobioerosión de corales constructores de arrecifes y su impacto en la dinámica de carbonatos en los arrecifes de Huatulco, México. *Hidrobiológica*, 33(2).
125. Medellín-Maldonado, F., Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Calderón-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, C., Chapa-Balcorta, C., & Zepeta-Vilchis, R. C. (2016). Calcificación de las principales especies de corales constructoras de arrecifes en la costa del Pacífico del sur de México. *Ciencias marinas*, 42(3), 209-225.
126. Medellín-Maldonado, F., López-Pérez, A., Ruiz-Huerta, L., & Carricart-Ganivet, J. P. (2022). Understanding corallite demography to comprehend potential bias in sclerochronology: Analysis of coral modular growth by micro-computed tomography. *Limnology and Oceanography*, 67(12), 2665-2676.
127. Medina-Valmaseda, A. E., Rodríguez-Martínez, R. E., Alvarez-Filip, L., Jordan-Dahlgren, E., & Blanchon, P. (2020). The role of geomorphic zonation in long-term changes in coral-community structure on a Caribbean fringing reef. *PeerJ*, 8, e10103.

128. Medina-Valmaseda, A. E., Blanchon, P., Alvarez-Filip, L., & Pérez-Cervantes, E. (2022). Geomorphically controlled coral distribution in degraded shallow reefs of the Western Caribbean. *PeerJ*, 10, e12590.
129. Moberg, F., & Rönnbäck, P. (2003). Ecosystem services of the tropical seascape: interactions, substitutions and restoration. *Ocean & Coastal Management*, 46(1-2), 27-46.
130. Mollica, N. R., Guo, W., Cohen, A. L., Huang, K. F., Foster, G. L., Donald, H. K., & Solow, A. R. (2018). Ocean acidification affects coral growth by reducing skeletal density. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(8), 1754-1759.
131. Molina-Hernández, A., González-Barrios, F. J., Perry, C. T., & Álvarez-Filip, L. (2020). Two decades of carbonate budget change on shifted coral reef assemblages: are these reefs being locked into low net budget states?. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1940), 20202305.
132. Morrison, D. (1988). Comparing fish and urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. *Ecology*, 69(5), 1367-1382.
133. Mumby, P. J. (2009). Herbivory versus corallivory: are parrotfish good or bad for Caribbean coral reefs?. *Coral Reefs*, 28(3), 683-690.
134. Muller, E. M., Rogers, C. S., Spitzack, A. S., & Van Woesik, R. (2008). Bleaching increases likelihood of disease on *Acropora palmata* (Lamarck) in Hawksnest Bay, St John, US virgin islands. *Coral Reefs*, 27, 191-195.
135. Nyström, M., Folke, C., & Moberg, F. (2000). Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in ecology & evolution*, 15(10), 413-417.
136. Nava, H., & Carballo, J. L. (2008). Chemical and mechanical bioerosion of boring sponges from Mexican Pacific coral reefs. *Journal of experimental Biology*, 211(17), 2827-2831.
137. Nava, H., Alvarado-Rodríguez, J. F., Cárdenas-Alvarado, M. Á., Magaña-Sánchez, I., & Cristóbal-Aguilar, J. C. (2022). Effect of the El Niño 2015–16 on the assemblages of reef building sclerobionts in a coral reef from the eastern Pacific coast. *Marine Biology*, 169(8), 106.
138. Neumann, A. C. (1966). Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography*, 11(1), 92-108.
139. Norzagaray-López, C. O., Calderon-Aguilera, L. E., Hernández-Ayón, J. M., Reyes-Bonilla, H., Carricart-Ganivet, J. P., Cabral-Tena, R. A., & Balart, E. F. (2015). Low calcification rates and calcium carbonate production in *Porites panamensis* at its northernmost geographic distribution. *Marine ecology*, 36(4), 1244-1255.
140. Norzagaray-López, C. O., Calderón-Aguilera, L. E., Barranco, L., Cabral-Tena, R. A., Carricart-Ganivet, J. P., Cupul-Magaña, A., ... & Tortolero-Langarica, A. (2019). Arrecifes y comunidades coralinas. *Paz-Pellat, F., JM Hernández-Ayón, R. Sosa-Ávalos & AS.*
141. Nyström, M., Folke, C., & Moberg, F. (2000). Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in ecology & evolution*, 15(10), 413-417.
142. Pandolfi, J. M., Connolly, S. R., Marshall, D. J., & Cohen, A. L. (2011). Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. *science*, 333(6041), 418-422.
143. Perry, C. T. (2007). Hopley D, Smithers SG, Parnell KE: The Geomorphology of the Great Barrier Reef: development, diversity, and change: Published 2007, Hardback, Cambridge University Press, ISBN: 978-0-521-85302-6, RRP£ 80/US \$150.
144. Perry, C. T., & Hepburn, L. J. (2008). Syn-depositional alteration of coral reef framework through bioerosion, encrustation and cementation: taphonomic signatures of reef accretion and reef depositional events. *Earth-Science Reviews*, 86(1-4), 106-144.
145. Perry, C. T., Spencer, T., & Kench, P. S. (2008). Carbonate budgets and reef production states: a geomorphic perspective on the ecological phase-shift concept. *Coral Reefs*, 27, 853-866.
146. Perry, C. T., Edinger, E. N., Kench, P. S., Murphy, G. N., Smithers, S. G., Steneck, R. S., & Mumby, P. J. (2012). Estimating rates of biologically driven coral reef framework production and erosion: a new census-based carbonate budget methodology and applications to the reefs of Bonaire. *Coral Reefs*, 31, 853-868.

147. Perry, C. T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Smithers, S. G., Edinger, E. N., Steneck, R. S., & Mumby, P. J. (2013). Caribbean-wide decline in carbonate production threatens coral reef growth. *Nature communications*, 4(1), 1402.
148. Perry, C. T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Edinger, E. N., Smithers, S. G., Steneck, R. S., & Mumby, P. J. (2014). Changing dynamics of Caribbean reef carbonate budgets: emergence of reef bioeroders as critical controls on present and future reef growth potential. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1796), 20142018.
149. Perry, C. T., Alvarez-Filip, L., Graham, N. A., Mumby, P. J., Wilson, S. K., Kench, P. S., ... & Macdonald, C. (2018). Loss of coral reef growth capacity to track future increases in sea level. *Nature*, 558(7710), 396-400.
150. Pernice, M., Raina, J. B., Rådecker, N., Cárdenas, A., Pogoreutz, C., & Voolstra, C. R. (2020). Down to the bone: the role of overlooked endolithic microbiomes in reef coral health. *The ISME Journal*, 14(2), 325-334.
151. Price, N. N., Martz, T. R., Brainard, R. E., & Smith, J. E. (2012). Diel variability in seawater pH relates to calcification and benthic community structure on coral reefs.
152. Pratchett, M. S., Munday, P. L., Wilson, S. K., Graham, N. A., Cinner, J. E., Bellwood, D. R., ... & McClanahan, T. R. (2008). Effects of climate-induced coral bleaching on coral-reef fishes—ecological and economic consequences. In *Oceanography and marine biology* (pp. 257-302). CRC Press.
153. Randi, C. B., Becker, A. C., Willemes, M. J., Perry, C. T., Salgado, L. T., de Carvalho, R. T., ... & Pereira-Filho, G. H. (2021). Calcium carbonate production in the southernmost subtropical Atlantic coral reef. *Marine Environmental Research*, 172, 105490.
154. Reyes-Bonilla, H., & Leyte-Morales, G. E. (1998). Corals and coral reefs of the Puerto Angel region, west coast of Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 46(3), 679-681.
155. Reyes-Bonilla, H., & Calderon-Aguilera, L. E. (1999). Population density, distribution and consumption rates of three corallivores at Cabo Pulmo Reef, Gulf of California, Mexico. *Marine Ecology*, 20(3-4), 347-357.
156. Reyes-Bonilla, H. (2003). Coral reefs of the Pacific coast of México. In *Latin American coral reefs* (pp. 331-349). Elsevier Science.
157. Reyes-Nivia, C., Diaz-Pulido, G., Kline, D., Guldberg, O. H., & Dove, S. (2013). Ocean acidification and warming scenarios increase microbioerosion of coral skeletons. *Global change biology*, 19(6), 1919-1929.
158. Ricci, F., Rossetto Marcelino, V., Blackall, L. L., Köhl, M., Medina, M., & Verbruggen, H. (2019). Beneath the surface: community assembly and functions of the coral skeleton microbiome. *Microbiome*, 7, 1-10.
159. Romanó de Orte, M., Koweek, D. A., Cyronak, T., Takeshita, Y., Griffin, A., Wolfe, K., ... & Caldeira, K. (2021). Unexpected role of communities colonizing dead coral substrate in the calcification of coral reefs. *Limnology and Oceanography*, 66(5), 1793-1803.
160. Roik, A., Röthig, T., Pogoreutz, C., Saderne, V., & Voolstra, C. R. (2018). Coral reef carbonate budgets and ecological drivers in the central Red Sea—a naturally high temperature and high total alkalinity environment. *Biogeosciences*, 15(20), 6277-6296.
161. Rico-Esenaro, S. D., de Jesús Adolfo Tortolero-Langarica, J., Iglesias-Prieto, R., & Carricart-Ganivet, J. P. (2023). The  $\delta^{15}\text{N}$  in *Orbicella faveolata* organic matter reveals anthropogenic impact by sewage inputs in a Mexican Caribbean coral reef lagoon. *Environmental Science and Pollution Research*, 30(56), 118872-118880.
162. Olán-González, M., Reyes-Bonilla, H., Álvarez-Filip, L., Pérez-España, H., & Olivier, D. (2020). Fish diversity divergence between tropical eastern pacific and tropical western Atlantic coral reefs. *Environmental biology of fishes*, 103, 1323-1341.
163. Orrante-Alcaraz, J. M., Carballo, J. L., & Yáñez, B. (2023). Seasonal net calcification by secondary calcifiers in coral reefs of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Marine Biology*, 170(2), 16.
164. Sammarco, P. W., & Risk, M. J. (1990). Large-scale patterns in internal bioerosion of *Porites*: cross continental shelf trends on the Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series*, 145-156.

165. Short, J., Foster, T., Falter, J., Kendrick, G. A., & McCulloch, M. T. (2015). Crustose coralline algal growth, calcification and mortality following a marine heatwave in Western Australia. *Continental Shelf Research*, 106, 38-44.
166. Schlager, W. (1992). *Sedimentology and sequence stratigraphy of reefs and carbonate platforms* (Vol. 34). Tulsa: American Association of Petroleum Geologists.
167. Skirving, W., Enríquez, S., Hedley, J. D., Dove, S., Eakin, C. M., Mason, R. A., ... & Iglesias-Prieto, R. (2017). Remote sensing of coral bleaching using temperature and light: progress towards an operational algorithm. *Remote Sensing*, 10(1), 18.
168. Schönberg, C. H., Fang, J. K., Carreiro-Silva, M., Tribollet, A., & Wisshak, M. (2017). Bioerosion: the other ocean acidification problem. *ICES Journal of Marine Science*, 74(4), 895-925.
169. Silbiger, N. J., Donahue, M. J., & Brainard, R. E. (2017). Environmental drivers of coral reef carbonate production and bioerosion: A multi-scale analysis. *Ecology*, 98(10), 2547-2560.
170. Stolarski, J. (2003). Three-dimensional micro- and nanostructural characteristics of the skeleton of the Scleractinia (Cnidaria, Anthozoa). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 227(3), 315-331.
171. Tambutté, S., Holcomb, M., Ferrier-Pagès, C., Reynaud, S., Tambutté, É., Zoccola, D., & Allemand, D. (2011). Coral biomineralization: From the gene to the environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 408(1-2), 58-78.
172. Tribollet, A., Atkinson, M., & Langdon, C. (2002). Effects of elevated pCO<sub>2</sub> on epilithic and endolithic metabolism of reef carbonates. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(4), 32-1.
173. Tribollet, A., & Golubic, S. (2005). Cross-shelf differences in the pattern and pace of bioerosion of experimental carbonate substrates exposed for 3 years on the northern Great Barrier Reef, Australia. *Coral reefs*, 24, 422-434.
174. Tribollet, A., & Golubic, S. (2011). Reef bioerosion: agents and processes. *Coral reefs: An ecosystem in transition*, 435-449.
175. Tortolero-Langarica, J. D. J. A., Cupul-Magana, A. L., Carricart-Ganivet, J. P., Mayfield, A. B., & Rodríguez-Troncoso, A. P. (2016). Differences in growth and calcification rates in the reef-building coral *Porites lobata*: The implications of morphotype and gender on coral growth. *Frontiers in Marine Science*, 3, 179.
176. Tortolero-Langarica, J. J. A., Carricart-Ganivet, J. P., Cupul-Magaña, A. L., & Rodríguez-Troncoso, A. P. (2017). Historical insights on growth rates of the reef-building corals *Pavona gigantea* and *Porites panamensis* from the Northeastern tropical Pacific. *Marine environmental research*, 132, 23-32.
177. van Hooidonk, R., Maynard, J. A., Liu, Y., & Lee, S. K. (2015). Downscaled projections of Caribbean coral bleaching that can inform conservation planning. *Global change biology*, 21(9), 3389-3401.
178. van Woesik, R., Van Woesik, K., Van Woesik, L., & Van Woesik, S. (2013). Effects of ocean acidification on the dissolution rates of reef-coral skeletons. *PeerJ*, 1, e208.
179. Van Woesik, R., & Cacciapaglia, C. W. (2018). Keeping up with sea-level rise: Carbonate production rates in Palau and Yap, western Pacific Ocean. *PLoS One*, 13(5), e0197077.
180. Vargas-Angel, B., Richards, C. L., Vroom, P. S., Price, N. N., Schils, T., Young, C. W., ... & Brainard, R. E. (2015). Baseline assessment of net calcium carbonate accretion rates on US Pacific reefs. *PLoS One*, 10(12), e0142196.
181. Wainwright, S. A. (1963). Skeletal organization in the coral, *Pocillopora damicornis*. *Journal of Cell Science*, 3(66), 169-183.
182. Weil, E., & Knowlton, N. (1994). A multi-character analysis of the Caribbean coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander, 1786) and its two sibling species, *M. faveolata* (Ellis and Solander, 1786) and *M. franksi* (Gregory, 1895). *Bulletin of Marine Science*, 55(1), 151-175.
183. Wisshak, Max, et al. "Ocean acidification accelerates reef bioerosion." (2012): e45124.
184. Williams, G. J., Graham, N. A., Jouffray, J. B., Norström, A. V., Nyström, M., Gove, J. M., ... & Wedding, L. M. (2019). Coral reef ecology in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33(6), 1014-1022.

185. Young, C. N., Schopmeyer, S. A., & Lirman, D. (2012). A review of reef restoration and coral propagation using the threatened genus *Acropora* in the Caribbean and Western Atlantic. *Bulletin of Marine Science*, 88(4), 1075-1098.
186. Young, C., Martin, J. B., Branyon, J., Pain, A., Valle-Levinson, A., Mariño-Tapia, I., & Vieyra, M. R. (2018). Effects of short-term variations in sea level on dissolved oxygen in a coastal karst aquifer, Quintana Roo, Mexico. *Limnology and Oceanography*, 63(1), 352-362.
187. Woodley, J. D., Chornesky, E. A., Clifford, P. A., Jackson, J. B. C., Kaufman, L. S., Knowlton, N., ... & Sides, E. M. (1981). Hurricane Allen's impact on Jamaican coral reefs. *Science*, 214(4522), 749-755.

## 8. Discusión General

Como documentamos a lo largo de esta investigación, la edificación de los arrecifes de coral es un proceso complejo y altamente dinámico en el que están involucrados diferentes organismos y procesos que actúan en distintas escalas temporales y espaciales (Medellín-Maldonado et al. 2023). Dada esta complejidad, el monitoreo preciso del desarrollo arrecifal

en términos de su producción de  $\text{CaCO}_3$ , ha sido históricamente un desafío. Para abordar este reto, los presupuestos de carbonatos basados en censos surgieron como un método elegante que ha permitido estimar la producción de carbonato con el objetivo de proporcionar una evaluación del potencial de crecimiento de los arrecifes (Perry et al. 2008). Sin embargo, esta metodología, al depender de la recopilación de datos de cada uno de los componentes involucrados en la acreción arrecifal, desarrollados en distintas latitudes y temporalidades, dificulta la construcción de evaluaciones integrales que permitan comprender procesos específicos de cada región.

En vista de esta brecha de conocimiento, los resultados derivados de esta investigación, adquieren una importancia crucial, ya que nuestros hallazgos proporcionan valores medidos *in situ*, en un mismo tiempo y espacio de la mayoría de los componentes necesarios para estimar la producción de  $\text{CaCO}_3$ . Con esto, nuestra investigación no solo permitió la aplicación directa de los datos precisos para la construcción de balances de carbonatos confiables que reflejaban las condiciones actuales de los arrecifes del Pacífico y Caribe mexicano en el momento de su generación. También, en cada uno de los capítulos desarrollados en esta tesis, se resaltó la importancia de cada proceso de calcificación y erosión, enmarcando nuestros hallazgos en los contextos ecológicos y geológicos de cada región, con el fin de aumentar nuestra comprensión de interrogantes que anteriormente no se comprendían en su totalidad.

Reconocemos la ardua tarea que implica abordar las lagunas de conocimiento de los balances de carbonatos en cada región del mundo, debido a que requiere el empleo de diversas disciplinas y el uso de recursos tanto humanos como económicos. Sin embargo, dada la urgencia ambiental que enfrentan los arrecifes, consideramos necesario redoblar los esfuerzos para llevar a cabo investigaciones que evalúen el estado específico de cada región arrecifal con el fin de identificar la evolución de variables críticas, que incidan en la disminución de carbonatos o el aumento de la bioerosión (consultar Capítulos V-VII). La identificación de estos patrones nos permitirá desarrollar estrategias de conservación adecuadas para cada caso. Además, a medida que ampliamos nuestro conocimiento sobre las variables implícitas en la formación y degradación de los arrecifes, nuestra capacidad predictiva para detectar factores estresantes también evoluciona.

En este sentido, como hemos observado a lo largo de este documento, actualmente existe un desequilibrio entre los procesos de construcción y destrucción en numerosos arrecifes alrededor del mundo, lo que ha llevado su degradación (Hughes et al. 2017). Factores de impacto global, como el cambio climático y la acidificación, han sido ampliamente reconocidos como los principales agentes en desacoplar este delicado equilibrio (Hughes et al. 2018). Sin embargo, como hemos discutido en los últimos capítulos de esta tesis, los factores locales, como la variabilidad en los parámetros ambientales locales, la expansión de asentamientos humanos y los fenómenos ambientales que inciden de manera local a los arrecifes, también contribuyen significativamente al equilibrio entre los procesos constructivos y destructivos.

A este respecto, durante el desarrollo de nuestra investigación hemos documentamos la degradación generalizada de los arrecifes que se desarrollan en aguas nacionales. Observamos, en el mejor de los casos, reducciones significativas en la producción neta de  $\text{CaCO}_3$  a lo largo del tiempo, mientras que en la mayoría de los casos observamos la transición de arrecifes saludables a estados netamente erosivos en escalas de tiempo sorprendentemente cortas (<1 año, Capítulo VII). Con base en estas observaciones, instamos a mejorar nuestra comprensión de todos los procesos involucrados en la construcción de los arrecifes, incluyendo aquellos que no se incluyeron aquí, como la actividad bioerosionadora de peces y erizos bajo enfoques que contemplen los parámetros biogeoquímicos, debido a que persisten vacíos de conocimientos sobre la influencia de estos parámetros en los arrecifes mexicanos.

También consideramos indispensable abordar la pérdida de hábitat arrecifal bajo un enfoque social, el cual evalué cuantitativamente el impacto causado en los servicios ecosistémicos que se desprenden de los arrecifes con el fin de atraer de forma más efectiva la atención de sectores que históricamente han pasado por alto la situación de los arrecifes de coral, como los gobiernos estatal y federal. Por último, reconocemos que nuestros hallazgos se suman a múltiples investigaciones que han documentado la degradación generalizada de los ecosistemas a nivel nacional y mundial. Sin embargo, creemos firmemente que el desarrollo de investigaciones continuas que documenten las condiciones del patrimonio natural nacional, como el presente estudio, permitirá a una parte de la sociedad generar una mayor

conciencia sobre la pérdida irreparable del entorno natural que está experimentando el país. Esto, a su vez, facilitará la implementación de planes de acción directa destinados a contrarrestar las decisiones políticas y económicas que amenacen la biodiversidad de México y el mundo.