



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA  
UNIDAD IZTAPALAPA  
DIVISIÓN DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA  
POSGRADO EN ENERGÍA Y MEDIO AMBIENTE

**“Crecimiento de *P. panamensis* en un gradiente espacio-temporal y ambiental en el Pacífico mexicano”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
MAESTRA EN CIENCIAS (ENERGÍA Y MEDIO AMBIENTE)

PRESENTA:

**Hidrobiól. Laura Melissa Andrade Muñiz**  
Matricula: 2191800443

DIRECTOR:

**Dr. Andrés López Pérez**

SINODALES:

**Dra. Patricia Ramírez Romero**  
**Dr. Rafael Andrés Cabral Tena**  
**Dr. Carlos Orión Norzagaray López**

Iztapalapa, Ciudad de México, 24 de mayo del 2022

CORREO: melissa26510@gmail.com

### *Dedicatorias*

*A mi mamá, te agradezco por estar presente en mi vida en cada momento, por tú dedicación, ejemplo, apoyo incondicional y por el gran amor que me has demostrado, lo que significa una gran fortaleza en mi vida, con todo mi amor.*

*A mi abue, gracias por estar conmigo y cuidarme en todo momento, te quiero, admiro y respeto.*

*A mis tías y tíos, les agradezco su apoyo, confianza y cariño que me han brindado.*

*A mis primos, con todo mi cariño.*

*In memoriam Dra. Alejandra Serrato Díaz, con toda mi admiración, cariño y respeto.*

*¡Muchas gracias por todo Ale!*

### *Agradecimientos*

*Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada para realizar este trabajo de investigación.*

*A la Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa.*

*Al Posgrado en Energía y Medio Ambiente.*

*Muy especialmente al Dr. Andrés López Pérez, por aceptar ser mi director de tesis y permitirme participar en su proyecto, por el apoyo incondicional que me brindó en todo este proceso, por guiar con sus destacados conocimientos y experiencia la presente tesis, con toda mi admiración y respeto. ¡Gracias por todo!*

*A los investigadores, Dr. Rafael A. Cabral Tena, Dr. Orion Norzagaray López, Dr. Eduardo Santamaria del Ángel, Dr. Adolfo Tortolero Langarica, Dra. Paola Rodríguez Troncoso, Dr.*

*Amílcar Cupul Magaña y al M. en C. Francisco Medellín Maldonado. Quienes aportaron sus valiosas investigaciones para realizar esta tesis. Mi profundo agradecimiento.*

*A los miembros de mi Sínodo, Dra. Patricia Ramírez Romero, Dr. Rafael A. Cabral Tena y al Dr. Orion Norzagaray López, por aceptar formar parte en el examen de grado y ser revisores de esta tesis.*

*A mis amigas y amigos, Sinuhé, Yanin, Maga, Quique, Carlos, Wendy, Zitlali, Angie, Noemi, Joel, Miguel, Manuel, Carlos Flores y Martin les agradezco su empatía, apoyo, consejos y por toda la fortaleza que me brindaron y por los grandes momentos que hemos compartido juntos. Sin duda fueron muy importantes para mi durante todo este proceso.*

*A Floki, por sus ladridos e interrupciones continuas durante todo el desarrollo de esta tesis. Eres mi amiguito.*

## Resumen

Los corales hermatípicos o escleractinios son considerados ingenieros ecosistémicos importantes dentro de la fauna marina por formar arrecifes. Se caracterizan por construir esqueletos duros de carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ) en forma de aragonita y establecer simbiosis con organismos fotosintéticos. Como resultado de la precipitación continua de cristales de aragonita en sus esqueletos a lo largo del año, se generan patrones de bandas de crecimiento; bandas de alta y baja densidad. Cada par de bandas representan un año de crecimiento. Este patrón de bandeado permite identificar tres variables esclerocronológicas: densidad del esqueleto, tasa de extensión y tasa de calcificación. Los procesos fisiológicos de fotosíntesis y calcificación se ven afectados por variables ambientales que se modifican por procesos que ocurren en un gradiente espacio – temporal y a micro y macro-escala. Estas anomalías, ocasionalmente pueden rebasar el umbral de tolerancia de los corales de manera que impiden que realicen adecuadamente sus procesos fisiológicos lo que, finalmente, tiene un efecto en las características esclerocronológicas. Este trabajo tuvo como objetivo evaluar cómo el crecimiento coralino de *Porites* responden a un gradiente espacio-temporal y ambiental en el Pacífico mexicano (PM). Se recolectaron fragmentos de colonias de la especie *Porites panamensis* en siete sitios a lo largo del PM: Bahía de los Ángeles, Bahía Concepción, Bahía de la Paz, Cabo Pulmo, Isla Isabel, Bahía de Banderas y La Entrega, los cuales experimentan condiciones oceanográficas contrastantes y, por consiguiente, ideales para identificar los forzamientos ambientales que experimentan los corales a escala local y regional. Se distinguieron las bandas de crecimiento de alta y baja densidad y se calcularon las características esclerocronológicas (densidad esquelética, tasa de extensión y tasa de calcificación) a partir de los perfiles de densidad esquelética mediante el método de densitometría óptica. Se seleccionaron las variables consideradas de mayor influencia en los procesos de calcificación de los corales hermatípicos del Pacífico mexicano: temperatura (TSM), concentración de clorofila (Chla), radiación fotosintéticamente activa (PAR) y coeficiente de atenuación difusa (Kd490). Como resultados, el crecimiento de *P. panamensis* a nivel regional y local respondió diferencialmente a través del tiempo. A nivel regional la densidad incrementó y la extensión y calcificación disminuyó. Las variaciones regionales en las características esclerocronológicas se relacionaron con la latitud, PAR, longitud, Chla y, en menor medida, el tiempo. A nivel local, en la mayoría de las localidades, se presentó un decremento en la densidad, extensión y calcificación a través del tiempo. Las variaciones en las características esclerocronológicas a nivel local se relacionaron con el tiempo en Bahía de Los Ángeles, Bahía Concepción, La Paz e Isla Isabel; PAR en Bahía de los Ángeles y Kd490 en La Entrega. La densidad a nivel local presentó una distribución gaussiana en función de la temperatura que permitió establecer el umbral de tolerancia térmica en cada localidad. En el PM se distinguieron grupos de localidades que siguen un patrón sincrónico lo cual permite establecer las variables relacionadas a tal sincronía.

**Palabras clave:** *P. panamensis*, características esclerocronológicas, tiempo, variables geográficas, variables ambientales, límites de tolerancia ambiental, sincronía y asincronía.

## Índice

### Contenido

1. Introducción .....	8
1.1 Generalidades, importancia y aspectos ecológicos de los arrecifes de coral.....	8
1.2 Procesos de destrucción y construcción del esqueleto.....	9
1.3 Proceso de calcificación en corales hermatípicos .....	11
1.4 Bandas de crecimiento .....	15
1.5 Variables relacionadas con el crecimiento del esqueleto en <i>Porites</i> .....	16
2. Antecedentes .....	17
3. Justificación.....	19
4. Hipótesis.....	21
5. Objetivo.....	21
5.1 Objetivo general.....	21
5.2 Objetivos particulares .....	21
6. Metodología .....	22
6.1 Área de estudio.....	22
6.2 Obtención de muestras .....	24
6.3 Características esclerocronológicas .....	26
6.4 Variables ambientales .....	27
6.5 Análisis de datos .....	31
7. Resultados .....	33
8. Discusión.....	54
8.1 Variación espacio-temporal de las características esclerocronológicas de <i>P. panamensis</i> a nivel regional y local en el Pacífico mexicano.....	54
8.2 Límites de tolerancia.....	62
8.3 Sincronicidad y asincronisidad .....	65
9. Conclusión.....	66
10. Referencias.....	68
11. Anexos.....	81

## Anexos

Anexo I.....	81
Anexo II.....	82
Anexo III.....	83

## Figuras

Figura 1. Esquema del esqueleto de  $\text{CaCO}_3$  de los corales hermatípicos o escleractinios, constituida por unidades individuales genéticamente iguales denominados pólipos, a su vez cada pólipo está ligado por el cenosarco (sistema gastrovascular), separados por un tejido compuesto por una matriz extracelular de colágeno (mesoglea) (Veron 2000). Modificado de Toubner et al. (2019)..... 13

Figura 2. Representación esquemática del (a) mecanismo de calcificación de los corales y (b) el proceso de calcificación. Los corales hermatípicos forman sus esqueletos de carbonato cálcico dentro de un fluido calcificador extracelular situado entre las células subcalioblásticas y el esqueleto con el fluido suministrado por el agua de mar. El aumento del pH de los corales se produce por el bombeo de  $\text{H}^+$  fuera del fluido calcificante, incitando la difusión del  $\text{CO}_2$  metabólico desde las mitocondrias (M) hacia el fluido calcificante. El  $\text{CO}_2$  se convierte en bicarbonato gracias a la anhidrasa carbónica (AC) produciendo  $\text{H}^+$  adicional, y también se produce un transporte activo mediante transportadores de bicarbonato (TAB). El  $\text{CO}_2$  metabólico se suministra a los simbiontes (S). El aumento del pH desplaza el equilibrio del DIC a favor del carbonato  $\text{CO}_3^{2-}$  en relación con el bicarbonato  $\text{HCO}_3^-$ , produciendo  $\text{H}^+$  adicional. Se produce la calcificación y el  $\text{Ca}_2^+$  se agota en el fluido de calcificación, provocando una disminución del  $\Omega_d$ . Múltiples mecanismos de transporte de calcio (por ejemplo, la Ca-ATPasa, los canales de Ca y el intercambio  $\text{Ca}_2^+/\text{Na}^+$ ), combinados con la renovación del agua de mar, para volver a suministrar  $\text{Ca}_2^+$  para la calcificación. Modificado de Ross et al. (2018). ..... 14

Figura 3. Sitios de recolecta de *Porites panamensis* en el Golfo de California y Pacífico mexicano. 25

Figura 4. Densidad esquelética del coral *Porites panamensis* a través del tiempo en el Pacífico mexicano. Los rombos representan la densidad de la banda de alta densidad, los cuadrados representan la densidad de la banda de baja densidad y los triángulos representan la densidad anual. Cada punto representa un valor de densidad, la línea continua representa el valor de densidad esperado de acuerdo con el modelo de regresión. El análisis de tendencia incluye la totalidad de los valores para los siete sitios de estudio. .... 35

Figura 5. Tasa de extensión del coral *Porites panamensis* a través del tiempo en el Pacífico mexicano. Los rombos representan la extensión de la banda de alta densidad, los cuadrados representan la extensión de la banda de baja densidad y los triángulos representan la extensión anual. Cada punto representa un valor de extensión, la línea continua representa el valor de extensión esperado de

acuerdo con el modelo de regresión. El análisis de tendencia incluye la totalidad de los valores para los siete sitios de estudio. .... 35

Figura 6. Tasa de calcificación del coral *Porites panamensis* a través del tiempo en el Pacífico mexicano. Los rombos representan la calcificación de la banda de alta densidad, los cuadrados representan la calcificación de la banda de baja densidad y los triángulos representan la calificación anual. Cada punto representa un valor de calcificación, la línea continua representa el valor de calcificación esperado de acuerdo con el modelo de regresión. El análisis de tendencia incluye la totalidad de los valores para los siete sitios de estudio. .... 36

Figura 7. Densidad esquelética promedio del coral *Porites panamensis* a través del tiempo en localidades del Pacífico mexicano. a) banda de alta densidad, b) banda de baja densidad y c) densidad anual. Cada punto representa un valor de densidad, la línea continua representa el valor de densidad esperado de acuerdo con el modelo de regresión. .... 41

Figura 8. Tasa de extensión promedio del coral *Porites panamensis* a través de tiempo en localidades del Pacífico mexicano. a) Extensión registrada en la banda de alta densidad, b) extensión registrada en la banda de baja densidad y c) extensión anual. Cada punto representa un valor de extensión, la línea continua representa el valor de extensión esperado de acuerdo con el modelo de regresión. .... 42

Figura 9. Tasa de calcificación promedio del coral *Porites panamensis* a través del tiempo en localidades del Pacífico mexicano. a) calcificación registrada en la banda de alta densidad, b) calcificación registrada en la banda de baja densidad y c) calcificación anual. Cada punto representa un valor de extensión, la línea continua representa el valor de calcificación esperado de acuerdo con el modelo de regresión. .... 44

Figura 10. Modelos de tolerancia ambiental representados por curvas de distribución teórica gaussiana de la densidad esquelética del coral *P. panamensis* en función de la TSM (°C) de cada temporada para cada sitio. a) banda de alta densidad, b) banda de baja densidad, c) promedio anual. Los símbolos rellenos representan los valores esperados, los símbolos abiertos los valores observados y los símbolos en forma de estrella representan los modelos significativos. .... 51

## Tablas

Tabla 1. Sitios de recolecta de *Porites panamensis* en el Golfo de California y Pacífico mexicano.. 26

Tabla 2. Promedios anuales ( $\pm$ SD) de las variables ambientales por temporada para cada sitio..... 30

Tabla 3. Valores de crecimiento promedio ( $\pm$ SD) del coral *Porites panamensis* por temporada para cada sitio. .... 31

Tabla 4. Valores máximos y mínimos mensuales de las variables ambientales por temporada para cada sitio. .... 33

Tabla 5. Modelos de regresión lineal múltiple de *P. panamensis* para el Pacífico mexicano. Se presentan los valores *P. panamensis* del modelo de regresión múltiple. Los valores en negrita reflejan modelos significativos ( $p < 0.05$ ). N= 7, n= 82 en todos los casos..... 46

Tabla 6. Modelos de regresión lineal múltiple de *P. panamensis* a nivel local. Se presentan los valores p del modelo de regresión múltiple. Los valores en negrita representan modelos significativos ( $p < 0.05$ ). ..... 47

Tabla 7. Modelos de regresión polinómica de *P. panamensis* a nivel local en función de TSM, Chla, PAR, Kd490 para cada temporada. Se presentan los valores p de los coeficientes del modelo de regresión polinómica. Los valores en negrita representan modelos significativos ( $p < 0.05$ )..... 52



# 1. Introducción

## *1.1 Generalidades, importancia y aspectos ecológicos de los arrecifes de coral*

Los arrecifes de coral son ecosistemas marinos tropicales, tienen una extensión de alrededor de 284,300 km<sup>2</sup> en las zonas costeras, cubriendo así el 0.00063 % de la superficie de la Tierra; constituyen la bioconstrucción más importante del mundo, por presentar una tasa de calcificación de aproximadamente 2-6 kg CaCO<sub>3</sub> m<sup>2</sup> año<sup>1</sup> y están restringidos geográficamente entre las latitudes 30° N y 30° S (Horta-Puga y Carricart-Ganivet 1993, Veron 2000, Spalding et al. 2001, Birkeland 2015).

Los arrecifes de coral son importantes porque son hábitat para muchas especies (Carpenter et al. 2008, Norzagaray-López 2010), donde se alimentan, reproducen y anidan, por lo que llegan a albergar hasta al 25% de la biodiversidad marina (Carpenter et al. 2008, Norzagaray-López 2010). Adicionalmente, son sitios potenciales para el desarrollo de actividades económicas como el turismo y la pesca, permitiendo el desarrollo económico de las regiones costeras de los países, proporcionando cientos de miles de millones de dólares en valor por año en bienes y servicios para decenas de millones de seres humanos (Birkeland 2015); además, por su cuantioso depósito de carbonato de calcio, funcionan como barreras naturales, las cuales protegen a las costas de diversos impactos inducidos por eventos naturales como huracanes, ciclones y tormentas (Shepard et al. 2010, Tortolero-Langarica 2016).

Los arrecifes de coral están formados principalmente por corales hermatípicos o escleractinios, también llamados corales pétreos (Allemand et al. 2004). Los corales escleractinios son invertebrados marinos bentónicos coloniales de hábitos sésiles pertenecientes al Filo Cnidaria, Clase Anthozoa, Orden Scleractinia; tienen la capacidad de formar esqueletos duros de carbonato de calcio (CaCO<sub>3</sub>) en forma de aragonita (Horta-Puga

y Carricart-Ganivet 1993, Veron 2000, 2011), establecen simbiosis con organismos fotosintéticos de la familia Symbiodiniaceae y son considerados ingenieros ecosistémicos importantes dentro de la fauna marina.

La clave del éxito ecológico de los corales se debe al crecimiento de su esqueleto formado por la acumulación de  $\text{CaCO}_3$  (Lough 2008), sin embargo, para que el esqueleto se desarrolle es importante el crecimiento del tejido vivo que está conformado por pólipos, la unidad básica del Filo, y que para el caso de organismos coloniales del grupo anthozoa se da principalmente por medio de la reproducción asexual (Rendón 2010). Por tal razón, es forzoso que se lleven a cabo ambas partes del crecimiento (Barnes y Lough 1989).

### *1.2 Procesos de destrucción y construcción del esqueleto*

Los arrecifes de coral dependen del balance dinámico entre los procesos de destrucción (bioerosión) y construcción (bioacreción) para la formación de sus esqueletos de  $\text{CaCO}_3$ , promovido por el crecimiento y degradación de las comunidades arrecifales (Morgan 2014; Norzagaray-López et al. 2019).

Dentro de los procesos de remoción de  $\text{CaCO}_3$  de los arrecifes de coral se encuentran la erosión física, originada por el movimiento mecánico relacionado con las corrientes, tormentas y oleaje (Zundelovich et al. 2007); la erosión química, causada principalmente por procesos naturales como la disolución metabólica y ambiental (Kleypas et al. 1999); así como la erosión biológica (bioerosión), provocada por diversos organismos asociados a los arrecifes de coral (Tribollet y Golubic 2011). El proceso de bioerosión induce el debilitamiento de los esqueletos calcáreos de los corales formadores de arrecifes, ocasionado

por las actividad química y mecánica de diversos agentes bióticos, lo que resulta en arena, limo y arcilla que caracterizan a los ambientes arrecifales (Glynn y Manzello 2015).

Para que el desarrollo del esqueleto del coral ocurra, es necesario mantener la producción y degradación de las comunidades ecológicas arrecifales (Norzagaray-López et al. 2019), permitiendo el crecimiento continuo de los organismos calcificadores, los cuales deben mantener las tasas de acreción mayores a las de disolución y bioerosión, promoviendo el crecimiento y mantenimiento del arrecife (Alvarado et al. 2017). En consecuencia, arrecifes de coral sanos (esto es, lograr mantener y acretar en el tiempo), dependen del balance dinámico entre los procesos de destrucción (bioerosión) y construcción (bioacreción) (Norzagaray-López et al., 2019). Sin embargo, en condiciones desfavorables, las tasas de bioerosión pueden rebasar a la de bioacreción (Chave et al. 1972, Londoño-Cruz et al. 2019). Este desequilibrio (condiciones desfavorables) es producido generalmente cuando ocurren eventos que provocan la mortalidad de corales, por ejemplo, las temperaturas extremas, depredación, sedimentación, contaminación, eutrofización y enfermedades de los corales. (Londoño-Cruz et al 2019). Bajo estos escenarios, las estructuras de  $\text{CaCO}_3$  formadas comienzan a ser afectadas directamente por procesos erosivos debilitándolas, promoviendo una reducción de algunas de sus propiedades estructurales (i.e. dureza) y destrucción de sus estructuras. Esto tiene como consecuencia, que las estructuras de corales muertos se encuentran generalmente más expuestos a mayores tasas de bioerosión que corales vivos (Glynn y Manzello 2015).

Por su parte, el proceso de depósito de  $\text{CaCO}_3$  esta mediado principalmente por la calcificación de corales (calcificación primaria) y por otros grupos de organismos calcificadores (calcificación secundaria) (Tribollet y Golubic 2011), los cuales depositan

CaCO<sub>3</sub> en sus esqueletos dándole firmeza y estabilidad al entramado arrecifal formando superficies sólidas para la adecuada estructuración de los arrecifes (Londoño-Cruz et al. 2019).

### *1.3 Proceso de calcificación en corales hermatípicos*

El esqueleto de CaCO<sub>3</sub> de los corales hermatípicos o escleractinios está rodeado por una fina capa de milímetros de grosor (Birkeland 2015), constituida por unidades individuales genéticamente iguales denominados pólipos, los cuales presentan un tejido externo e interno (epitelio oral y aboral), a su vez cada pólipo está ligado por el cenosarco (sistema gastrovascular), separados por un tejido compuesto por una matriz extracelular de colágeno (mesoglea) (Veron 2000) (Fig. 1).

En la gastrodermis de cada pólipo se encuentran organismos simbióticos de la familia Symbiodiniaceae (dinoflagelados), esta familia está constituida por géneros como *Symbiodinium*, *Breviolum*, *Cladocopium*, *Durusdinium*, *Effrenium*, *Fugacium* y *Gerakladium* quienes poseen una gran variedad de especies que tienen el potencial para influir en las tasas de crecimiento, reproducción y sobrevivencia de los corales (LaJeunesse et al. 2010, Walther-Mendoza 2016, LaJeunesse et al. 2018). Estos organismos son comúnmente llamados zooxantelas (Stambler 2011).

Los simbioses proveen a los corales escleractinios de la energía requerida para llevar a cabo sus procesos biológicos y fisiológicos diarios como, por ejemplo, el proceso de calcificación que conlleva un costo energético (Rodríguez-Troncoso y Tortolero-Langarica 2014). Esta energía es aportada por alrededor de un millón de simbioses (superiores a 10<sup>6</sup> cel/cm<sup>2</sup>), que

les proporcionan aproximadamente el 95% de la energía requerida por medio de la fotosíntesis, mediante la cual obtienen hidratos de carbono y lípidos (Van Oppen 2007). Además, les confieren su color característico en función de los pigmentos fotosintéticos como la clorofila “a” y otros pigmentos accesorios que poseen las microalgas (Gattuso et al. 1999, Furla et al. 2005, Rodríguez-Troncoso y Tortolero-Langarica 2014, Stambler 2011).

El proceso de calcificación se lleva a cabo mediante la acción de células especializadas dentro del ectodermo aboral calcoblástico, denominado calcodermis que se encuentra directamente encima del esqueleto, en donde el medio extracelular calcificante (MEC) funciona como sitio de nucleación y precipitación de cristales de aragonita (Tambutté et al. 2007). El MEC se ubica en el interfaz entre las células calcificantes y el esqueleto (Gattuso et al. 1999, Barott et al. 2020), contiene un fluido alcalino y altas concentraciones de carbono inorgánico e iones de ( $\text{Ca}^{2+}$ ). En el MEC es donde se inicia el bombeo de los iones de calcio y como resultado se obtiene un estado de saturación de aragonita ( $\Omega_{\text{arg}}$ ) hiper-saturado que promueve la biomineralización del esqueleto (Venn et al. 2011, Barott et al. 2020). Asociado al proceso antes mencionado, la anhidrasa carbónica (AC) y la matriz orgánica, son elementos claves para el proceso de formación de cristales; la enzima AC contribuye en el abastecimiento de carbono inorgánico disuelto (CID) en el sitio de calcificación catalizando el  $\text{CO}_2$ -metabólico para formar ácido carbónico ( $\text{H}_2\text{CO}_3^-$ ), el cual al ionizarse forma hidrógeno ( $\text{H}^+$ ) y bicarbonato ( $\text{HCO}_3^-$ ) los cuales forman parte de la materia prima para la calcificación (Allemand et al. 2004, Furla et al. 2005, Allemand et al. 2011). Así mismo, la estructura de la matriz orgánica le confiere al esqueleto estructura y soporte, conectando al esqueleto y el organismo (Wainwright 1963); además, funciona como mecanismo de control para regular el inicio e inhibición del transporte del  $\text{Ca}^+$  en todo el proceso de calcificación (Cohen y McConaughy 2003, Allemand et al. 2004) (Fig. 2). En esta etapa es donde se forman

cristales de aragonita que se caracterizan por generar múltiples arreglos en el esqueleto que determinan su densidad, a esta etapa se le conoce como la precursora de la calcificación (Fine 2007, Sevilgen et al. 2019).

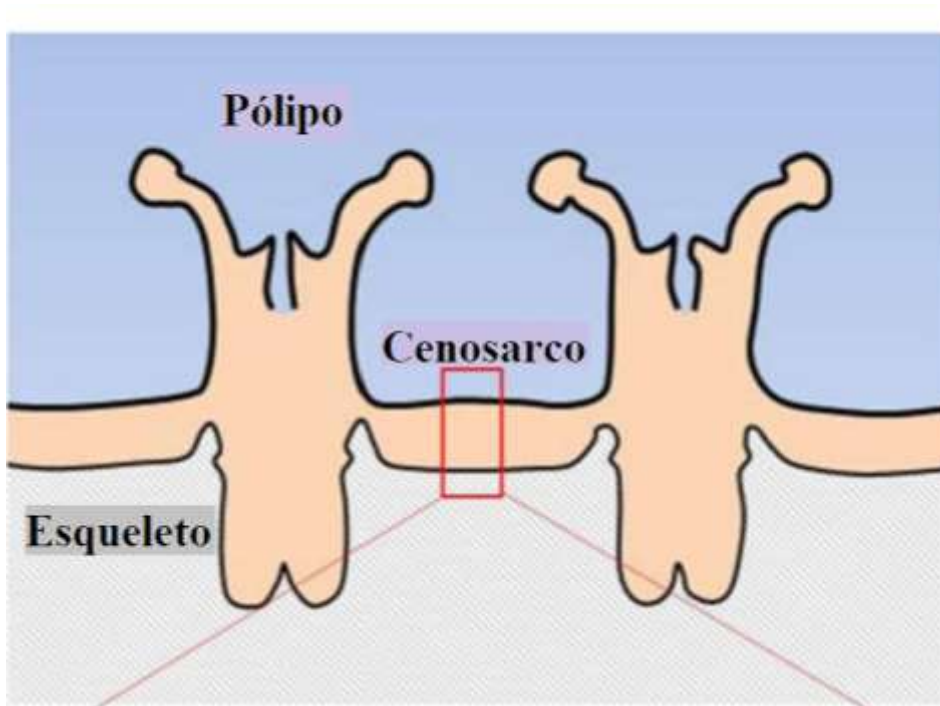


Figura 1. Esquema del esqueleto de  $\text{CaCO}_3$  de los corales hermatípicos o escleractinios, constituida por unidades individuales genéticamente iguales denominados pólipos, a su vez cada pólipo está ligado por el cenosarco (sistema gastrovascular), separados por un tejido compuesto por una matriz extracelular de colágeno (mesoglea) (Veron 2000). Modificado de Toubner et al. (2019).

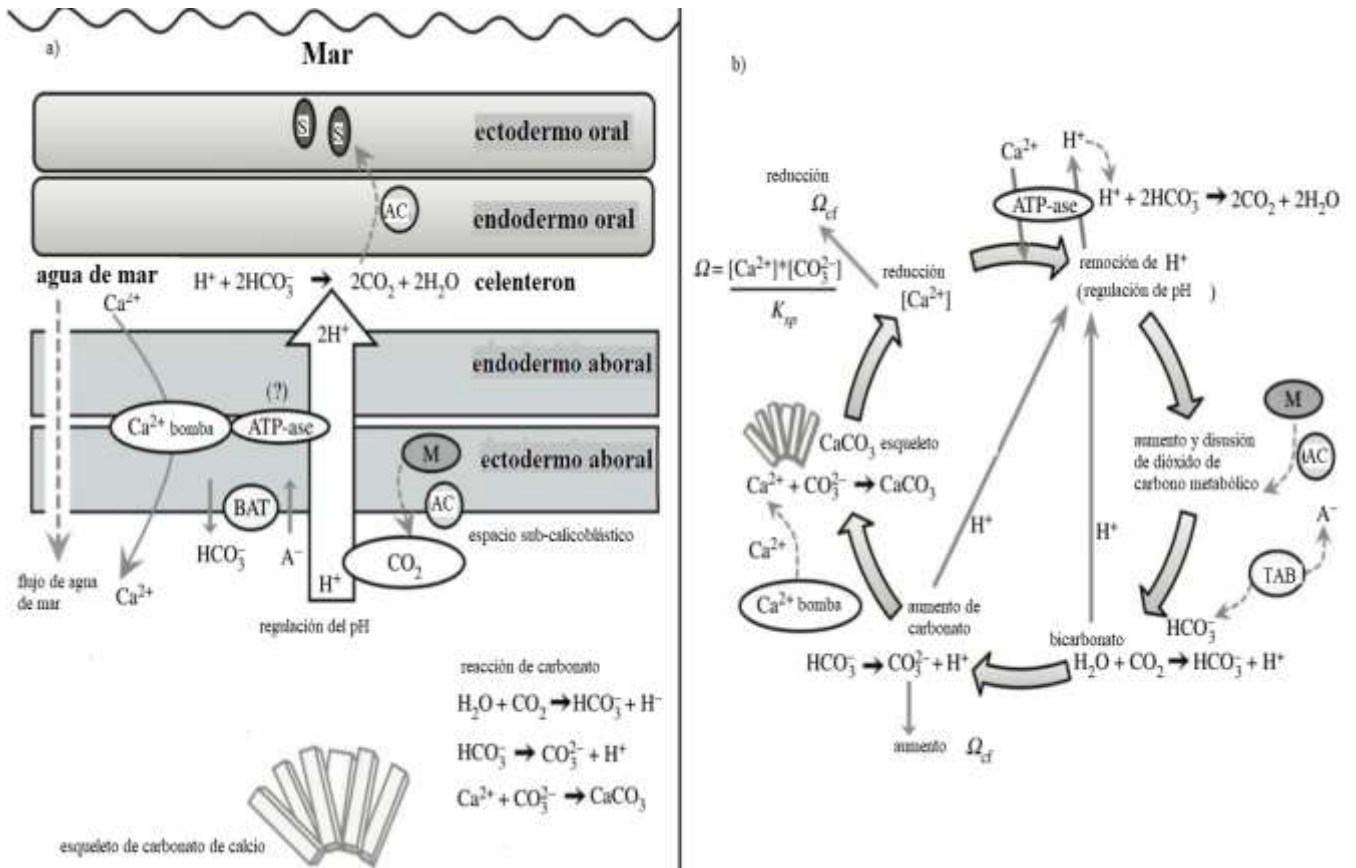


Figura 2. Representación esquemática del (a) mecanismo de calcificación de los corales y (b) el proceso de calcificación. Los corales hermatípicos forman sus esqueletos de carbonato cálcico dentro de un fluido calcificador extracelular situado entre las células subcalicoblásticas y el esqueleto con el fluido suministrado por el agua de mar. El aumento del pH de los corales se produce por el bombeo de  $H^+$  fuera del fluido calcificante, incitando la difusión del  $CO_2$  metabólico desde las mitocondrias (M) hacia el fluido calcificante. El  $CO_2$  se convierte en bicarbonato gracias a la anhidrasa carbónica (AC) produciendo  $H^+$  adicional, y también se produce un transporte activo mediante transportadores de bicarbonato (TAB). El  $CO_2$  metabólico se suministra a los simbiontes (S). El aumento del pH desplaza el equilibrio del carbono inorgánico a favor del carbonato  $CO_3^{2-}$  en relación con el bicarbonato  $HCO_3^-$ , produciendo  $H^+$  adicional. Se produce la calcificación y el  $Ca^{2+}$  se agota en el fluido de calcificación, provocando una disminución del  $\Omega_d$ . Múltiples mecanismos de transporte de calcio (por ejemplo, la Ca-ATPasa, los canales de Ca y el intercambio  $Ca^{2+}/Na^+$ ), combinados con la renovación del agua de mar, para volver a suministrar  $Ca^{2+}$  para la calcificación. Modificado de Ross et al. (2018).

#### 1.4 Bandas de crecimiento

Como resultado de la precipitación continua de cristales de carbonato de calcio a lo largo del año y a las fluctuaciones anuales de temperatura en el océano, se generan patrones de bandas de crecimiento de distinta densidad (Dullo 2005, Wooldridge 2013). En los corales hermatípicos, estas bandas de alta y baja densidad representan los periodos de mayor y menor calcificación (Knutson et al. 1972), donde cada banda representa una temporada de crecimiento, cada temporada representa las temporadas cálidas y frías y un par de bandas representan un año de crecimiento (Barnes y Lough 1993).

Los corales del género *Porites* poseen esqueletos porosos por lo cual, la capa de tejido coralino penetra en el esqueleto que previamente fue formado, por tal razón existe un desajuste entre el tiempo real y aparente en la formación de la banda de alta densidad que depende estrechamente de la tasa de extensión y el grosor de la capa del tejido (Carricart-Ganivet et al. 2013). Como consecuencia existe una diferencia media de 3 meses y un rango de 1 a 8 meses en la formación de la banda de alta densidad (Barnes y Lough 1993).

Este patrón de bandeo permite identificar tres características esclerocronológicas: densidad del esqueleto ( $\text{gCaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$ ) da a conocer información histórica sobre la densidad media anual del esqueleto, tasa de extensión anual o tasa de crecimiento lineal ( $\text{cm año}^{-1}$ ) y la tasa de calcificación anual o tasa de depósito de carbonato cálcico ( $\text{gCaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) la cual durante las condiciones óptimas para la acumulación de  $\text{CaCO}_3$  se espera sea alta (Carricart-Ganivet et al. 2000, 2013).

Esta información permite cuantificar la rapidez en que los esqueletos están creciendo y cuáles son las variables ambientales que controlan este proceso (Barnes y Lough, 2000, DeCarlo y Cohen 2017). Debido a que el crecimiento anual de las colonias coralinas está fuertemente relacionado con el entorno físico y químico donde se distribuyen y desarrollan (Wells 1963,



Lough y Barnes. 2000, Cooper et al. 2008), la información obtenida de las bandas de crecimiento permite hacer una posible interpretación de las condiciones ambientales pasadas y predecir posibles cambios en el futuro gracias a la marcada temporalidad en su crecimiento (Riebeek 2005).

### *1.5 Variables relacionadas con el crecimiento del esqueleto en Porites*

Se conoce que los ecosistemas marinos y las especies que habitan en ellos han respondido a las variaciones y cambios en su entorno a lo largo de su historia evolutiva (Root et al. 2003). Actualmente, se sabe que los procesos fisiológicos de fotosíntesis y calcificación se ven afectados por variables ambientales, principalmente por la temperatura de la superficie del mar (TSM), luz, concentración de nutrientes, sedimentación, profundidad, salinidad, pH y el estado de saturación de aragonita (Kleypas et al. 1999, Crabbe et al. 2010). Estas variables tienden a modificarse por procesos hidrometeorológicos ocurriendo a escalas espacio - temporales abarcando entre micro y macro-escala (Hubbard 2015). Las anomalías, por ejemplo, en temperatura, ocasionalmente pueden rebasar el umbral de tolerancia de los corales de manera que impiden que realicen adecuadamente sus procesos fisiológicos (Davin y Brannet 2010).

Los corales masivos, como los pertenecientes al género *Porites*, se utilizan habitualmente para hacer mediciones sobre los cambios que experimentan a largo plazo en los parámetros de crecimiento en respuesta a las condiciones ambientales cambiantes (Pratchett et al. 2015). Por su capacidad amplia de adaptación, sensibilidad e historia térmica que puede experimentar *Porites* a lo largo de su rango de distribución (Carricart-Ganivet et al. 2012),

este género es considerado como altamente resistente y dominante en los arrecifes de coral en el océano Pacífico (Edmunds 2014).

## 2. Antecedentes

Se sabe que la temperatura de la superficie del mar (TSM) es una variable que influye en la capacidad para formar bandas de crecimiento en el esqueleto de los corales hermatípicos (Lough y Barnes 2000, Carricart-Ganivet 2007), y que la precipitación (o depósito) de las bandas de crecimiento puede relacionarse al aumento de la TSM siempre y cuando esta no exceda el umbral térmico de las especies (Sheppard et al. 2017), en cuyo caso el aumento extremo en la TSM puede ser perjudicial para el crecimiento coralino (Hoegh-Guldberg 1999). Durante las últimas décadas se ha registrado un aumento de  $0.07 - 0.5$  °C de temperatura en arrecifes de coral de todo el mundo, especialmente en el hemisferio norte (Strong et al. 2000, Fitt et al. 2001), en donde a causa de la elevación de la temperatura, se ha calculado un 4% de incremento en la tasa de extensión lineal de los corales formadores de arrecifes (Cooper et al. 2012). Caso contrario a lo que se ha observado en arrecifes localizados en la zona tropical, en donde se ha reconocido una disminución del 14% en su crecimiento (De'ath et al. 2009). Estos cambios de temperatura pueden parecer pequeños, pero en realidad son muy significativos para los corales formadores de arrecifes (Fitt et al. 2001), debido a que los corales son organismos estenotolerantes que se encuentran confinados a una variación relativamente estrecha de condiciones ambientales, y que responden de manera diferencial a los cambios en el ambiente (Cabral-Tena et al. 2018). De forma tal que, si los corales viven fuera de sus límites de tolerancia, se pone en riesgo su capacidad para calcificar con lo que se amenaza su supervivencia (Wild et al. 2011).

En virtud de lo anterior, se han realizado estudios con el propósito de entender el comportamiento del crecimiento coralino ante las variaciones en el ambiente a lo largo de gradientes temporales, latitudinales y longitudinales. Por ejemplo, Isdale (1983) reportó que, en la Gran Barrera de Coral, la extensión esqueletal anual fue significativamente mayor en latitudes altas en comparación a latitudes menores, caso contrario a lo reportado en el archipiélago de Hawái, donde diversos autores observaron que en varias poblaciones de corales de la especie *Porites lobata*, la tasa de extensión y calcificación disminuyó significativamente con el incremento de la latitud de 19° a 29°N (Grigg 1997 en Lough y Barnes 2000). Carricart-Ganivet et al. (1994) por su parte, reportaron que la tasa de crecimiento de *Orbicella annularis* en el Golfo de México resultó ser similar a las registradas en la misma especie y a la misma profundidad para otras localidades del Atlántico, pese a que esta especie registra diferentes tasas y formas de crecimiento dependiendo de la profundidad (debido principalmente a la disminución de la intensidad luminosa) y de la posición latitudinal. Por otra parte, existen registros que indican que la tasa de crecimiento en el Pacífico mexicano ha tenido un incremento sustancial (Medellín-Maldonado et al. 2016), sin embargo, en un trabajo realizado por Norzagaray-López et al. (2015), en el golfo de California e Islas Marietas, observaron que en tres poblaciones de *Porites panamensis*, las tasas medias de la calcificación y TSM mostraron una relación negativa a lo largo del gradiente latitudinal, mientras que las tasas de calcificación y TSM se relacionaron positivamente en cada uno de los sitios de estudio. Por otra parte, se ha reportado que la densidad, extensión y calcificación anual aumenta conforme se incrementa la distancia a la línea de costa, debido a la variación en la TSM y a la exposición a cantidades mayores de nutrientes que reducen la cantidad de luz incidente en las aguas costeras que podrían estar inhibiendo la calcificación (Grigg. 1997 en Lough y Barnes. 2000); aunque el patrón opuesto

ha sido también observado conforme aumenta la distancia respecto a la costa (Isdale 1983, Risk y Sammarco 1991; Lough y Barnes 1992). El estudio realizado por De'ath et al. (2009), demostró que los corales masivos del género *Porites* localizados en la Gran Barrera de Arrecifes experimentaron una reducción en el crecimiento y la calcificación a un ritmo sin precedentes, mostrando una disminución del 14.2% desde 1990, a causa de la reducción de la tasa de extensión de 13.3%; mientras que Razak et al. (2020), para corales procedentes del mismo lugar, observaron que la densidad esquelética en *Porites* mostró una respuesta significativa no lineal respecto al aumento de la TSM mostrando una reducción temporal; mientras que la tasa de extensión y calcificación no mostraron cambios significativos. Por su parte, Tortolero-Langarica et al. (2017) observaron que en el Pacífico central mexicano, la densidad del esqueleto de *P. panamensis* no mostró una relación significativa respecto al aumento de la TSM, mientras que la tasa de extensión tampoco mostró una relación significativa con la TSM coincidiendo con lo estimado por Lough (2008), para el género *Porites* en la gran barrera arrecifal. Sin embargo, Medellín-Maldonado et al. (2016), reportaron una relación positiva entre la densidad del esqueleto con la TSM en especies de corales de crecimiento masivo del género *Porites* en el golfo de Tehuantepec. En general, los resultados anteriores sugieren que una colonia de coral, aun siendo de la misma especie, responde de manera diferencial a las características ambientales locales y en función de su historia de vida (Lough y Cooper 2011).

### 3. Justificación

A la fecha, existen numerosos estudios realizados en corales del género *Porites* respecto a las respuestas de las características esclerocronológicas con relación a diferentes variables

ambientales en el Indo Pacífico (Cooper et al. 2008), aunque escasamente en el Pacífico mexicano para la especie *Porites panamensis* (Norzagaray-López et al 2015, Medellín-Maldonado et al. 2016, Tortolero-Langarica et al.2017, Cabral-Tena et al. 2018;). En estos, se ha demostrado que uno de los factores más importantes que contribuyen a la modificación de las variables esclerocronológicas es el cambio en la TSM (Lough et al. 2018). A pesar de la existencia de una gran cantidad de investigaciones relacionadas con los parámetros de crecimiento en corales hermatípicos de la región, pocos se han enfocado en estudiar la relación existente entre las características esclerocronológicas y las variables ambientales como controladores de los parámetros de crecimiento coralino en el Pacífico oriental o en porciones significativas de éste (Norzagaray-López et al. 2015).

Por tal razón, este estudio busca comprender cómo *P. panamensis* responde a las variaciones ambientales locales y a lo largo de un gradiente espacial y temporal en sus características esclerocronológicas con el fin de conocer los estresores del proceso de calcificación de esta especie en el Pacífico mexicano. El estudio, además de permitir identificar los forzamientos ambientales a varias escalas espaciales, permitirá identificar los umbrales de respuesta del proceso de calcificación de *P. panamensis* a lo largo del Pacífico mexicano, así como predecir el provenir de la persistencia de los arrecifes en la región. Adicionalmente este trabajo contribuirá a la generación de conocimiento respecto a la sensibilidad de los corales del género *Porites* a las variables ambientales, geográficas y temporales expuestos en este estudio para la modelación de escenarios futuros de cambio climático global en diferentes regiones. Lo anterior cobra relevancia en el contexto del diseño e implementación de políticas públicas orientadas a mitigar las futuras consecuencias del cambio climático en el desarrollo económico en las regiones que dependen de los servicios ecosistémicos proporcionados por los arrecifes de coral.

#### 4. Hipótesis

Si se considera que el crecimiento coralino está relacionado con las condiciones ambientales de donde se desarrollan los corales, entonces las variaciones ambientales en un gradiente espacial y temporal influirán diferencialmente a escala regional y local en las características esclerocronológicas de *P. panamensis* en el Pacífico mexicano. Esperando que las colonias de coral que se localizan en latitudes altas experimenten mayor estrés ambiental a diferencia de las colonias de latitudes bajas y como consecuencia de tal estrés, rebasen su umbral de tolerancia ambiental.

#### 5. Objetivo

##### *5.1 Objetivo general*

Evaluar cómo las características esclerocronológicas de *P. panamensis* (densidad esquelética, tasa de extensión y tasa de calcificación) responden a un gradiente espacio-temporal (tiempo latitud y longitud) y ambiental (TSM, Chla, PAR y Kd490) en el Pacífico mexicano.

##### *5.2 Objetivos particulares*

- 1.- Evaluar la variación de las características esclerocronológicas de *P. panamensis* para cada temporada de crecimiento en función del tiempo a nivel local y regional.
- 2.- Identificar las posibles diferencias entre las tendencias de las características esclerocronológicas para cada temporada de crecimiento en función del tiempo a nivel local y regional.

3.- Evaluar las relaciones espacio temporales entre las variables ambientales y las características esclerocronológicas de *P. panamensis* para cada temporada de crecimiento a nivel local y regional.

4.- Identificar los umbrales del proceso de calcificación del coral *P. panamensis* en respuesta a variables ambientales a nivel local.

## 6. Metodología

### 6.1 Área de estudio

Se seleccionaron siete sitios de estudio con presencia de arrecifes de coral en el Pacífico mexicano. Estos sitios abarcan un gradiente latitudinal desde el Golfo de California, pasando por la porción central y sur del Pacífico mexicano (Fig. 1).

El Pacífico mexicano comprende desde la costa continental de Baja California, Golfo de California extendiéndose hacia el sureste, desde el sur de Sinaloa hasta el estado de Chiapas, a lo largo de una distancia de casi 2,000 km (Aguirre 2002). En esta región las corrientes superficiales oceánicas más importantes son la Corriente de California, Corriente Ecuatorial del Norte, Contracorriente Ecuatorial del Norte, Corriente Ecuatorial del Sur y Corriente de Costa Rica (López-Calderón et al. 2006).

En el Golfo de California, donde se ubican los sitios Bahía de Los Ángeles (B.C.), Bahía Concepción (B.C.S), La Paz (B.C.S) y Cabo Pulmo (B.C.S), las corrientes que tienen mayor influencia son el Sistema de Corrientes de California que está conformado por la Corriente de California (con dirección al ecuador), la Corriente Costera Superficial Estacional y la Contracorriente Sub-Superficial (con dirección al norte) (Lynn y Simpson. 1987) y la

Corriente Ecuatorial que forman parte de los giros Nor-ecuatorial y Sur-ecuatorial respectivamente (Moreno-Hernández. 2016). La Corriente de California se caracteriza por ser superficial y por transportar agua de baja temperatura (Moreno-Hernández. 2016); la Corriente Costera Superficial Estacional se caracteriza por fluir hacia el ecuador en primavera y verano en la región de California y la parte norte de la península de Baja California e invertirse en otoño e invierno cerca de la costa (Lynn y Simpson 1987); la Contracorriente Sub-Superficial, se caracteriza por tener una circulación a una profundidad de 200 m, por acarrear agua ecuatorial (Durazo y Baumgartner 2002) y por mantener dirección hacia el norte la mayor parte del año (Barton y Argote 1980); la Corriente Nor-Ecuatorial se caracteriza por ser una corriente cálida que fluye de Este a Oeste entre los paralelos 10° norte y 20° norte (Moreno-Hernández. 2016). Sin embargo, la parte central del Golfo de California, el sistema de corrientes de la región antes descrito no forma parte de las corrientes en esta región, sino que son influenciadas por corrientes de marea, es decir, que la circulación en esta zona es determinada por el forzamiento del viento (Castro et al. 2020; Kessler 2006; Álvarez-Borrego 2007).

El Pacífico central, donde se localiza la zona de transición entre el Golfo de California y el Pacífico central, se encuentran los sitios Isla Isabel (Nay) y Bahía de Banderas (Jal) en esta zona convergen aguas de origen subártico acarreadas por ramificaciones de la corriente de California, aguas superficiales ecuatoriales traídas por la Corriente Costera Mexicana (López-Calderón et al. 2006) que abarca desde el golfo de Tehuantepec hasta la entrada al Golfo de California, y por ondas ecuatoriales costeras de Kelvin que se intensifican durante El Niño (Lavín et al. 2006, Zamudio et al. 2007).

En la zona Sur del Pacífico Mexicano se ubica el sitio La Entrega (Oax), localizada en el extremo occidental del Golfo de Tehuantepec, se caracteriza por su alto dinamismo entre los



diversos procesos locales y regionales que modifican las condiciones de las costas de Oaxaca a lo largo de un ciclo anual (Paz et al. 2015); estos procesos son influenciados por la circulación oceánica que está controlada por eventos conocidos como Nortes o vientos Tehuanos (Velázquez-Muñoz et al. 2011), y es durante estos eventos estacionales cuando se generan remolinos de mesoescala que producen el ascenso de agua sub-superficial (masa común en toda la región del Pacífico mexicano) (Kessler 2006, Chapa-Balcorta et al. 2016), agua fría rica en nutrientes, lo cual provoca un aumento en la concentración de clorofila *a* (Müller-Karger y Fuentes-Yaco 2000, McClain et al. 2002, González-Silvera et al. 2004). En general, las variaciones estacionales y anuales de las corrientes oceánicas, además de los procesos a mesoescala que influyen el Pacífico mexicano, tienen un papel fundamental en los cambios en la temperatura, en las concentraciones de nutrientes, en los valores de pH y  $\Omega_{arg}$ , entre muchos otros, lo que históricamente ha limitado el desarrollo de los arrecifes en la región (Enochs et al. 2017, Fiedler y Lavin 2017). No obstante, crecimiento de relevancia en corales formadores de arrecifes se observa en ciertas zonas de los estados de Baja California Sur, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero y Oaxaca, en donde se desarrollan comunidades coralinas y arrecifes estructuralmente simples y constituidos por pocas especies de los géneros *Pocillopora*, *Porites* y *Pavona* (Reyes-Bonilla y López-Pérez 2009, López-Pérez et al. 2012, Glynn et al. 2017, Stranges et al. 2019).

## 6.2 Obtención de muestras

Se recolectaron fragmentos de colonias de corales hermatípicos de la especie *Porites panamensis* en siete sitios a lo largo de PM, cuatro en el Golfo de California (Bahía de los Ángeles, Bahía Concepción, Bahía de la Paz, Cabo Pulmo), dos en la zona de transición (Isla

Isabel, Bahía de Banderas) y uno en el Pacífico tropical mexicano (La Entrega) (Fig. 3, Tabla 1), los cuales experimentan condiciones oceanográficas contrastantes y, por consiguiente, ideales para identificar los forzamientos ambientales que experimentan los corales de la región.

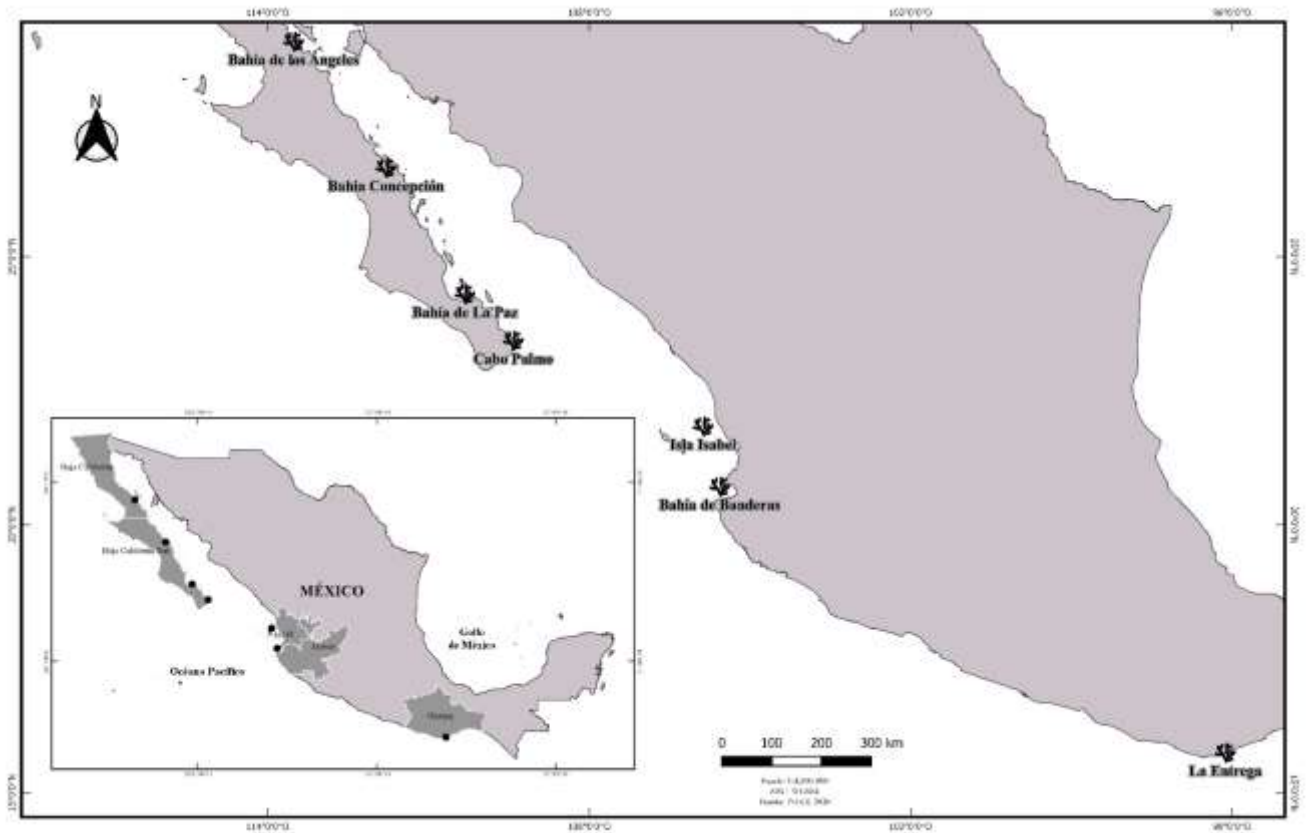


Figura 3. Sitios de recolecta de *Porites panamensis* en el Golfo de California y Pacífico mexicano.

Tabla 1. Sitios de recolecta de *Porites panamensis* en el Golfo de California y Pacífico mexicano.

Localidad	Coordenadas	Tiempo registro
Bahía de Los Ángeles	29° 0' 36.533" N 113° 31' 18.822" W	1989-2010
Bahía Concepción	26° 39' 17.467" N 111° 48' 0.209" W	1995-2010
Bahía de La Paz	24° 17' 59.986" N 110° 19' 33.431" W	1998-2010
Cabo Pulmo	23° 26' 3.026" N 109° 25' 21.907" W	2003-2008
Isla Isabel	21° 50' 1.730" N 105° 52' 38.478" W	2004-2013
Bahía de Banderas	20° 42' 41.573" N 105° 33' 56.056" W	2005-2012
La Entrega	15° 44' 56.515" N 96° 7' 37.362" W	2007-2013

### 6.3 Características esclerocronológicas

Los datos de crecimiento de las colonias de corales masivos de *P. panamensis* fueron obtenidos a partir de lajas (7-8 mm de espesor) de colonias provenientes del eje de crecimiento principal de los corales, utilizando una sierra eléctrica de alta velocidad equipada con una cuchilla con punta de diamante (Cabral-Tena et al. 2016). Las lajas fueron lavadas y secadas al sol por 24 horas (Medellín-Maldonado et al. 2016).

Las lajas fueron sometidas a rayos X con el fin de obtener una radiografía mediante un mamógrafo digital (Senograph 600T Senix HF, Waukesha), con una densidad de WI a 34-40 kVp, una exposición de 60 s y a una distancia focal de 45 cm (Medellín-Maldonado et al. 2016). Se empleó un estándar de aragonita para cada exposición, el cual se obtuvo de la concha de *Tridacna máxima*, que está constituido por 8 bloques de grosor y densidad conocida (2.83 g CaCO<sub>3</sub> m<sup>-3</sup>). Las imágenes obtenidas de las bandas de crecimiento coralino fueron analizadas mediante el uso del software Image J v. 1.44 (<https://imagej.nih.gov/ij/>) (Medellín-Maldonado et al. 2016).

Una vez que se definieron las bandas de crecimiento de alta y baja densidad, se calcularon las tasas de crecimiento, densidad y calcificación a partir de los perfiles de densidad esquelética de los corales utilizando el método de densitometría óptica propuesto por Carricart-Ganivet y Barnes (2007). La tasa de extensión anual se calculó como la distancia lineal entre el mínimo de densidad y el máximo de densidad de las dos bandas de crecimiento ( $\text{cm año}^{-1}$ ). La densidad media anual se estimó como el promedio entre la densidad máxima y mínima adyacente entre las bandas de crecimiento ( $\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$ ), mientras que la tasa de calcificación anual ( $\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) se definió mediante el producto de la tasa de extensión anual lineal y la densidad anual (Rezak et al. 2020).

Adicionalmente, se estimó la tasa de calcificación semestral considerando que un año de crecimiento coralino está formado por un par de bandas de alta y baja densidad (máximo y mínimo). Se calcularon los valores de crecimiento semestral de cada banda por separado, la cual consiste en calcular la distancia lineal de cada banda; el cálculo de la densidad semestral promedio se estimó a partir del promedio entre la densidad máxima y mínima de cada banda de crecimiento de manera independiente; finalmente, se estimó la tasa de calcificación semestral mediante el cálculo entre el producto de la extensión lineal y la densidad promedio semestrales (Medellín-Maldonado et al. 2016).

#### *6.4 Variables ambientales*

Se seleccionaron las siguientes variables ambientales: temperatura, concentración de clorofila, radiación fotosintéticamente activa y coeficiente de atenuación difusa, consideradas como las variables de mayor influencia en los procesos de la calcificación de

los corales hermatípicos del Pacífico mexicano (Lough y Barnes 2000; Allemand et al. 2011; Razak et al. 2020).

La temperatura de la superficie del mar (TSM) es un indicador ambiental altamente influenciado por las corrientes marinas, surgencias, precipitación, dinámica de la capa de mezcla, intensidad de los vientos superficiales y la radiación solar (Bernal et al. 2006). La TSM es de relevancia por estar relacionada con aspectos físicos y biológicos, tales como ciclos de vida, reproducción, metabolismo y en general con estrés en organismos marinos. La clorofila a (Chla) es el principal pigmento responsable de la fotosíntesis (Bastidas et al., 2006), la Chla se estima a partir de las características espectrales en la parte visible del espectro de luz y se utiliza como proxy de densidad fitoplanctónica desde plataformas satelitales (Bastidas et al. 2006); adicionalmente, se ha utilizado con frecuencia como un indicador de la calidad del agua en arrecifes de coral (Hunter y Evans. 1995, Coles y Ruddy 1995, Otero y Carbery 2005), por ser afín con la turbidez se relaciona inversamente al crecimiento de los corales escleractinios (Carricart-Ganivet y Merino 2001). La radiación fotosintéticamente activa (PAR) representa las longitudes de onda útiles para la fotosíntesis, constituye del 44% de la radiación de onda corta (Edding et al. 2006), comprende una longitud de onda entre 0.40 y 0.70  $\mu\text{m}$  y es importante para medir la energía en diversos procesos biológicos como la fotosíntesis que está regulada por los pigmentos del cloroplasto (Grossi y Gallegos 2003, 2004, Righini et al. 2005). Finalmente, el coeficiente de atenuación difusa ( $K_d490$ ) se define como el rango dentro del cual la luz a una longitud de onda de 490 nm es atenuada con la profundidad; se utiliza para estimar la turbidez o claridad del agua mediante la medición de la capacidad de penetración de la radiación solar incidente en ella (Moreira et al. 2009), por lo que tiene efecto, al limitar la fotosíntesis (Ji 2008, Alle-Pombrol

2017), en la distribución vertical de las comunidades fitoplanctónicas y bentónicas (Palazov 2004).

Se obtuvieron promedios mensuales de las variables ambientales para cada localidad de estudio, a partir de imágenes satelitales para generar series de tiempo mensuales a 4 km de resolución para cada variable ambiental. Para la TSM se generaron series de tiempo de temperaturas tomadas de día a 11 micras a partir de los sensores MODIS Terra (febrero 2000 a diciembre 2018, MODIST\_v2014.0), MODIS Aqua (julio 2002 a diciembre 2018, MODISA\_v2014.0) y VIIRS Suomi-NPP (enero 2012 a diciembre de 2018, VIIRS\_v2016.0). Mientras que para Chla, PAR y Kd490 se emplearon imágenes provenientes de los sensores CZCS (noviembre 1978 a junio 1986, CZCS-v2014.0), SeaWiFS (septiembre 1997 a diciembre 2010, SeaWiFS\_v2010.0), MERIS (abril 2002 a marzo 2012, MERIS\_R3), MODIS Terra (febrero 2000 a diciembre 2018, MODIST\_v2014.0), MODIS Aqua (julio 2002 a diciembre 2018, MODISA\_v2014.0) y VIIRS Suomi-NPP (enero 2012 a diciembre de 2018, VIIRS\_v2016.0). Las imágenes procesadas se obtuvieron mediante el programa SEADAS versión 7, las imágenes obtenidas a 1 km de resolución fueron transformadas y recalculadas a 4 km siguiendo los criterios de Kahru et al. (2015). Debido a que para algunas variables no se contaba con series de tiempo completas respecto a las series de tiempo de densidad, extensión y calcificación de corales, se utilizaron modelos de regresión lineal simple como método para inferir datos faltantes en las variables independientes (Salgado y Ocampo 2018). Una vez que las series de tiempo de las variables independientes estuvieron completas, se procedió a recalcular valores estacionales para cada localidad/variable.

Considerando los numerosos estudios que indican que las bandas de alta y baja densidad en corales de distintos taxa y recolectados en varios sitios, se depositan durante las temporadas cálidas y frías (Cruz-Piñon et al. 2003, DeCarlo y Cohen 2017, Reed et al. 2019, Brachert et al. 2020), se procedió a estimar las anomalías térmicas mensuales para cada localidad a partir de lo cual se determinó que tiempos (meses) corresponden a temporadas frías (anomalías negativas, alta densidad) y cálidas (anomalías positivas, baja densidad) para cada año de crecimiento coralino registrado en cada localidad. Estos resultados se emplearon para definir la estacionalidad para el resto de las variables ambientales (Chl, PAR y Kd490) (Tabla 2, 3)

Tabla 2. Promedios anuales ( $\pm$ SD) de las variables ambientales por temporada para cada sitio.

Sitio/periodo	N	TSM (°C)			Chl a (mgm-3)			PAR (mmol m-2 s-1)			Kd490 (m-1)		
		Alta	Baja	Anual	Alta	Baja	Anual	Alta	Baja	anual	Alta	Baja	Anual
Bahía de Los Ángeles													
1989-2010	21	26.43 $\pm$ 0.42	19.28 $\pm$ 0.38	22.86 $\pm$ 0.31	1.93 $\pm$ 0.29	2.15 $\pm$ 0.41	2.04 $\pm$ 0.29	49.05 $\pm$ 0.55	42.04 $\pm$ 0.66	45.54 $\pm$ 0.44	0.11 $\pm$ 0.04	0.11 $\pm$ 0.05	0.11 $\pm$ 0.04
Bahía Concepción													
1995-2010	15	27.42 $\pm$ 1.20	22.16 $\pm$ 1.37	24.79 $\pm$ 1.21	2.97 $\pm$ 1.04	3.52 $\pm$ 0.94	3.24 $\pm$ 0.85	48.71 $\pm$ 1.61	44.14 $\pm$ 2.03	46.43 $\pm$ 0.93	0.25 $\pm$ 0.04	0.26 $\pm$ 0.04	0.29 $\pm$ 0.04
La Paz													
1998-2010	12	27.22 $\pm$ 0.90	22.50 $\pm$ 0.92	25.00 $\pm$ 0.45	0.88 $\pm$ 0.45	1.36 $\pm$ 0.43	1.12 $\pm$ 0.34	50.06 $\pm$ 0.68	45.14 $\pm$ 0.49	47.60 $\pm$ 0.49	0.09 $\pm$ 0.03	0.12 $\pm$ 0.03	0.11 $\pm$ 0.02
Cabo Pulmo													
2003-2008	5	28.76 $\pm$ 0.52	23.92 $\pm$ 0.55	26.34 $\pm$ 0.35	0.30 $\pm$ 0.08	0.73 $\pm$ 0.20	0.52 $\pm$ 0.13	40.45 $\pm$ 0.78	34.84 $\pm$ 1.11	37.08 $\pm$ 0.70	0.05 $\pm$ 0.007	0.08 $\pm$ 0.01	0.07 $\pm$ 0.009
Isla Isabel													
2004-2013	9	29.07 $\pm$ 1.04	25.17 $\pm$ 0.51	26.78 $\pm$ 0.53	0.57 $\pm$ 0.16	0.97 $\pm$ 0.69	0.77 $\pm$ 0.36	40.13 $\pm$ 1.54	35.42 $\pm$ 1.28	37.39 $\pm$ 1.38	0.07 $\pm$ 0.01	0.10 $\pm$ 0.04	0.09 $\pm$ 0.02
Bahía de Banderas													
2005-2012	7	29.38 $\pm$ 0.72	25.39 $\pm$ 0.86	27.19 $\pm$ 0.57	2.09 $\pm$ 0.88	4.64 $\pm$ 1.27	3.36 $\pm$ 0.70	41.39 $\pm$ 0.74	37.03 $\pm$ 1.62	38.92 $\pm$ 1.12	0.18 $\pm$ 0.05	0.37 $\pm$ 0.11	0.28 $\pm$ 0.05
La Entrega													
2007-2013	6	29.51 $\pm$ 0.19	27.47 $\pm$ 0.33	28.33 $\pm$ 0.25	0.94 $\pm$ 0.34	2.59 $\pm$ 0.40	1.77 $\pm$ 0.06	42.91 $\pm$ 1.51	42.53 $\pm$ 0.64	42.65 $\pm$ 0.83	0.10 $\pm$ 0.02	0.21 $\pm$ 0.02	0.15 $\pm$ 0.002

Tabla 3. Valores de crecimiento promedio ( $\pm$ SD) del coral *Porites panamensis* por temporada para cada sitio.

	N	Densidad esquelética (g CaCO <sub>3</sub> cm <sup>-3</sup> )			Tasa de extensión (cm año <sup>-1</sup> )			Tasa de Calcificación (g CaCO <sub>3</sub> cm <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )		
		Alta	Baja	Anual	Alta	Baja	Anual	Alta	Baja	Anual
Bahía de Los Ángeles 1989-2010	21	0.92 ± 0.02	0.91 ± 0.01	0.91 ± 0.01	0.21 ± 0.06	0.27 ± 0.08	0.49 ± 0.13	0.20 ± 0.06	0.25 ± 0.07	0.45 ± 0.12
Bahía Concepción 1995-2010	15	1.00 ± 0.07	0.99 ± 0.07	0.99 ± 0.07	0.16 ± 0.03	0.20 ± 0.04	0.36 ± 0.06	0.16 ± 0.03	0.20 ± 0.04	0.36 ± 0.07
La Paz 1998-2010	12	0.94 ± 0.02	0.93 ± 0.02	0.94 ± 0.02	0.50 ± 0.08	0.60 ± 0.12	1.10 ± 0.16	0.48 ± 0.09	0.56 ± 0.12	1.04 ± 0.17
Cabo Pulmo 2003-2008	5	1.12 ± 0.05	1.06 ± 0.07	1.09 ± 0.06	0.03 ± 0.06	0.03 ± 0.01	0.07 ± 0.04	0.04 ± 0.08	0.04 ± 0.01	0.08 ± 0.01
Isla Isabel 2004-2013	9	1.14 ± 0.09	1.11 ± 0.08	1.13 ± 0.09	0.28 ± 0.09	0.28 ± 0.08	0.56 ± 0.16	0.32 ± 0.11	0.32 ± 0.10	0.64 ± 0.19
Bahía de Banderas 2005-2012	7	1.16 ± 0.04	1.14 ± 0.03	1.15 ± 0.04	0.15 ± 0.02	0.21 ± 0.06	0.36 ± 0.06	0.18 ± 0.02	0.24 ± 0.07	0.41 ± 0.08
La Entrega 2007-2013	6	1.16 ± 0.05	0.98 ± 0.05	1.07 ± 0.04	0.17 ± 0.06	0.16 ± 0.11	0.32 ± 0.14	0.20 ± 0.08	0.14 ± 0.10	0.35 ± 0.13

### 6.5 Análisis de datos

Se generaron modelos de regresión lineal simple para evaluar la relación entre las características esclerocronológicas (densidad esquelética, tasa de extensión y tasa de calcificación) y el tiempo a escala local y regional, tomando en consideración tres escenarios: temporada cálida, temporada fría y anual. Concurrentemente, se realizó un análisis de covarianza de una vía (ANCOVA) para evaluar si existen diferencias entre las pendientes de los modelos de regresión, con el propósito de evidenciar tendencias locales y/o regionales en la densidad, extensión y calcificación en función del tiempo. Los modelos de regresión se realizaron mediante el programa NCSS Data Analysis 2019, mientras que la prueba de covarianza se llevó a cabo mediante el programa PAST versión 4.03.



Se generaron modelos de regresión lineal múltiple (no restringidos) de las variables esclerocronológicas (densidad esquelética, tasa de extensión y tasa de calcificación), respecto a las variables ambientales (TSM, Chla, PAR, Kd490), además del tiempo y posición geográfica (longitud y latitud) de las localidades, con el fin de estudiar las relaciones espacio temporales existentes entre las condiciones ambientales del Pacífico mexicano y poder determinar las variables más importantes en el proceso de calcificación de los corales del Pacífico mexicano. Se consideraron como variables de respuesta “y” a las características esclerocronológicas (densidad esquelética, tasa de extensión y tasa de calcificación) y como variables descriptoras “x” a las variables ambientales (TSM, Chla, PAR, Kd490), además del tiempo, longitud y latitud. Los modelos de regresión múltiple se generaron para todo el Pacífico mexicano y para cada sitio por separado tomando en consideración tres escenarios, temporada cálida, temporada fría y anual. Los modelos de regresión múltiple se llevaron a cabo en el programa R software.

Se obtuvieron modelos de tolerancia ambiental mediante la metodología propuesta por Wórum et al. (2007), con el fin de identificar la respuesta de las características esclerocronológicas (densidad esquelética, tasa de extensión y tasa de calcificación) ante las fluctuaciones temporales de las variables ambientales (TSM, Chla, PAR y Kd490). Se generaron curvas tipo Gauss a partir del comportamiento de las pendientes obtenidas mediante regresiones lineales simples para cada variable de calcificación en función de cada variable ambiental, para poder generar los valores simétricos “imágenes en espejo” correspondientes utilizando como referencia los valores máximos y mínimos registrados para cada variable ambiental en los meses correspondientes a cada temporada (alta, baja y anual) para cada sitio (Tabla 4). Posteriormente, se generaron modelos de regresión polinómica como método de predicción de los valores máximos para cada variable de crecimiento en

función de las variables ambientales. Los modelos de regresión polinómica se realizaron en el programa PAST versión 4.03.

Tabla 4. Valores máximos y mínimos mensuales de las variables ambientales por temporada para cada sitio.

Variable/Temporada		Bahía de Los Ángeles	Bahía Concepción	La Paz	Cabo Pulmo	Isla Isabel	Bahía de Banderas	La Entrega
<b>TSM (°C)</b>								
Alta	Max	30.28	32.95	30.15	30.32	32.92	32.80	30.97
	Min	21.43	22.03	20.45	25.70	25.80	25.37	27.78
Baja	Max	23.33	29.70	29.67	26.55	28.72	28.82	29.65
	Min	17.83	19.34	20.02	20.97	21.13	22.08	25.92
Anual	Max	28.83	29.27	28.95	29.83	30.92	30.57	30.03
	Min	18.44	20.95	21.47	22.61	23.84	24.38	27.16
<b>Chl a (mg m-3)</b>								
Alta	Max	4.67	12.74	7.52	0.95	2.58	7.53	3.77
	Min	0.77	0.42	0.26	0.13	0.20	0.49	0.19
Baja	Max	5.82	10.00	5.26	1.57	4.50	8.13	5.67
	Min	0.89	0.80	0.37	0.24	0.33	0.62	0.45
Anual	Max	2.87	5.56	1.97	1.03	1.17	5.74	3.93
	Min	1.09	1.41	0.45	0.22	0.36	1.55	0.53
<b>PAR (mmol m-2 s-1)</b>								
Alta	Max	64.12	60.90	61.32	44.34	43.99	77.65	44.50
	Min	29.81	30.53	34.61	36.20	34.45	23.63	37.36
Baja	Max	62.21	63.16	62.30	43.81	44.27	60.35	44.23
	Min	17.91	28.35	28.03	29.85	28.76	32.03	38.93
Anual	Max	63.02	60.94	61.79	43.72	43.26	58.94	44.21
	Min	23.58	29.68	34.62	31.73	33.53	35.13	39.11
<b>Kd490 (m-1)</b>								
Alta	Max	0.31	0.31	0.61	0.10	0.20	0.56	0.27
	Min	0.01	0.04	0.04	0.03	0.04	0.07	0.04
Baja	Max	0.42	0.42	0.40	0.13	0.33	0.78	0.40
	Min	0.02	0.04	0.05	0.05	0.06	0.08	0.07
Anual	Max	0.14	0.17	0.16	0.10	0.11	0.50	0.30
	Min	0.09	0.10	0.06	0.04	0.06	0.14	0.07

## 7. Resultados

La relación entre los valores de densidad de la banda de alta densidad ( $r^2= 0.098$ ,  $n= 82$ ,  $p= 0.004$ ), baja ( $r^2= 0.034$ ,  $n= 82$ ,  $p= 0.109$ ) y anual ( $r^2= 0.067$ ,  $n= 82$ ,  $p= 0.018$ ) de *P. panamensis* con respecto al tiempo, para todos los sitios del Pacífico mexicano fue positiva, aunque el porcentaje de variabilidad explicada por los modelos de regresión fue bajo (Fig. 4). Por su parte, los valores de extensión para la banda de alta densidad ( $r^2=0.019$ ,  $n= 82$ ,  $p= 0.213$ ), baja ( $r^2=0.023$ ,  $n= 82$ ,  $p=0.172$ ), anual ( $r^2=0.022$ ,  $n= 82$ ,  $p=0.175$ ) (Fig 5) y la calcificación para la banda de alta densidad ( $r^2=0.007$ ,  $n= 82$ ,  $p=0.428$ ), baja ( $r^2=0.016$ ,  $n= 82$ ,  $p=0.247$ ) y anual ( $r^2=0.012$ ,  $n= 82$ ,  $p=0.312$ ) (Fig. 6), fue negativa con bajo porcentaje de variabilidad explicada por los modelos de regresión.

Los valores más altos de densidad se registraron en la banda de alta densidad, seguidos de los valores anuales y por último de la banda de baja densidad. Por su parte, se obtuvieron los valores más altos en extensión y calificación como resultado del producto de los valores de la extensión alta y baja, seguidos de los valores de la banda de baja densidad, mientras que los valores más bajos se registraron en la banda de alta densidad.

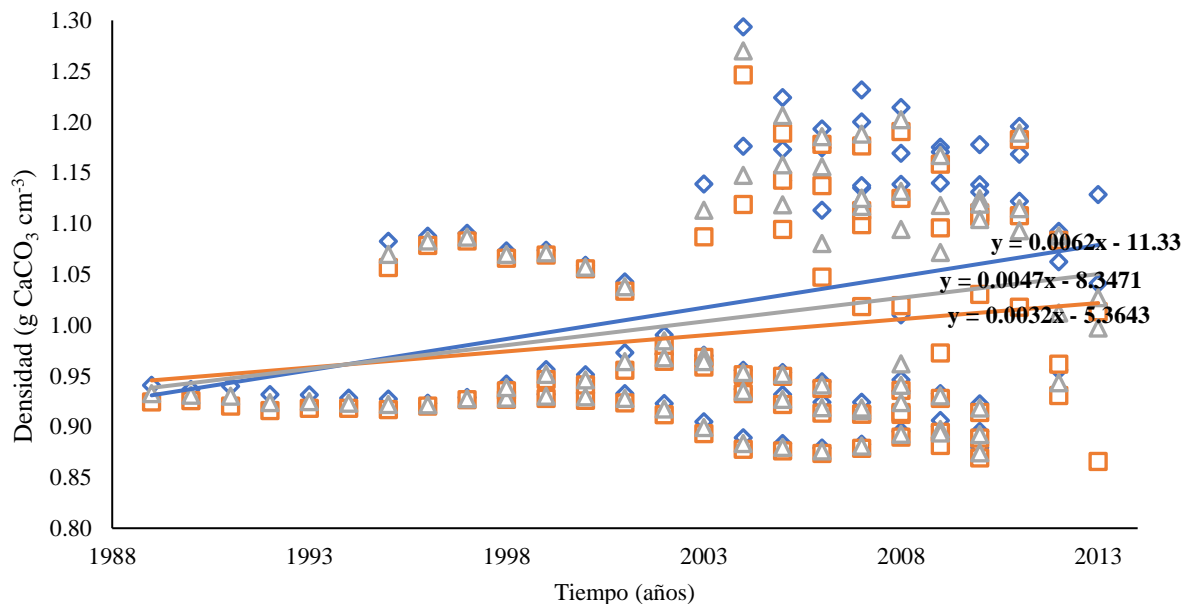


Figura 4. Densidad esquelética del coral *Porites panamensis* a través del tiempo en el Pacífico mexicano. Los rombos representan la densidad de la banda de alta densidad, los cuadrados representan la densidad de la banda de baja densidad y los triángulos representan la densidad de la banda de densidad anual. Cada punto representa un valor de densidad, la línea continua representa el valor de densidad esperado de acuerdo con el modelo de regresión. El análisis de tendencia incluye la totalidad de los valores para los siete sitios de estudio.

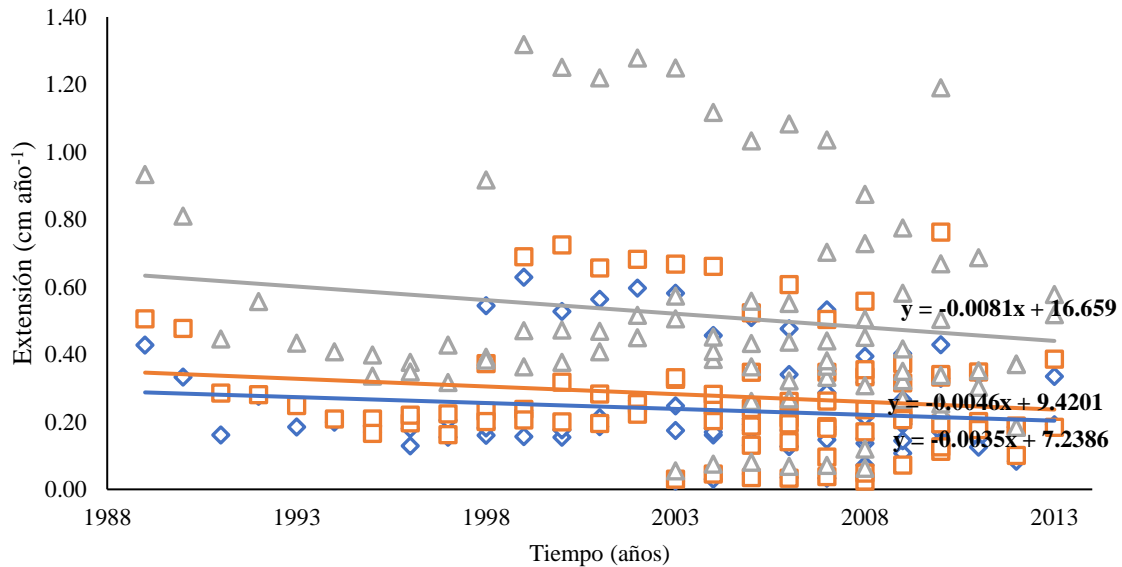


Figura 5. Tasa de extensión del coral *Porites panamensis* a través del tiempo en el Pacífico mexicano. Los rombos representan la extensión de la banda de alta densidad, los cuadrados representan la extensión de la banda de baja densidad y los triángulos representan la extensión anual. Cada punto representa un valor de extensión, la línea continua representa el valor de extensión esperado de acuerdo con el modelo de regresión. El análisis de tendencia incluye la totalidad de los valores para los siete sitios de estudio.

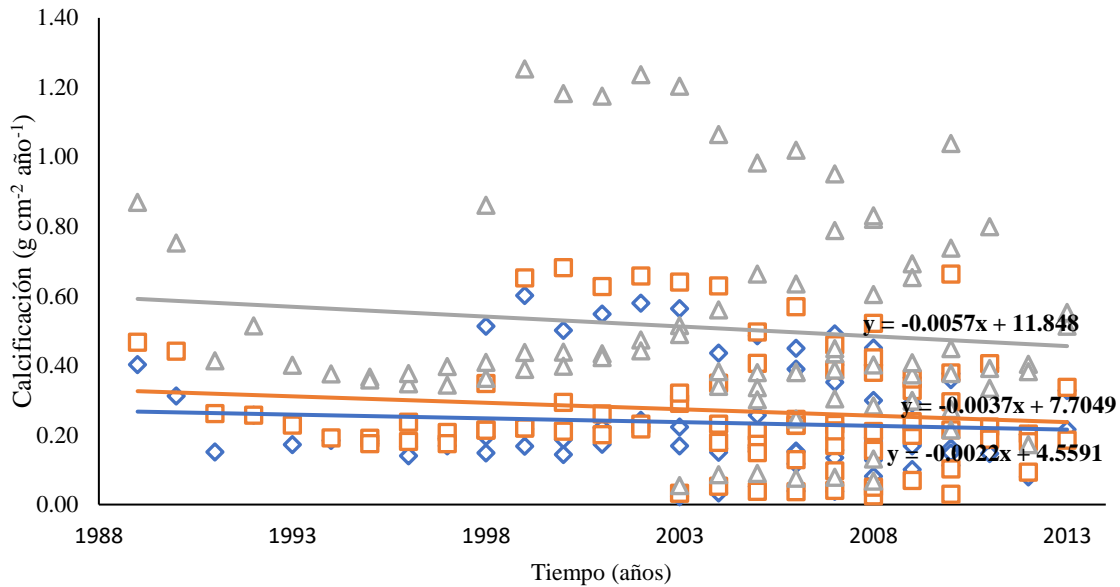


Figura 6. Tasa de calcificación del coral *Porites panamensis* a través del tiempo en el Pacífico mexicano. Los rombos representan la calcificación de la banda de alta densidad, los cuadrados representan la calcificación de la banda de baja densidad y los triángulos representan la calcificación anual. Cada punto representa un valor de calcificación, la línea continua representa el valor de calcificación esperado de acuerdo con el modelo de regresión. El análisis de tendencia incluye la totalidad de los valores para los siete sitios de estudio.

A nivel local, el análisis de la relación entre el tiempo y las características esclerocronológicas de *P. panamensis*, evidenció una relación negativa entre los valores de densidad y el tiempo para las bandas de alta densidad, baja y anual en todos los sitios (Fig. 7). De la misma forma, los valores de extensión y calcificación respecto al tiempo registrados en la banda de alta densidad, baja y anual en Bahía de Los Ángeles, Bahía Concepción y La Paz también registraron una tendencia negativa en función del tiempo. Cabo Pulmo, por su parte, exhibió una relación positiva respecto al tiempo en extensión y calcificación registradas en la banda de alta densidad. En Isla Isabel se obtuvo una relación positiva respecto al tiempo en la extensión registrada en la banda de alta densidad. En Bahía de Banderas se observó una relación positiva respecto al tiempo en la extensión y calcificación

registradas en las bandas de alta y baja densidad, y anual; mientras que en La Entrega se observó una relación positiva respecto al tiempo en la extensión y calcificación registradas en la banda de densidad baja y anual (Figs. 8-9).

A juzgar por las líneas de tendencia obtenidas mediante los modelos lineales, los comportamientos son diferenciales entre localidades para cada variable de crecimiento respecto al tiempo. En Bahía de Los Ángeles, se obtuvieron porcentajes altos de variabilidad explicada por los modelos de regresión y significativos en la densidad registrada en la banda de alta densidad ( $r^2=0.7157$ ,  $n=22$ ,  $p<0.001$ ), baja ( $r^2=0.5889$ ,  $n=22$ ,  $p<0.001$ ) y anual ( $r^2=0.6614$ ,  $n=22$ ,  $p<0.001$ ). En el caso de la extensión registrada en la banda de alta densidad ( $r^2=0.2130$ ,  $n=22$ ,  $p=0.03$ ), baja ( $r^2=0.232$ ,  $n=22$ ,  $p=0.02$ ), anual ( $r^2=0.1904$ ,  $n=22$ ,  $p=0.04$ ) y en la calcificación registrada en la banda de alta densidad ( $r^2=0.2673$ ,  $n=22$ ,  $p=0.01$ ) y anual ( $r^2=0.2329$ ,  $n=22$ ,  $p=0.02$ ), el porcentaje de variabilidad explicada por el modelo de regresión fue bajo, aunque significativo. Mientras que la calcificación registrada en la banda de baja densidad no fue significativa ( $r^2=0.160$ ,  $n=22$ ,  $p=0.06$ ).

En Bahía Concepción, se obtuvieron porcentajes altos y significativos de variabilidad explicada por el modelo de regresión en densidad registrada en la banda de alta densidad ( $r^2=0.886$ ,  $n=16$ ,  $p<0.001$ ), baja ( $r^2=0.869$ ,  $n=16$ ,  $p<0.001$ ) y anual ( $r^2=0.879$ ,  $n=16$ ,  $p<0.001$ ), mientras que en la extensión registrada en la banda de alta densidad ( $r^2=0.157$ ,  $n=16$ ,  $p=0.128$ ), baja ( $r^2=0.032$ ,  $n=16$ ,  $p=0.502$ ) y anual ( $r^2=0.109$ ,  $n=16$ ,  $p=0.211$ ), los porcentajes de variabilidad explicada por los modelos de regresión resultaron bajos y no significativos. En el caso de la calcificación registrada en la banda de alta densidad ( $r^2=0.4167$ ,  $n=16$ ,  $p=0.006$ ) y anual ( $r^2=0.3574$ ,  $n=16$ ,  $p=0.02$ ), los porcentajes de variabilidad explicada por los modelos de regresión resultaron relativamente altos y significativos, caso contrario a lo sucedido con la calcificación registrada en la banda de baja densidad ( $r^2=0.172$ ,

n= 16,  $p= 0.109$ ).

En Bahía de La Paz, se obtuvieron porcentajes de variabilidad explicada por los modelos de regresión altos y significativos de densidad registrados en la banda de alta densidad ( $r^2= 0.472$ , n= 13,  $p= 0.01$ ), baja ( $r^2= 0.472$ , n= 13,  $p= 0.007$ ) y anual ( $r^2= 0.476$ , n= 13,  $p= 0.006$ ); en la extensión registrada en la banda de alta densidad ( $r^2= 0.572$ , n= 13,  $p= 0.002$ ) el porcentaje de variabilidad explicada por el modelo de regresión resultó alto y significativo; en la extensión registrada en la banda de baja densidad ( $r^2= 0.013$ , n= 13,  $p= 0.711$ ) y anual ( $r^2= 0.226$ , n= 13,  $p= 0.09$ ), el porcentaje de variabilidad explicada por el modelo de regresión fue bajo y no significativo; la calcificación registrada en la banda de alta densidad ( $r^2= 0.616$ , n= 13,  $p= 0.001$ ) y anual ( $r^2= 0.306$ , n= 13,  $p= 0.04$ ) obtuvieron una variabilidad explicada por el modelo de regresión alto y significativo; finalmente, en el caso de la calcificación registrada en la banda de baja densidad ( $r^2= 0.047$ , n= 13,  $p= 0.04$ ) la variabilidad explicada por el modelo de regresión resultó baja y significativa.

En Cabo Pulmo, se obtuvieron porcentajes de variabilidad explicadas por los modelos de regresión altos y no significativos de densidad registrada en la banda de alta densidad ( $r^2= 0.589$ , n= 6,  $p= 0.074$ ), baja, ( $r^2= 0.485$ , n= 6,  $p= 0.125$ ) y anual ( $r^2= 0.485$ , n= 6,  $p= 0.124$ ). El porcentaje de variabilidad explicada por el modelo de regresión para la extensión registrada en la banda de baja densidad ( $r^2= 0.126$ , n= 6,  $p= 0.489$ ) y la calcificación registrada en la banda de baja densidad ( $r^2= 0.171$ , n= 6,  $p= 0.414$ ) resultaron bajos y no significativos; mientras que para la extensión registrada en la banda de alta densidad ( $r^2= 0.408$ , n= 6,  $p= 0.171$ ), anual ( $r^2= 0.042$ , n= 6,  $p= 0.693$ ) y para la calcificación registrada en la banda de alta densidad ( $r^2= 0.385$ , n= 6,  $p= 0.188$ ) y anual ( $r^2= 0.045$ , n= 6,  $p= 0.685$ ), los porcentajes de variabilidad explicada por los modelos de regresión resultaron bajos y no significativos.

En Isla Isabel, se obtuvieron porcentajes de variabilidad explicada por los modelos de regresión altos y significativos para la densidad registrada en la banda de alta densidad ( $r^2=0.630$ ,  $n=10$ ,  $p=0.007$ ), baja ( $r^2=0.55$ ,  $n=10$ ,  $p=0.009$ ) y anual ( $r^2=0.605$ ,  $n=10$ ,  $p=0.007$ ). Por su parte, la extensión registrada en la banda de alta densidad ( $r^2=0.003$ ,  $n=10$ ,  $p=0.874$ ) y baja densidad ( $r^2=0.172$ ,  $n=10$ ,  $p=0.233$ ), anual ( $r^2=0.031$ ,  $n=10$ ,  $p=0.622$ ), así como en la calcificación registrada en la banda de alta densidad ( $r^2=0.005$ ,  $n=10$ ,  $p=0.833$ ), baja ( $r^2=0.246$ ,  $n=10$ ,  $p=0.144$ ) y anual ( $r^2=0.101$ ,  $n=10$ ,  $p=0.37$ ), los porcentajes de variabilidad explicada por los modelos de regresión resultaron bajos y no significativos.

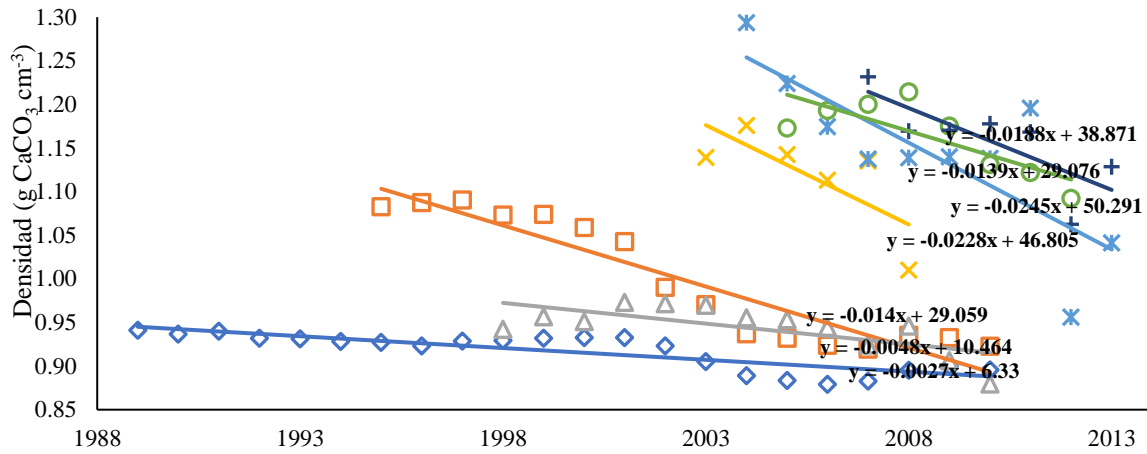
En Bahía de Banderas se obtuvieron porcentajes de variabilidad explicada por los modelos de regresión altos y significativos en la banda de alta densidad ( $r^2=0.63$ ,  $n=8$ ,  $p=0.017$ ), baja ( $r^2=0.533$ ,  $n=8$ ,  $p=0.0397$ ) y anual ( $r^2=0.5952$ ,  $n=8$ ,  $p=0.0197$ ), aunque porcentajes de variabilidad explicada por los modelos de regresión resultaron bajos y no significativos para la extensión registrada en la banda de alta densidad ( $r^2=0.217$ ,  $n=8$ ,  $p=0.243$ ), baja ( $r^2=0.027$ ,  $n=8$ ,  $p=0.694$ ), anual ( $r^2=0.094$ ,  $n=8$ ,  $p=0.459$ ), así como para la calcificación registrada en la banda de alta densidad ( $r^2=0.095$ ,  $n=8$ ,  $p=0.455$ ), baja ( $r^2=0.001$ ,  $n=8$ ,  $p=0.917$ ) y anual ( $r^2=0.019$ ,  $n=8$ ,  $p=0.740$ ).

En La Entrega se obtuvieron porcentajes de variabilidad explicada por los modelos de regresión altos y significativos para la densidad registrada en la banda alta densidad ( $r^2=0.585$ ,  $n=7$ ,  $p=0.044$ ), baja ( $r^2=0.488$ ,  $n=7$ ,  $p=0.08$ ), anual ( $r^2=0.703$ ,  $n=7$ ,  $p=0.018$ ) y extensión de la banda de baja densidad ( $r^2=0.700$ ,  $n=7$ ,  $p=0.018$ ); en el caso de la extensión anual ( $r^2=0.375$ ,  $n=7$ ,  $p=0.143$ ) y calcificación registrada en la banda de baja densidad ( $r^2=0.610$ ,  $n=7$ ,  $p=0.037$ ), los porcentajes de variabilidad explicada por los modelos de regresión resultaron altos y no significativos; finalmente, los porcentajes de variabilidad explicada por los modelos de regresión para la extensión registrada en la banda de alta densidad ( $r^2=0.027$ ,

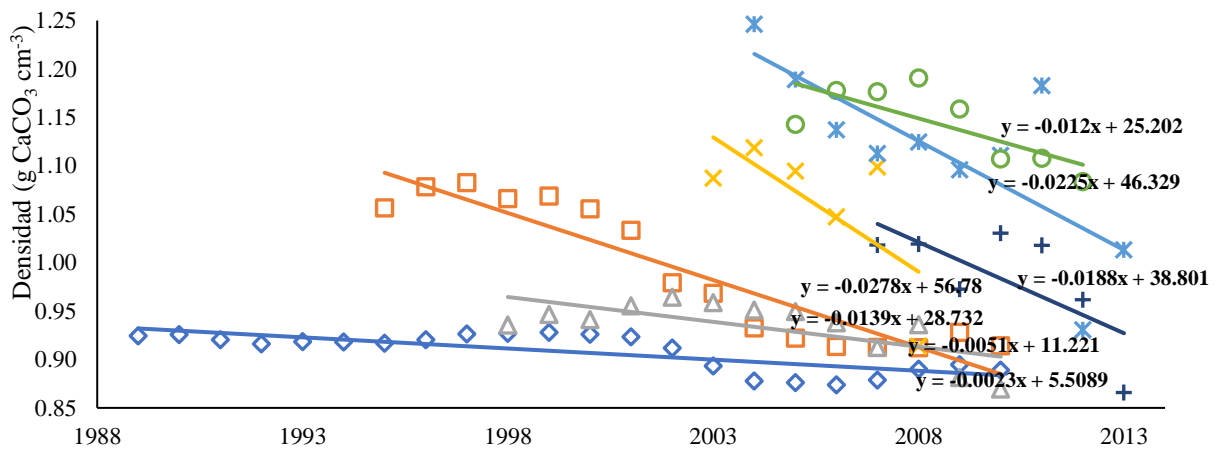


n=7,  $p= 0.721$ ), calcificación registrada en la banda de alta densidad ( $r^2= 0.043$ , n=7,  $p= 0.652$ ) y anual ( $r^2= 0.227$ , n=7,  $p= 0.279$ ), resultaron bajos y no significativos.

a)



b)



c)

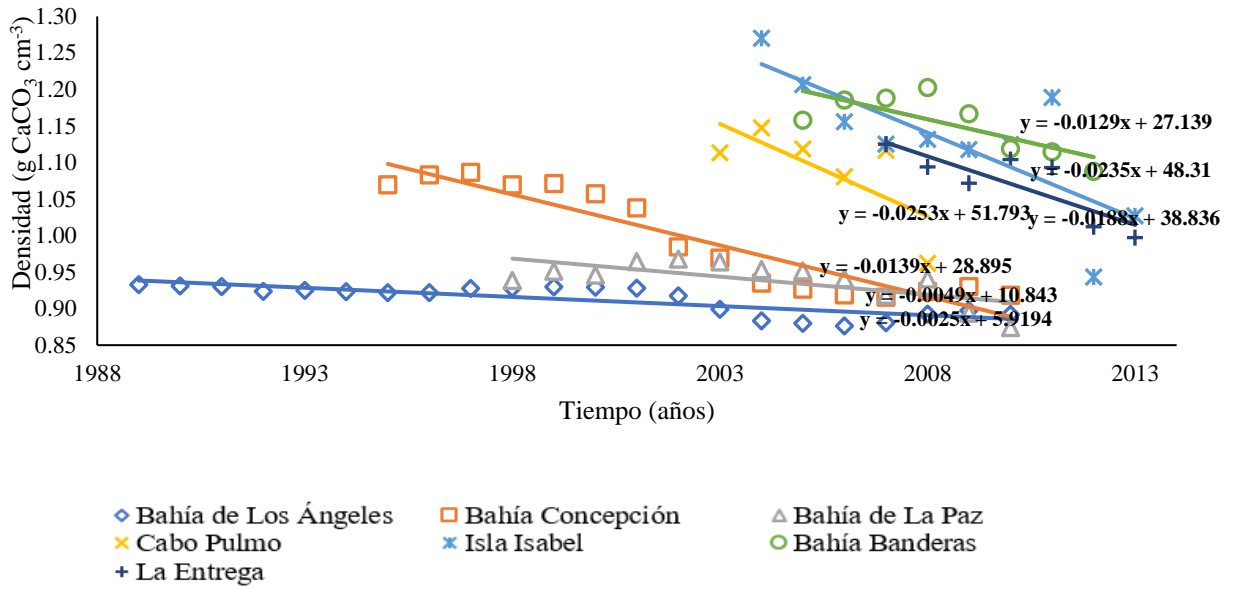
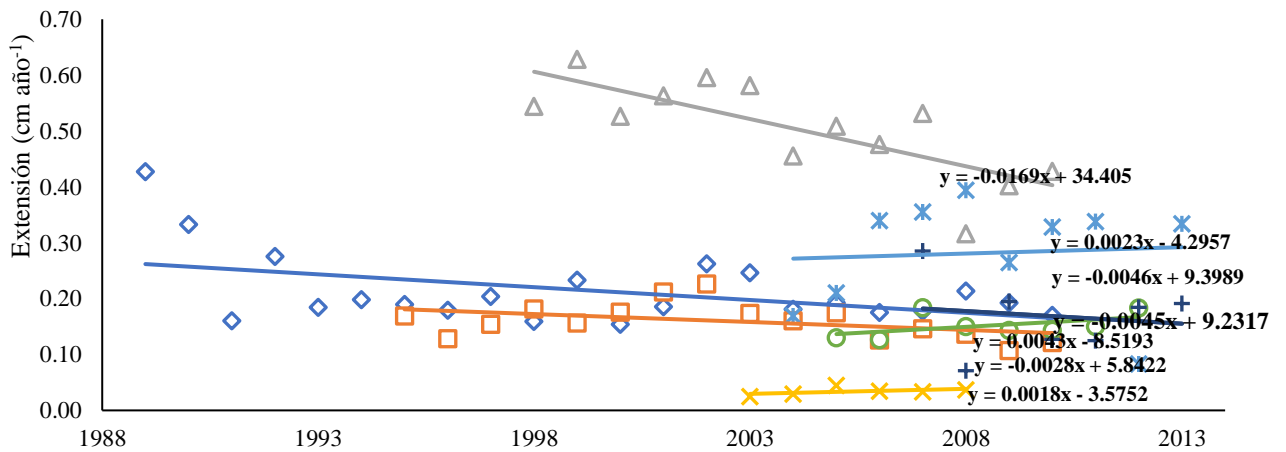
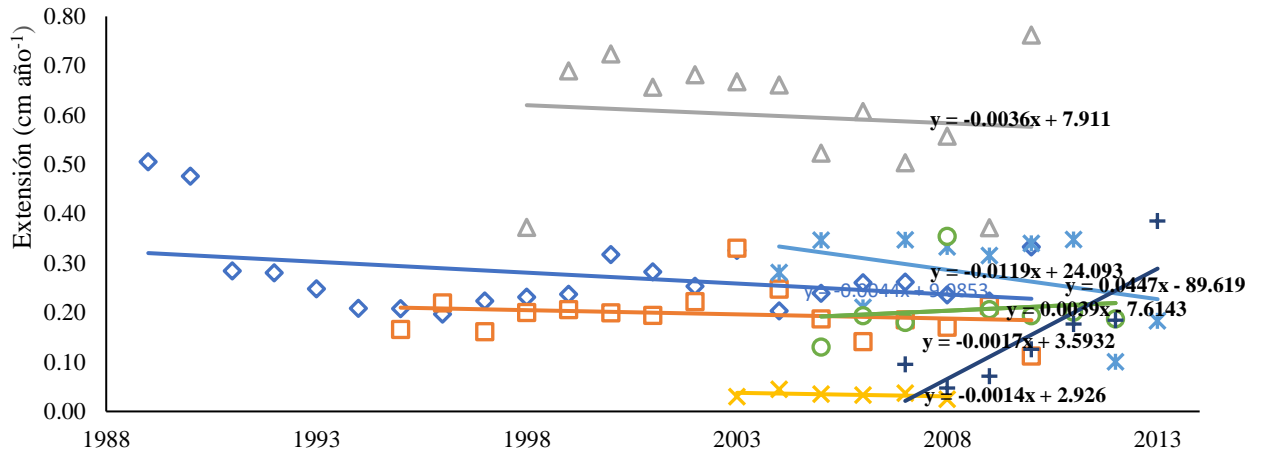


Figura 7. Densidad esquelética promedio del coral *Porites panamensis* a través del tiempo en localidades del Pacífico mexicano. a) banda de alta densidad, b) banda de baja densidad y c) banda de densidad anual. Cada punto representa un valor de densidad, la línea continua representa el valor de densidad esperado de acuerdo con el modelo de regresión.

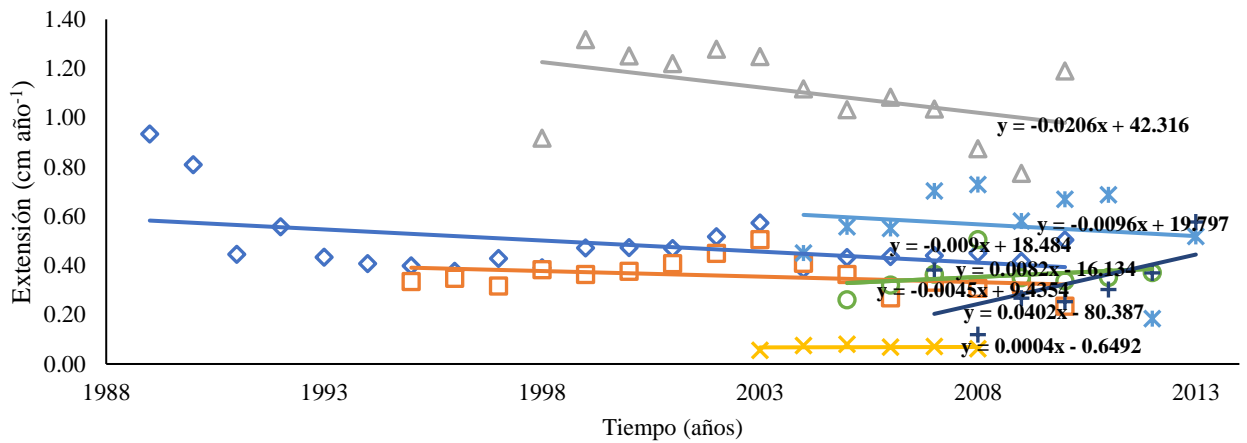
a)



b)



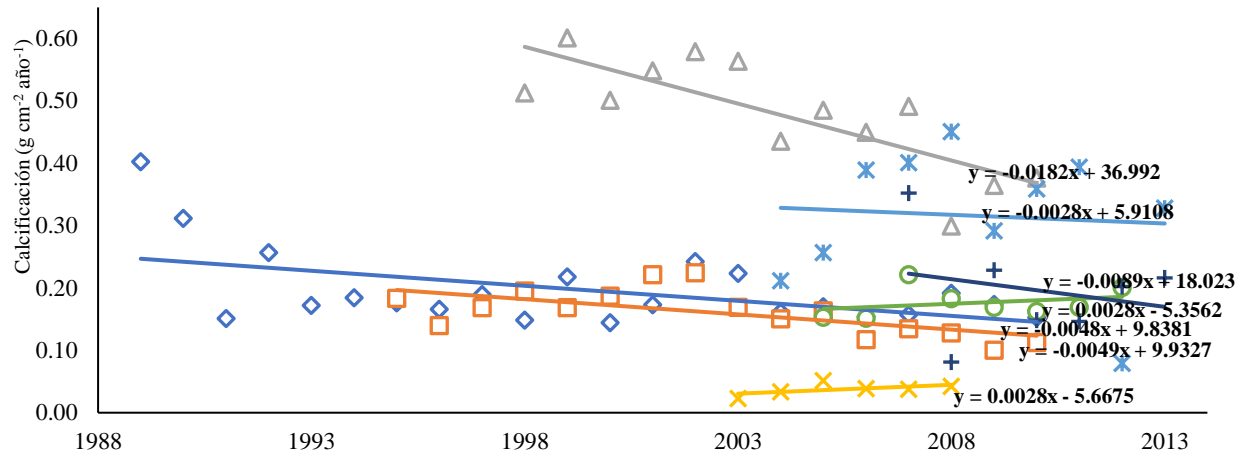
c)



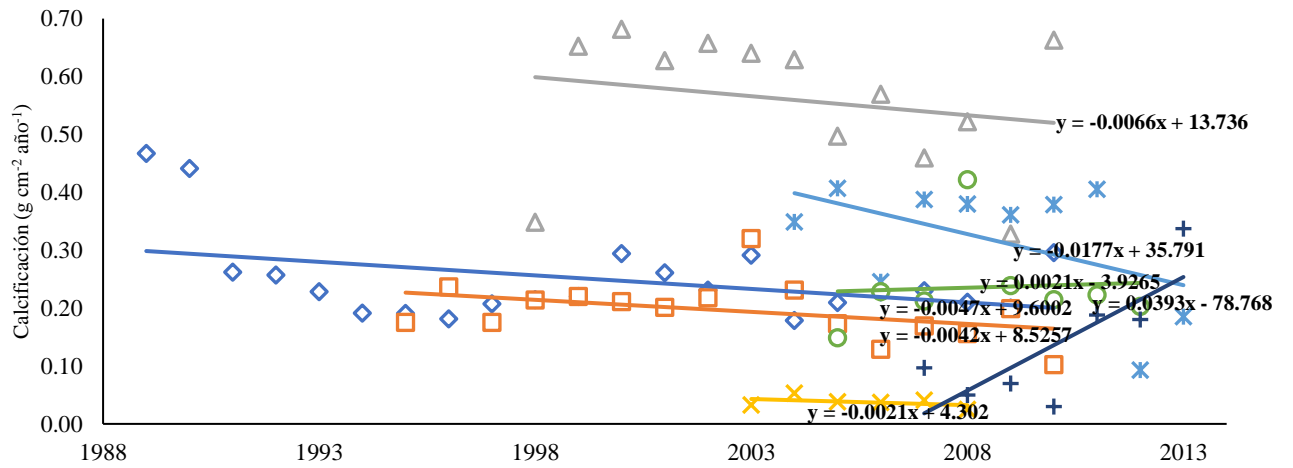
- ◇ Bahía de Los Ángeles      □ Bahía Concepción      △ Bahía de La Paz
- × Cabo Pulmo              \* Isla Isabel              ○ Bahía Banderas
- + La Entrega

Figura 8. Tasa de extensión promedio del coral *Porites panamensis* a través de tiempo en localidades del Pacífico mexicano. a) Extensión registrada en la banda de alta densidad, b) extensión registrada en la banda de baja densidad y c) extensión anual. Cada punto representa un valor de extensión, la línea continua representa el valor de extensión esperado de acuerdo con el modelo de regresión.

a)



b)



c)

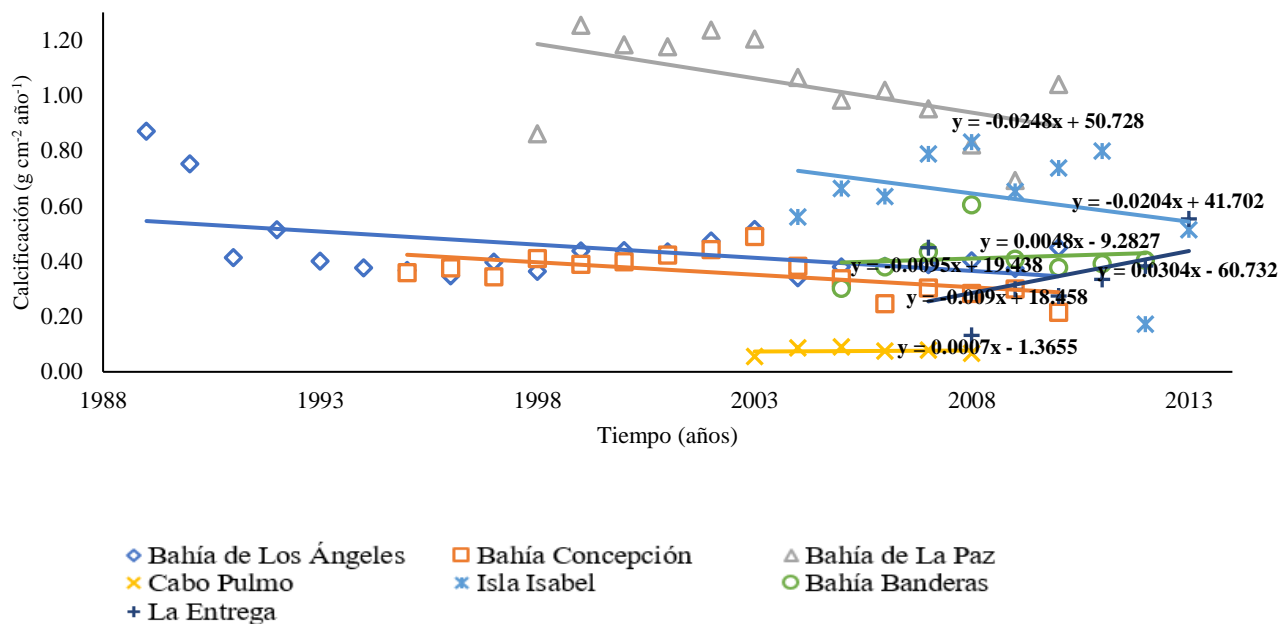


Figura 9. Tasa de calcificación promedio del coral *Porites panamensis* a través del tiempo en localidades del Pacífico mexicano. a) calcificación registrada en la banda de alta densidad, b) calcificación registrada en la banda de baja densidad y c) calcificación anual. Cada punto representa un valor de extensión, la línea continua representa el valor de calcificación esperado de acuerdo con el modelo de regresión.

De acuerdo con el análisis de homogeneidad de pendientes (ANCOVA), de manera general los cambios en densidad registrada en las bandas de alta densidad, baja y anual con respecto al tiempo fueron significativamente distintas entre sitios ( $p < 0.001$ ). Adicionalmente, este análisis permitió detectar patrones de agrupamiento/similitudes, por ejemplo, no se encontraron diferencias significativas en los cambios en la densidad registrados en la banda de alta densidad entre Bahía de Los Ángeles y La Paz ( $p > 0.05$ ). A su vez, los cambios en la densidad registrados en la banda de baja densidad no mostraron cambios significativos entre La Paz, Cabo Pulmo, Bahía de Banderas y La Entrega ( $p > 0.05$ ). En cuanto a los cambios de densidad anual, no se encontraron diferencias en pendiente entre Bahía de La Paz y Bahía de Banderas ( $p > 0.05$ ). Por su parte, los grupos conformados por: a) Bahía Concepción, Cabo Pulmo, Isla Isabel, Bahía de Banderas y La Entrega, b) Cabo Pulmo, Isla Isabel, Bahía de

Banderas y La Entrega, c) Isla Isabel, Bahía de Banderas y La Entrega, y d) Bahía de Banderas y La Entrega, no evidenciaron diferencias en pendiente para la densidad registrada en la banda de alta y baja densidad y anual (Anexo I)

Los valores de extensión y calcificación registrados en las bandas de baja densidad, alta y anual mostraron pendientes homogéneas entre localidades ( $p > 0.05$ ). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en los valores de extensión y calcificación registrados en la banda de alta densidad entre a) Bahía de Los Ángeles y La Paz, y b) Bahía Concepción y La Paz ( $p < 0.05$ ). Para los valores de extensión registrada en la banda de baja densidad se encontraron diferencias significativas entre La Entrega respecto al resto de los sitios a excepción de La Paz ( $p < 0.05$ ). A su vez, se encontraron diferencias significativas en los valores de extensión anual entre La entrega y el resto de los sitios a excepción de Bahía de Los Ángeles y Bahía Concepción ( $p < 0.05$ ). En cuanto a los valores de calcificación registrados en la banda de densidad baja, se encontraron diferencias significativas entre: a) Bahía de Los Ángeles y La Entrega, y b) La Entrega, Bahía de Los Ángeles, Bahía Concepción, Cabo Pulmo e Isla Isabel ( $p < 0.05$ ). Mientras que los valores de calcificación promedio anual mostraron diferencias significativas entre Bahía Concepción y La Entrega ( $p < 0.05$ ) (Anexo II y Anexo III).

Los modelos de regresión lineal múltiple para *P. panamensis* en la región del Pacífico mexicano (Tabla 5), poseen valores de variabilidad explicada por los modelos de regresión relativamente altos en densidad, valores intermedios en extensión y valores relativamente bajos en calcificación. Los porcentajes de variabilidad más altos explicados por los modelos de regresión corresponden a la densidad registrada en la banda de alta densidad y a la densidad anual, mientras que los porcentajes más bajos pertenecen a la calcificación registrada en la banda de alta y baja densidad.

Tabla 5. Modelos de regresión lineal múltiple de *P. panamensis* para el Pacífico mexicano. Se presentan los valores *P. panamensis* del modelo de regresión múltiple. Los valores en negrita reflejan modelos significativos ( $p < 0.05$ ).  $N = 7$   $n = 82$  en todos los casos.

Temporada/Variab	Tempo	SST	Chl	PAR	Kd490	Longitud	Latitud	R <sup>2</sup>	F-valor	P-valor
Alta										
Densidad	<b>&lt;0.001</b>	0.082	<b>0.033</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.783	0.147	<b>&lt;0.001</b>	0.858	63.680	<b>&lt;0.001</b>
Extensión	0.160	<b>0.025</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.362	<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.527	11.78	<b>&lt;0.001</b>
Calcificación	0.111	0.051	<b>0.007</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.390	<b>0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.458	8.930	<b>&lt;0.001</b>
Baja										
Densidad	<b>&lt;0.001</b>	0.372	0.191	<b>&lt;0.001</b>	0.637	<b>0.002</b>	<b>0.005</b>	0.668	21.25	<b>&lt;0.001</b>
Extensión	0.103	0.540	<b>0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.061	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.004</b>	0.487	10.040	<b>&lt;0.001</b>
Calcificación	0.067	0.658	<b>0.003</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.064	<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.425	7.800	<b>&lt;0.001</b>
Anual										
Densidad	<b>&lt;0.001</b>	0.526	<b>0.019</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.981	<b>0.014</b>	<b>0.001</b>	0.796	41.3	<b>&lt;0.001</b>
Extensión	0.051	0.315	<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.062	<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.569	13.98	<b>&lt;0.001</b>
Calcificación	<b>0.036</b>	0.410	<b>0.025</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.080	<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.491	10.180	<b>&lt;0.001</b>

En los análisis de regresión múltiple realizados a nivel local (Tabla 6), los porcentajes más altos de variabilidad en densidad explicada por los modelos de regresión corresponden a los registrados en la banda de alta densidad, seguidos de los valores de densidad anual y finalmente por los valores de densidad registrada en la banda de baja densidad en todos los sitios. Sin embargo, únicamente los modelos de densidad de la banda de alta densidad, baja y anual en los sitios Bahía de Los Ángeles y Bahía Concepción y los registrados en la banda de baja densidad en Isla Isabel, resultaron significativos. A pesar de que la mayoría de los coeficientes de determinación señalan valores altos, los modelos no resultaron significativos para la extensión y calcificación registrados en la banda de alta densidad, baja y anual en todos los sitios. En particular, los modelos de regresión múltiple no se pudieron ejecutar para el sitio Cabo Pulmo debido a que no se cuentan con los suficientes datos.

Tabla 6. Modelos de regresión lineal múltiple de *P. panamensis* a nivel local. Se presentan los valores p del modelo de regresión múltiple. Los valores en negrita representan modelos significativos ( $p < 0.05$ ).



Variable	Temporada	Tiempo	TSM	Chl	PAR	Kd490	R2	F-valor	P-valor	N - años	N-variables
<b>Bahía de Los Ángeles</b>											
Densidad	Alta	<b>&lt;0.001</b>	0.755	0.092	0.849	0.558	0.769	10.62	<b>&lt;0.001</b>	22	5
	Baja	0.205	0.430	0.939	0.901	0.749	0.614	5.10	<b>0.005</b>		
	Anual	<b>0.027</b>	0.638	0.082	0.164	0.739	0.729	8.59	<b>&lt;0.001</b>		
Extensión	Alta	0.123	0.598	0.861	0.946	0.745	0.250	1.07	0.414		
	Baja	0.114	0.158	0.104	<b>0.032</b>	0.673	0.438	2.49	0.075		
	Anual	0.130	0.985	0.751	0.534	0.545	0.232	0.96	0.468		
Calcificación	Alta	0.096	0.603	0.901	0.954	0.737	0.288	1.29	0.315		
	Baja	0.098	0.175	0.110	<b>0.033</b>	0.543	0.454	2.66	0.062		
	Anual	0.107	0.999	0.697	0.492	0.558	0.275	1.22	0.347		
<b>Bahía Concepción</b>											
Densidad	Alta	<b>&lt;0.001</b>	0.233	0.245	0.288	0.123	0.928	25.87	<b>&lt;0.001</b>	16	5
	Baja	<b>0.001</b>	0.441	0.899	0.323	0.339	0.904	18.72	<b>&lt;0.001</b>		
	Anual	<b>&lt;0.001</b>	0.520	0.479	0.236	0.073	0.923	24.01	<b>&lt;0.001</b>		
Extensión	Alta	0.053	0.457	0.545	0.408	0.091	0.489	1.92	0.179		
	Baja	0.696	0.185	0.901	0.478	0.371	0.315	0.92	0.508		
	Anual	0.180	0.167	0.611	0.451	0.294	0.483	1.87	0.187		
Calcificación	Alta	<b>0.025</b>	0.601	0.690	0.530	0.159	0.570	2.65	0.089		
	Baja	0.397	0.230	0.886	0.419	0.446	0.380	1.23	0.365		
	Anual	0.053	0.211	0.703	0.360	0.451	0.596	2.95	0.069		
<b>La Paz</b>											
Densidad	Alta	<b>0.026</b>	0.217	0.575	0.986	0.736	0.591	2.02	0.192	13	5
	Baja	<b>0.039</b>	0.481	0.336	0.849	0.202	0.714	3.50	0.066		
	Anual	0.111	0.746	0.648	0.839	0.546	0.606	2.15	0.173		
Extensión	Alta	<b>0.046</b>	0.755	0.676	0.323	0.750	0.645	2.54	0.128		
	Baja	0.930	0.604	0.744	0.847	0.823	0.205	0.36	0.860		
	Anual	0.367	0.479	0.504	0.919	0.685	0.394	0.91	0.525		
Calcificación	Alta	<b>0.025</b>	0.592	0.617	0.335	0.716	0.689	3.10	0.086		
	Baja	0.768	0.673	0.806	0.837	0.914	0.191	0.33	0.880		
	Anual	0.272	0.531	0.560	0.969	0.763	0.444	1.12	0.431		
<b>Isla Isabel</b>											
Densidad	Alta	0.096	0.952	0.680	0.964	0.673	0.682	1.71	0.311	10	5
	Baja	<b>0.021</b>	0.675	0.447	0.056	0.445	0.923	9.62	<b>0.024</b>		
	Anual	0.098	0.890	0.227	0.791	0.236	0.806	3.33	0.134		
Extensión	Alta	0.218	0.182	0.462	0.218	0.355	0.682	1.72	0.310		
	Baja	0.719	0.103	0.054	0.595	0.054	0.866	5.15	0.069		
	Anual	0.246	0.999	0.999	0.352	0.996	0.618	1.30	0.413		
Calcificación	Alta	0.154	0.250	0.521	0.183	0.417	0.663	1.58	0.340		
	Baja	0.949	0.147	0.087	0.809	0.088	0.862	4.98	0.073		
	Anual	0.169	0.983	0.891	0.350	0.895	0.682	1.71	0.311		
<b>Bahía de Banderas</b>											
Densidad	Alta	0.078	0.256	0.910	0.327	0.808	0.875	2.80	0.284	8	5
	Baja	0.692	0.534	0.579	0.730	0.583	0.768	1.32	0.484		
	Anual	0.249	0.859	0.960	0.992	0.899	0.699	0.93	0.592		
Extensión	Alta	0.848	0.818	0.900	0.776	0.882	0.346	0.21	0.930		
	Baja	0.141	0.415	0.110	0.155	0.095	0.908	3.94	0.215		
	Anual	0.896	0.749	0.867	0.615	0.746	0.521	0.43	0.805		
Calcificación	Alta	0.872	0.796	0.926	0.796	0.909	0.337	0.20	0.934		
	Baja	0.319	0.272	0.107	0.123	0.090	0.900	3.59	0.232		
	Anual	0.768	0.766	0.886	0.660	0.770	0.460	0.34	0.856		
<b>La Entrega</b>											
Densidad	Alta	0.737	0.692	0.795	0.738	0.831	0.665	0.40	0.827	7	5
	Baja	0.093	0.170	0.212	0.266	0.221	0.986	14.50	0.197		
	Anual	0.189	0.321	0.293	0.902	0.599	0.953	4.06	0.360		
Extensión	Alta	0.670	0.712	0.736	0.973	0.635	0.927	2.52	0.443		

	Baja	0.519	0.945	0.585	0.943	0.649	0.918	2.24	0.467
	Anual	0.052	0.135	0.100	0.308	0.076	0.998	102.70	0.075
Calcificación	Alta	0.472	0.879	0.656	0.990	0.720	0.906	1.93	0.497
	Baja	0.667	0.936	0.888	0.719	0.846	0.764	0.65	0.731
	Anual	<b>0.048</b>	0.102	0.112	0.280	<b>0.047</b>	0.999	140.20	0.064

De acuerdo con la regresión polinómica para obtener los modelos de tolerancia ambiental a nivel local, en Bahía de Los Ángeles se obtuvieron valores bajos de porcentaje de variabilidad explicada por los modelos de regresión aunque significativos ( $p < 0.05$ ) (Tabla 7) para la densidad registrada en la banda de densidad baja en función de la TSM; la densidad registrada en la banda de alta, baja y anual en función de la Chla, densidad registrada en la banda de baja densidad en función de la PAR, densidad registrada en la banda de alta densidad y anual en función de Kd490, y extensión y calcificación registradas en la banda de alta y anual de la densidad en función de Kd490.

Se obtuvieron valores bajos de porcentaje de variabilidad explicada por los modelos de regresión, aunque significativos ( $p < 0.05$ ) (Tabla 7) en Bahía Concepción en la extensión registrada en la banda de baja densidad y promedio anual en función de la TSM, calcificación registrada en la banda de alta y baja densidad y anual en función de la TSM, y densidad registrada en la banda de alta densidad en función de PAR y densidad anual en función de PAR y Kd490.

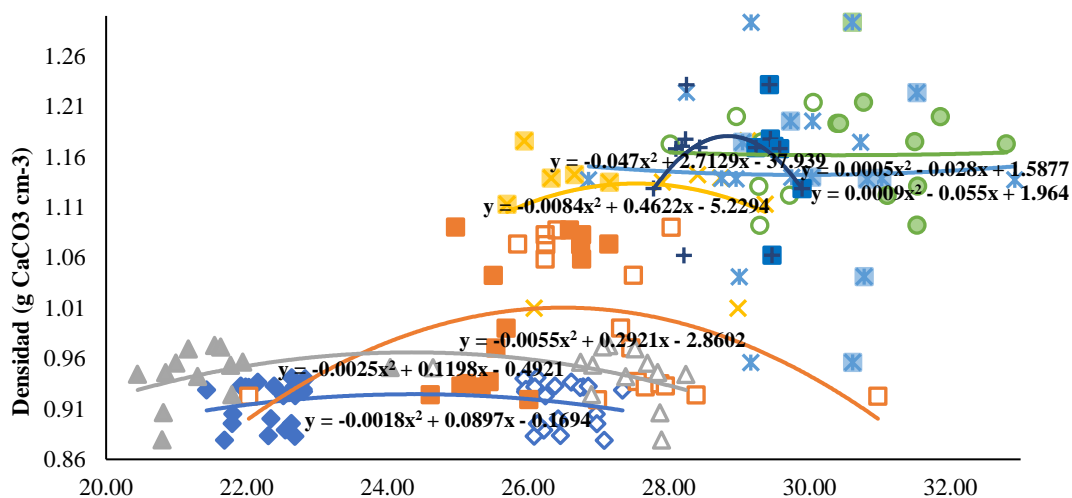
Bahía de La Paz, se obtuvieron valores bajos de porcentaje de variabilidad explicada por los modelos de regresión, aunque significativos ( $p < 0.05$ ) (Tabla 7) en la densidad anual, extensión y calcificación registrada en la banda de alta densidad en función de la TSM.

En Bahía de Banderas, se obtuvieron valores bajos de porcentaje de variabilidad explicada por los modelos de regresión, aunque significativos ( $p < 0.05$ ) (Tabla 7) en la extensión anual en función de Kd490.

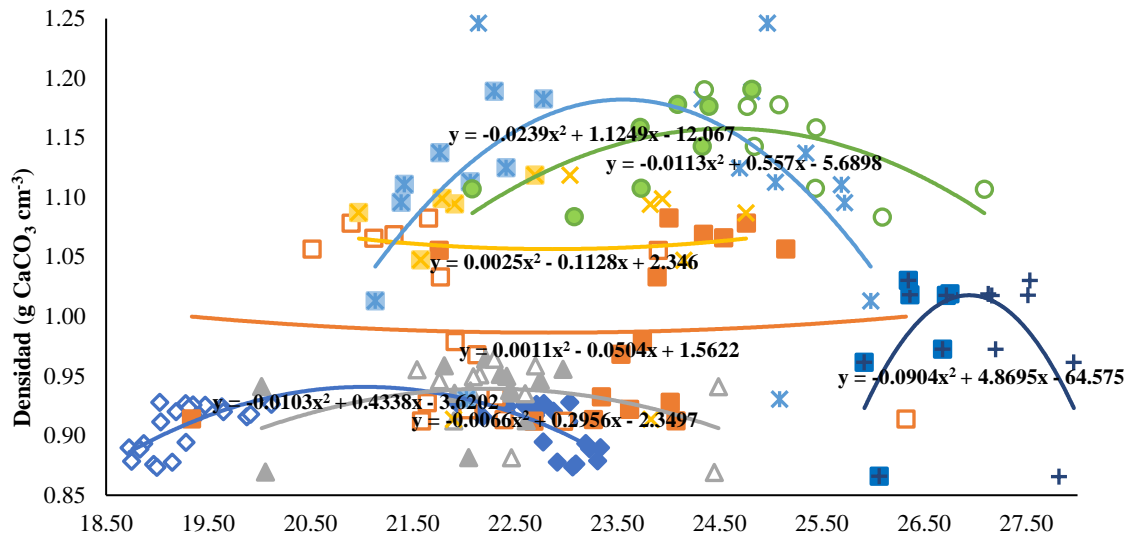
Finalmente, en La Entrega los modelos fueron significativos ( $p < 0.05$ ) (Tabla 7) en la extensión anual en función de Chla y calcificación anual en función de Chla y Kd490. En cuanto al resto de los modelos, los porcentajes de variabilidad explicada por los modelos de regresión resultaron bajos y no significativos ( $p > 0.05$ ) (Tabla 7).

Para ejemplificar lo anterior, se generaron curvas tipo Gauss de tolerancia ambiental para la densidad registrada en la banda de alta, baja densidad y anual en función de la TSM. Se observa, en términos generales, la existencia de dos patrones espaciales. El primero corresponde a valores de densidad relativamente pequeños en localidades de altas latitudes (i.e., Bahía de Los Ángeles) y su incremento hacia el sur (i.e., La Entrega). El segundo patrón corresponde al desplazamiento de las curvas de tolerancia hacia valores de temperatura más altos y el estrechamiento del umbral de tolerancia de *P. panamensis* conforme disminuye el gradiente latitudinal (i.e., La Entrega) (Figura 10).

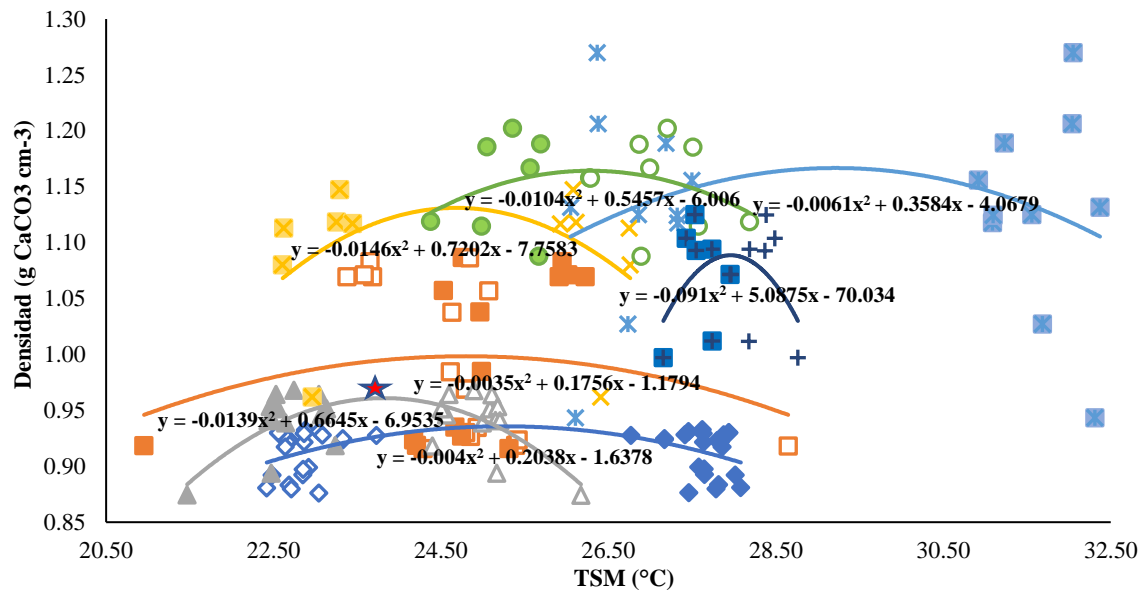
a)



b)



c)



- ◇ Bahía de Los Ángeles      □ Bahía Concepción      △ Bahía de La Paz
- × Cabo Pulmo                      \* Isla Isabel                      ○ Bahía Banderas
- + La Entrega

Figura 10. Modelos de tolerancia ambiental representados por curvas de distribución teórica gaussiana de la densidad esquelética del coral *P. panamensis* en función de la TSM (°C) de cada temporada para cada sitio. a) banda de alta densidad, b) banda de baja densidad, c) promedio anual. Los símbolos rellenos representan los valores esperados, los símbolos

abiertos los valores observados y los símbolos en forma de estrella representan los modelos significativos.

Tabla 7. Modelos de regresión polinómica de *P. panamensis* a nivel local en función de TSM, Chla, PAR, Kd490 para cada temporada. Se presentan los valores p de los coeficientes del modelo de regresión polinómica. Los valores en negrita representan modelos significativos ( $p < 0.05$ ).

Variable	Densidad									Extensión									Calcificación						N			
	Alta			Baja			Anual			Alta			Baja			Anual			Alta			Baja				Anual		
	R <sup>2</sup>	F	P	R <sup>2</sup>	F	P	R <sup>2</sup>	F	P	R <sup>2</sup>	F	P	R <sup>2</sup>	F	P	R <sup>2</sup>	F	P	R <sup>2</sup>	F	P	R <sup>2</sup>	F	P	R <sup>2</sup>	F	P	
Bahía de Los Ángeles																												
TSM	0.15	2.48	0.10	0.46	17.53	<0.001	0.08	1.87	0.17	0.01	0.19	0.83	0.01	0.14	0.87	0.03	0.57	0.57	0.00	0.08	0.92	0.02	0.36	0.70	0.03	0.64	0.53	44
Chl	<b>0.38</b>	12.65	<0.001	0.24	6.36	<0.001	0.19	4.68	<b>0.01</b>	0.01	0.16	0.86	0.05	1.18	0.32	0.03	0.62	0.54	0.02	0.51	0.60	0.06	1.36	0.27	0.04	0.90	0.42	
PAR	0.01	0.22	0.81	0.43	15.38	<0.001	0.08	1.87	0.17	0.00	0.04	0.96	0.00	0.01	0.99	0.01	0.11	0.90	0.00	0.04	0.96	0.00	0.00	1.00	0.01	0.23	0.80	
Kd490	<b>0.38</b>	12.64	<0.001	0.00	0.06	0.95	0.42	14.84	<0.001	0.03	0.54	0.59	0.22	5.70	<b>0.01</b>	0.16	3.96	<b>0.03</b>	0.04	0.91	0.41	0.21	5.32	<b>0.01</b>	0.19	4.95	<b>0.01</b>	
Bahía Concepción																												
TSM	0.15	2.48	0.10	0.00	0.03	0.97	0.03	0.47	0.63	0.17	3.03	0.06	0.23	4.38	<b>0.02</b>	0.29	5.97	<b>0.01</b>	0.20	3.67	<b>0.04</b>	0.19	3.43	<b>0.05</b>	0.26	5.21	<b>0.01</b>	32
Chl	0.05	0.83	0.44	0.09	1.36	0.27	0.04	0.59	0.56	0.03	0.50	0.61	0.00	0.01	0.99	0.00	0.06	0.94	0.02	0.35	0.71	0.00	0.01	0.99	0.02	0.30	0.74	
PAR	<b>0.39</b>	9.44	<0.001	0.01	0.13	0.88	0.33	7.10	<0.001	0.01	0.09	0.92	0.04	0.68	0.51	0.01	0.08	0.92	0.06	0.99	0.38	0.02	0.37	0.69	0.02	0.30	0.74	
Kd490	0.02	0.34	0.72	0.03	0.46	0.64	0.44	11.24	<0.001	0.00	0.00	1.00	0.01	0.11	0.89	0.01	0.16	0.85	0.04	0.62	0.54	0.03	0.40	0.67	0.04	0.66	0.53	
La Paz																												
TSM	0.11	1.44	0.26	0.17	2.41	0.11	0.47	10.38	<0.001	0.32	5.45	<b>0.01</b>	0.08	0.94	0.41	0.00	0.01	0.99	0.32	5.38	<b>0.01</b>	0.04	0.46	0.64	0.01	0.12	0.89	26
Chl	0.08	1.03	0.37	0.04	0.47	0.63	0.02	0.28	0.76	0.09	1.14	0.34	0.00	0.05	0.95	0.00	0.05	0.95	0.10	1.26	0.30	0.00	0.01	0.99	0.01	0.12	0.88	
PAR	0.00	0.05	0.95	0.03	0.33	0.72	0.00	0.02	0.98	0.11	1.39	0.27	0.16	2.15	0.14	0.05	0.58	0.57	0.09	1.12	0.34	0.16	2.19	0.13	0.04	0.53	0.59	
Kd490	0.08	0.94	0.40	0.00	0.01	0.99	0.03	0.32	0.73	0.08	1.04	0.37	0.03	0.40	0.68	0.01	0.14	0.87	0.09	1.16	0.33	0.04	0.46	0.64	0.01	0.16	0.86	
Cabo Pulmo																												
TSM	0.02	0.10	0.91	0.00	0.02	0.98	0.09	0.42	0.67	0.01	0.02	0.98	0.06	0.29	0.75	0.36	2.55	0.13	0.04	0.18	0.83	0.18	1.01	0.40	0.45	3.63	0.07	12
Chl	0.04	0.20	0.82	0.02	0.08	0.92	0.01	0.04	0.96	0.00	0.02	0.98	0.02	0.11	0.90	0.07	0.32	0.73	0.13	0.68	0.53	0.01	0.04	0.96	0.16	0.86	0.46	
PAR	0.04	0.19	0.83	0.36	2.55	0.13	0.42	3.25	0.09	0.04	0.19	0.83	0.34	2.36	0.15	0.11	0.55	0.59	0.20	1.10	0.38	0.17	0.90	0.44	0.14	0.72	0.51	
Kd490	0.05	0.26	0.78	0.00	0.01	0.99	0.01	0.03	0.97	0.00	0.00	1.00	0.05	0.22	0.80	0.02	0.10	0.90	0.10	0.50	0.62	0.02	0.08	0.92	0.11	0.57	0.59	
Isla Isabel																												
TSM	0.00	0.01	0.99	0.20	2.08	0.16	0.04	0.31	0.74	0.08	0.77	0.48	0.10	0.96	0.40	0.16	1.62	0.23	0.10	0.92	0.42	0.13	1.31	0.29	0.14	1.33	0.29	20
Chl	0.11	1.07	0.37	0.04	0.35	0.71	0.00	0.03	0.97	0.16	1.64	0.22	0.00	0.00	1.00	0.01	0.10	0.91	0.09	0.87	0.44	0.13	1.33	0.29	0.03	0.23	0.80	
PAR	0.00	0.01	0.99	0.00	0.00	1.00	0.16	1.65	0.22	0.11	1.09	0.36	0.12	1.18	0.33	0.18	1.90	0.18	0.08	0.76	0.48	0.09	0.87	0.44	0.10	0.89	0.43	
Kd490	0.05	0.47	0.63	0.07	0.60	0.56	0.02	0.20	0.82	0.20	2.13	0.15	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	1.00	0.14	1.34	0.29	0.00	0.00	1.00	0.01	0.06	0.94	
Bahía de Banderas																												
TSM	0.00	0.00	1.00	0.35	3.46	0.06	0.09	0.67	0.53	0.07	0.49	0.62	0.02	0.12	0.88	0.13	0.93	0.42	0.07	0.50	0.62	0.04	0.28	0.76	0.09	0.67	0.53	16
Chl	0.07	0.48	0.63	0.07	0.48	0.63	0.01	0.09	0.91	0.02	0.13	0.88	0.36	3.67	0.05	0.33	3.26	0.07	0.04	0.25	0.78	0.33	3.18	0.08	0.28	2.55	0.12	
PAR	0.00	0.00	1.00	0.11	0.79	0.47	0.09	0.63	0.55	0.19	1.53	0.25	0.02	0.13	0.88	0.00	0.00	1.00	0.22	1.86	0.20	0.02	0.16	0.85	0.00	0.03	0.97	
Kd490	0.05	0.36	0.70	0.06	0.39	0.68	0.00	0.02	0.98	0.03	0.22	0.80	0.35	3.45	0.06	<b>0.37</b>	3.85	<b>0.05</b>	0.05	0.35	0.71	0.32	3.02	0.08	0.33	3.15	0.08	
La Entrega																												
TSM	0.07	0.42	0.67	0.39	3.45	0.07	0.15	1.01	0.40	0.14	0.87	0.45	0.38	3.31	0.07	0.31	2.42	0.13	0.12	0.75	0.50	0.25	1.81	0.21	0.27	2.06	0.17	14
Chl	0.02	0.09	0.91	0.36	3.03	0.09	0.00	0.00	1.00	0.00	0.02	0.98	0.31	2.51	0.13	<b>0.52</b>	5.96	<b>0.02</b>	0.00	0.02	0.98	0.18	1.18	0.34	0.51	5.82	<b>0.02</b>	
PAR	0.01	0.06	0.94	0.03	0.17	0.84	0.09	0.55	0.59	0.00	0.00	1.00	0.06	0.33	0.73	0.19	1.27	0.32	0.00	0.00	1.00	0.07	0.39	0.68	0.12	0.74	0.50	
Kd490	0.02	0.11	0.90	0.38	3.38	0.07	0.04	0.24	0.79	0.29	2.23	0.15	0.41	3.83	0.05	0.36	3.12	0.08	0.05	0.28	0.76	0.24	1.69	0.23	0.49	5.38	<b>0.02</b>	

## 8. Discusión

### 8.1 Variación espacio-temporal de las características esclerocronológicas de *P. panamensis* a nivel regional y local en el Pacífico mexicano.

El objetivo del presente estudio fue comprender cómo los parámetros de crecimiento de *P. panamensis* responden a la variación espacial y a las condiciones ambientales a lo largo del tiempo a nivel regional y local desde el Golfo de California hasta el sur del Pacífico mexicano. Pese a que resulta complicado estimar la respuesta de las características esclerocronológicas de los corales ante los forzamientos ambientales en un gradiente espacio-temporal, esto es posible mediante la observación de la tendencia que sigue el crecimiento de *P. panamensis* a diferente escala en la región de estudio.

Los resultados evidenciaron que las características esclerocronológicas de *P. panamensis* en el Pacífico mexicano respondió diferencialmente a través del tiempo; mientras que se registra un incremento o tendencia positiva en la densidad del esqueleto registrada en las bandas de densidad alta, baja y anual, se observa un decremento o tendencia negativa en la tasa de extensión lo que se traduce en un descenso en la tasa de calcificación en función del tiempo. El incremento en la densidad del esqueleto a través del tiempo observado en la región del Pacífico mexicano es un artificio que resulta de la diferencia latitudinal del estudio y del sesgo temporal de los registros. Como puede notarse, los corales ubicados a una latitud mayor (i.e., Bahía de Los Ángeles) registraron valores de densidad menores (además de más antiguos) en sus esqueletos en comparación de los corales de menor latitud (i.e., La Entrega) que, coincidentemente, corresponde a los registros más recientes. No obstante, el artificio señalado, la tendencia hace evidente el efecto de la latitud en el crecimiento individual de los corales. Este efecto latitudinal puede explicarse debido a que existen fuertes variaciones

latitudinales en el estado de saturación de aragonita, temperatura y luz que son críticos para la fotosíntesis y la calcificación (Kleypas et al. 1999). Por ejemplo, conforme la latitud disminuye, la temperatura y la intensidad de luz incrementan y viceversa, lo que favorece la deposición de esqueletos más densos a menor latitud (Veron 2000, Allemand et al. 2011, Pratchett et al. 2015). En el Pacífico mexicano, las diferencias en las características esclerocronológicas en un gradiente latitudinal se atribuyen a las diferencias en las condiciones ambientales, a la morfología y a la variación de la microestructura de *P. panamensis* (Halfar et al. 2005; Paz-García et al. 2009; López-Pérez 2013; Norzagaray-López et al. 2014).

La tendencia en la densidad del esqueleto a nivel regional registrada en este estudio contrasta con lo reportado por Razak et al. (2019), quienes observaron que la densidad del esqueleto en corales del género *Porites* en la región del Indo-Pacífico, no presenta cambios a través del tiempo. Sin embargo, para corales del género *Porites* en la península de Tailandia-Malasia, Tanzil et al. (2013), describen un descenso significativo en la densidad esquelética, tasa de extensión y tasa de calcificación durante el periodo de 1980-2010, al igual que lo reportado por Anderson et al. (2017) para corales ramificados ubicados en la Gran Barrera Arrecifal donde indican que las tasas de crecimiento anual de todas las especies estudiadas se redujeron conforme disminuyó el gradiente latitudinal. Esto último coincide con el decremento en la tasa de extensión y la tasa de calcificación registrados en el Pacífico mexicano a nivel regional. En general, los resultados encontrados en el Pacífico mexicano coinciden con lo reportado para otras regiones del mundo que, en conjunto, apuntan a señalar un descenso generalizado de la calcificación de corales durante los últimos 20-30 años (Cooper et al. 2008, Tanzil et al. 2009, Carricart-Ganivet et al. 2012, Davis et al. 2021, esta contribución).



La tendencia negativa a nivel regional en la tasa de extensión y tasa de calcificación observada en el Pacífico mexicano podría estar relacionada principalmente, con la reducción de la tasa de extensión lineal en lugar de los cambios en la densidad del esqueleto (Tanzil et al. 2013), como lo describen Norzagaray-López et al. (2015). De acuerdo con estos últimos autores, en el Golfo de California, la tasa de calcificación de *P. panamensis* está relacionada principalmente con la tasa de extensión más que con las diferencias en la densidad del esqueleto. Aunque se sabe que los corales del género *Porites* se caracterizan por invertir mayor energía en la tasa de extensión y como consecuencia, las colonias que poseen esqueletos menos densos tienden a tener mayor tasa de calcificación (Carricart-Ganivet 2004), situación contraria a lo que sucede en la región del Pacífico mexicano.

El patrón de comportamiento inverso entre los valores de densidad registrada en la banda de alta y baja densidad y los valores de extensión y calcificación registrados en la banda de alta y baja densidad en todas las temporadas, fue reportado previamente por Lough y Barnes (2000) en la Gran Barrera Arrecifal, en donde la extensión en los corales masivos del género *Porites* se relacionó inversamente con la densidad del esqueleto, mientras que la extensión se ligó directamente con la calcificación (Figs. 5 y 6). Esta relación se debe a que en *Porites* la tasa de extensión y la tasa de calcificación se relacionan con la TSM mínima y no con la TSM máxima y, por consiguiente, la tasa de calcificación en *Porites* aumentaría inicialmente, como resultado del calentamiento global (Lough y Barnes 2000).

Los resultados previamente descritos muestran una semejanza en las tendencias que siguen los parámetros de crecimiento., además de que señalan una diferencia latitudinal y temporal en la región de estudio. Sin embargo, es importante tomar en cuenta que los corales crecen en entornos donde existen más de un forzamiento ambiental, por lo que dichos organismos están expuestos a múltiples factores de estrés simultáneamente (Gunderson et al. 2016, Ellis

et al. 2019, Wright et al. 2019), los cuales tienden a ejercer un efecto de acuerdo con su magnitud e influencia en cada región (Lough et al. 2016). Por consiguiente, al examinar simultáneamente los parámetros de crecimiento en función de más de una variable en el Pacífico mexicano, los resultados indican que, de acuerdo con los modelos de regresión múltiple a escala regional, un porcentaje importante de la variabilidad de las características esclerocronológicas de *P. panamensis* se explican por un conjunto de variables ambientales, geográficas y temporales. Notablemente, las variaciones regionales en latitud, PAR, longitud, Chla y, en menor medida, el tiempo explican porcentajes significativos de la variación en densidad, crecimiento y calcificación de *P. panamensis*.

Los resultados descritos anteriormente tienen semejanza con lo observado por Lough et al. (2016), quienes destacaron como principales controladores ambientales de las tasas de calcificación en corales del género *Porites* de la región del Océano Índico oriental a la TSM, Chla y PAR las cuales varían con la latitud; mostrando valores mayores de calcificación en corales expuestos a mayor profundidad, concentración baja de Chla, valores bajos de PAR y TSM cálida. Por el contrario, las tasas de calcificación más bajas se encontraron a 28°S de latitud, alta concentración de Chla, valores altos de PAR y TSM frías.

En el presente estudio a nivel regional en el Pacífico mexicano, los valores más altos y bajos de la tasa de calcificación en *Porites panamensis* ocurren inversamente a lo reportado por Lough et al (2016). Adicionalmente, la información recabada en este estudio indica que la TSM no tiene relación con los cambios en los parámetros de crecimiento a nivel regional. Al respecto, cabe destacar que en la mayoría de las investigaciones se señala que existe una fuerte influencia de la TSM sobre los parámetros de crecimiento (De'ath et al. 2009, Tanzil et al. 2013), lo cual se contradice con lo expuesto por Davis et al. (2021), quienes no encontraron una influencia general de la TSM en las tasas globales de calcificación en un

gradiente latitudinal en diversos arrecifes de diferentes regiones. Así mismo, pese a que existe una ausencia de relación entre la temperatura y la tasa de calcificación de los corales, la mayor concentración de Chla podría estar favoreciendo la heterotrofia como medio de obtención de energía para el proceso de calcificación, lo que justifica una mayor tasa de calcificación en este estudio para las colonias de coral de latitudes altas, lugar donde se registran las mayores concentraciones de Chla en comparación con las latitudes bajas (Ross et al. 2018).

Con base en los resultados previamente descritos, los valores más altos de variabilidad explicada por los modelos de regresión pertenecen a la densidad, seguido de la extensión y por último de la calcificación. Esta tendencia pudiera representar la sensibilidad de los parámetros de crecimiento ante las variables ambientales, temporales y geográficas. Por lo tanto, si se toma en cuenta que el crecimiento del esqueleto consiste en dos procesos diferentes: densificación (engrosamiento lateral) y extensión (crecimiento hacia arriba) (Mollica et al. 2018), sería el primero quien presenta mayor sensibilidad a los cambios en la cantidad y calidad de luz pues afectan el desempeño y/o la capacidad de los simbiontes para la obtención de energía y para translocar hidratos de carbono al hospedero que posteriormente serán destinados al proceso de crecimiento, el cual demanda altas cantidades de energía ((Furla et al. 2000, Horani et al. 2003). De tal forma, para *P. panamensis* podría significar que, al recibir mayor o menor cantidad de luz afecta el proceso de fotosíntesis para la obtención de energía necesaria para la formación del esqueleto (Ureña 2006). Estos resultados son semejantes con lo obtenido por Mollica et al. (2018), quienes compararon la densidad, extensión y calcificación del esqueleto de corales del género *Porites* procedentes del Pacífico en función de variables ambientales involucradas con la saturación de aragonita. Observaron que la densidad del esqueleto es sensible a los cambios en la saturación de

aragonita mientras que la extensión no lo es. Por lo tanto, la sensibilidad en la extensión puede verse afectada por otros factores o eventos estresantes (Davis et al. 2021). De esta manera, los valores más bajos de variabilidad explicada por los modelos de regresión para la tasa de calcificación se podrían relacionar principalmente a que la tasa de extensión no es sensible a los cambios en los estresores evaluados (Razak et al. 2019).

Considerando los valores de variabilidad explicada por los modelos de regresión múltiple a nivel regional para cada temporada, los valores más altos pertenecen a la densidad de la banda de densidad alta, seguidos de la densidad anual y por último de la densidad baja. Aunque se conoce que la formación de la banda de alta y baja densidad está fuertemente influenciada por las respuestas fisiológicas de los corales y de los simbioses a las condiciones ambientales (i.e., la respuesta estacional a forzamientos ambientales) (DeCarlo y Cohen, 2017). Los resultados a nivel regional demuestran que la banda de alta densidad que se deposita en el caso de los corales del género *porites* durante la temporada fría es más sensible a los cambios en las variables previamente expuestas en este estudio (Barnes y Lough 1993; Taylor et al. 1993). Sin embargo, Lough et al. (2016), no encontraron relación en el patrón de bandas de densidad anual de *Porites* con varias medidas de estacionalidad como la latitud, PAR o TSM, concluyendo que es posible que la estacionalidad ambiental no sea un control primario en la formación de bandas anuales de alta y baja densidad en los corales del género *Porites* (Lough et al 2016).

En general a nivel local, la densidad registrada en las bandas de alta densidad, baja y anual presentaron una tendencia negativa a través del tiempo en todas las localidades, al igual que los registros de extensión y calcificación de las bandas de alta densidad, baja y anual en la mayoría de las localidades. Este comportamiento ha sido reportado previamente por

Anderson et al. (2018) quienes indicaron un descenso en la densidad del esqueleto de corales del género *Porites* en función del tiempo en localidades de la Gran Barrera Arrecifal. Así mismo, reportaron disminución en la extensión y calcificación en sus esqueletos durante las décadas de 1990 y 2000. Sin embargo, Razak et al. (2019), en arrecifes ubicados en localidades en Palau, Papúa Occidental, Sulawesi central y en la Gran Barrera Arrecifal, observaron un comportamiento no lineal en la densidad, extensión y calcificación, en función del tiempo, es decir registraron aumentos y disminuciones temporales, lo cual contrasta con lo obtenido en este estudio. La tendencia negativa en las tasas de crecimiento generalmente se ha observado cuando los corales masivos están sometidos a estrés térmico durante periodos largos (De'ath et al. 2009, Tanzil et al. 2013). Se ha advertido que, durante eventos de estrés térmico, los corales comúnmente disminuyen su extensión y calcificación maximizando así sus posibilidades de supervivencia (D'Olivo y McCulloch 2017), aunque esto depende del grado de adaptación local de los corales (Pratchett et al. 2015). Contrario a lo anterior, se registraron tendencias positivas en la extensión y calcificación en localidades ubicadas en la entrada del golfo de California (i.e., Cabo Pulmo y Bahía de Banderas) y, notablemente, en el sur del Pacífico mexicano (i.e. La Entrega). Resultados similares fueron descritos por Tanzil et al. (2013) para corales del género *Porites* en la Península tailandesa-malaya en el sudeste asiático, en donde solo en una localidad de seis estudiadas no se evidenció un descenso en la tasa de calcificación a lo largo del tiempo. Estas diferencias probablemente se deban a la sensibilidad de las características esclerocronológicas a los estresores que dependerán y serán desiguales de acuerdo con las diferentes escalas temporales y espaciales, a la complejidad de los corales existente en cada localidad, a la presencia de factores de estrés adicionales (Ellis et al. 2019) y las limitantes ocasionadas por la variación durante los cambios estacionales en las temporadas frías y cálidas (Pratchett et al. 2015).

Los resultados de los modelos de regresión múltiple, a diferencia de los obtenidos a escala regional, escasamente se relacionaron con el tiempo (i.e., Bahía de Los Ángeles, Bahía Concepción, La Paz e Isla Isabel), seguido de PAR (i.e., Bahía de los Ángeles) y Kd490 (i.e., La Entrega). Estos resultados se asemejan a lo obtenido a nivel regional respecto a los valores significativos con el tiempo. En el caso del resto de las localidades donde PAR no resultó significativa, Ureña (2006) demostró en su estudio, que el crecimiento de las especies *O. annularis*, *M. cavernosa* y *A. cervicornis* en diversos arrecifes de Puerto Rico, en diferentes localidades, no presentaron correlación con PAR, concluyendo que la luz no es un factor determinante en la respuesta de crecimiento para las especies. Lo cual pone de manifiesto que la sensibilidad de una especie de coral ante las diferentes condiciones varía en cada localidad, pese a ser de la misma especie (Lough y Barnes 1990). Así mismo, en el caso de Bahía de los Ángeles, localidad ubicada a una latitud alta, la PAR resultó significativa respecto a la tasa de calcificación anual, lo que podría sugerir que la calcificación en esta localidad es potenciada por la disponibilidad de luz (Allemand et al. 2011; Horani et al. 2003), por lo que los corales en esta localidad presentan una mayor eficiencia fotosintética durante los periodos de luz adecuados (Ross et al. 2018). Adicionalmente, en la localidad de La Entrega, Kd490 resultó significativo respecto a la calcificación anual. Esta información podría sugerir que las colonias de coral se encuentren más expuestas a la luz superficial, debido a que se conoce que la atenuación de la luz con el aumento de la profundidad disminuye las tasas de crecimiento (Grigg 2006).

Con relación a lo anteriormente expuesto, el análisis de regresión múltiple reveló que, a nivel local, el porcentaje de variabilidad explicada por los modelos de regresión resultó más alto para la densidad, seguido de la extensión y por último de la calcificación. Este patrón tiene relación con lo descrito con anterioridad para el nivel regional en este estudio. Por consiguiente, en cada localidad, ocurren procesos semejantes que explican la sensibilidad diferencial de los parámetros de crecimiento respecto a las variables ambientales.

Sin embargo, en general los valores de variabilidad explicada por los modelos de regresión resultaron mayores para la banda de densidad alta en sitios ubicados a mayor latitud, en contraparte, en las localidades ubicadas en latitudes más bajas los porcentajes de variabilidad explicada fueron más altos para la banda de densidad baja. Ross et al. (2018) describieron un patrón similar en colonias de coral de *T. reniformis*, donde las tasas de calcificación fueron mayores durante el invierno en comparación con el verano, lo cual contrasta con el patrón ya establecido de aumento de la calcificación en el verano tanto en corales de latitudes altas y bajas. Estos hallazgos probablemente tengan relación con el tiempo de exposición a eventos de alto estrés (Razak et al. 2019) que inciten una aclimatación estacional con una mayor eficiencia para depositar esqueletos más densos en invierno para las colonias de latitudes altas y viceversa.

## 8.2 Límites de tolerancia

La densidad tuvo un comportamiento gaussiano en función de los valores observados y esperados de la temperatura en *P. panamensis*. Este comportamiento ha sido previamente reportado en otros trabajos realizados por diversos autores quienes observaron la variación en los parámetros de crecimiento en función de variaciones de temperatura para varias

especies de coral. Por ejemplo, Marshall y Clode (2004), observaron la misma distribución de las tasas de calcificación en función de la TSM en corales de los géneros *Galaxea* y *Dendrophyllia*, mientras que Wóirum et al. (2007), observaron esta misma distribución en corales del género *Montastraea* del Caribe mexicano donde alcanzan su umbral de tolerancia a los 28.8 °C.

Los resultados de las distribuciones gaussianas sugieren que *P. panamensis* tiende a ajustar su umbral de tolerancia térmica en función de la latitud en la cual se encuentran las colonias. En general los datos indican que el umbral en el cual la especie deposita CaCO<sub>2</sub>, es más amplio en las latitudes altas, aunque los valores de densidad máximos alcanzados son menores, mientras que al disminuir la latitud se alcanzan valores de densidad mayores, pero el umbral dentro del cual ocurren los cambios de densidad son estrechos. A su vez, la amplitud en el umbral oscila entre la temporada alta y baja. Por ejemplo, los corales que se desarrollan en localidades de latitudes más altas, se registra un rango de temperatura de alrededor de 10°C de diferencia entre la temperatura más baja y la más alta documentadas durante la temporada cálida (i.e., Bahía de Los Ángeles), lo cual coincide con lo propuesto por Jurriaans y Hoogenboom (2020) para colonias de *P. cylindrica* localizadas en la Gran Barrera Arrecifal. Caso contrario a lo observado en los corales que se desarrollan en latitudes más bajas (i.e., La Entrega), donde los organismos crecen en intervalos de temperatura más reducidos (3°C de diferencia entre la temperatura más baja y alta de la misma temporada) como lo indica Nozawa et al. (2021) en corales de los géneros *Acropora* y *Pocillopora*, los cuales alcanzan su máximo crecimiento en un umbral más corto ante la variación latitudinal. Aunado a los resultados observados en este estudio, al analizar las relaciones hiperbólicas a nivel local para las bandas de densidad, los datos indican que, durante el depósito de la banda



de densidad alta, la densidad incrementa conforme aumenta la temperatura hasta alcanzar un máximo, luego de lo cual el incremento en la temperatura es acompañado de un decremento en densidad. Se podría suponer que este fenómeno se debe a que la temperatura del agua de mar influye directamente en el metabolismo de los corales (Jurriaans y Hoogenboom 2019) y en la acción que cumplen los simbioses para que en el proceso de fijación de carbono mediante la fotosíntesis sea traslocado desde el simbionte algal que promueve el crecimiento del coral (Colombo-Pallota et al. 2010). Como lo mencionan Hoadley et al. (2021), quienes observaron comportamientos semejantes a los obtenidos en el presente trabajo en corales del género *Porites* ubicados en arrecifes de Palau en el indo-Pacífico; colonias de *P. cylindrica* presentaron mayor asimilación de carbono por parte de los simbioses para ser traslocado al esqueleto del coral a una temperatura alrededor de 32°C, temperatura similar a la registrada en las latitudes más bajas en este estudio y donde se registraron valores más altos de densidad. Sin embargo, estos mismos autores observaron que en colonias de *P. rus* expuestas a altas temperaturas, los simbioses redujeron su capacidad para translocar carbono al esqueleto del coral lo cual se tradujo en una disminución en el crecimiento. Así mismo, Jurriaans y Hoogenboom (2020) advirtieron que, en la Gran Barrera Arrecifal, las tasas de fotosíntesis y el rendimiento fotoquímico del fotosistema II en función de la temperatura presentan un comportamiento gaussiano, en el que colonias de *A. valenciennesi* cambian su temperatura óptima a una más alta en verano, como lo que ocurre en la mayoría de las localidades en el Pacífico mexicano. Lo cual Indica una alta plasticidad térmica de *P. panamensis* que les permite ajustar su umbral de tolerancia de acuerdo con las fluctuaciones de la temperatura (Jurriaans y Hoogenboom 2020).

### *8.3 Sincronicidad y asincronisidad*

Los resultados obtenidos de las pendientes de los modelos de regresión indican que la densidad registrada en las bandas de alta densidad, baja y promedio anual a nivel local, tienden a comportarse asincrónicamente entre localidades en función del tiempo, es decir, responden diferencialmente a los estresores ambientales. Estos resultados indican que los forzamientos que controlan la densidad, el crecimiento y la calcificación varían espacial y temporalmente en función de las adecuaciones locales afectando así la respuesta fisiológica en los organismos (Gunderson et al. 2016) lo cual es ecológicamente relevante a nivel local (Gove et al. 2015). De acuerdo a Bouwmeester et al. (2021), en las localidades donde no existe sincronicidad en la respuesta fisiológica de los corales, se observa que la variación en el rango y las amplitudes de los forzamientos ambientales no están relacionados con la latitud y la variación temporal; inversamente, las sincronías en las pendientes de los modelos de regresión pueden sugerir que las variables ambientales podrían presentar menor variabilidad a lo largo del tiempo (Guest et al. 2005), permitiendo así que se susciten combinaciones y restricciones ambientales, que derivan en estrategias de adaptación locales (Koenig et al. 2003). Concurrentemente, se distingue una sincronicidad en las pendientes de regresión entre algunos grupos de localidades que al ser comparados con los modelos de regresión polinómica, se observa que la densidad en función de la temperatura en cada localidad sigue también un patrón sincrónico en donde se distinguen dos grupos de localidades: a) localidades ubicadas a mayor latitud (i.e., Bahía de los Ángeles, Bahía Concepción y La Paz) y b) localidades a latitudes más bajas (i.e., Cabo Pulmo, Isla Isabel y Bahía de Banderas). Sin embargo, identificar los forzamientos responsables de la variación en la sincronía resulta complicado (Koenig et al. 2003, Bouwmeester et al. 2021), ya que depende de la magnitud y

el momento relativo de cada uno de ellos (Gunderson et al. 2016). Aunque los modelos de regresión múltiple a nivel local indican que probablemente los forzamientos responsables de tal sincronía son el tiempo y PAR.

## 9. Conclusión

- La especie de coral *P. panamensis* en este estudio muestra diferentes tendencias en las características esclerocronológicas en función del tiempo en el Pacífico mexicano a nivel regional y local.
- A nivel regional en el Pacífico mexicano, la tendencia positiva o incremento en la banda de densidad alta, baja y promedio anual se atribuye a la diferencia latitudinal y al sesgo temporal de los registros; mientras que, la tendencia negativa o decremento de la extensión es consecuencia de la disminución de la extensión en lugar de los cambios en la densidad del esqueleto lo que deriva en una reducción de la calcificación.
- Las tendencias en las características esclerocronológicas a nivel regional en el Pacífico mexicano, se explican por un conjunto de variaciones regionales en latitud, PAR, longitud, Chla y Tiempo.
- A nivel regional, el proceso de densificación presenta mayor sensibilidad a los cambios en la cantidad y calidad de luz; mientras que la extensión sería afectada por otros factores o eventos estresantes no evaluados en el presente documento.
- A nivel local en el Pacífico mexicano, la tendencia negativa en la densidad alta, baja y promedio anual al igual que la extensión y calcificación en la mayoría de las

localidades, se explica por las fluctuaciones ambientales específicas de cada localidad.

- A nivel local, las colonias de coral presentan una respuesta aclimatoria estacional con mayor eficiencia para depositar esqueletos más densos en la temporada cálida para las colonias de *P. panamensis* de latitudes bajas y en la temporada fría para las colonias de latitudes altas.
- Entre las variables de crecimiento a nivel local, se observa una distribución gaussiana de la densidad en función de los valores observados y esperados de temperatura, lo cual representa un indicativo de la existencia de un umbral de tolerancia ambiental en el cual la especie deposita  $\text{CaCO}_3$ , siendo dicho umbral más amplio en las latitudes altas y menor en latitudes bajas. En el Pacífico mexicano, se presentan sincronías diferenciales entre grupos de localidades a lo largo del gradiente latitudinal que se explican por el ritmo en el comportamiento de crecimiento que se atribuye a forzamientos responsables de tal variación.

## 10. Referencias

- Aguirre, R. (2002). Los mares mexicanos a través de la percepción remota. *Temas Selectos de Geografía, Instituto de Geografía, UNAM. Plaza y Valdés Ed, México, DF, 95.*
- Allemand, D., Ferrier-Pagès, C., Furla, P., Houlbrèque, F., Puverel, S., Reynaud, S., . . . Zoccola, D. (2004). Biomineralisation in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. *Comptes Rendus Palevol, 3(6-7), 453-467.*
- Allemand, D., Tambutté, É., Zoccola, D., & Tambutté, S. (2011). Coral calcification, cells to reefs. *Coral reefs: an ecosystem in transition, 119-150.*
- 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, 369-403.*
- Anderson, K. D., Cantin, N. E., Heron, S. F., Pisapia, C., & Pratchett, M. S. (2017). Variation in growth rates of branching corals along Australia's Great Barrier Reef. *Scientific reports, 7(1), 1-13.*
- Ban, S. S., Graham, N. A., & Connolly, S. R. (2014). Evidence for multiple stressor interactions and effects on coral reefs. *Global change biology, 20(3), 681-697.*
- Barnes, D., & Lough, J. (1989). The nature of skeletal density banding in scleractinian corals: fine banding and seasonal patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 126(2), 119-134.*
- Barnes, D., & Lough, J. (1993a). On the nature and causes of density banding in massive coral skeletons. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 167(1), 91-108.*
- Barnes, D., & Lough, J. (1993b). On the nature and causes of density banding in massive coral skeletons. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 167(1), 91-108.*
- Barott, K. L., Venn, A. A., Thies, A. B., Tambutté, S., & Tresguerres, M. (2020). Regulation of coral calcification by the acid-base sensing enzyme soluble adenylyl cyclase. *Biochemical and biophysical research communications, 525(3), 576-580.*
- Barton, E. D., & Argote, M. L. (1980). Hydrographic variability in an upwelling area off northern Baja California in June 1976.
- Bastidas Salamanca, M. L., Rodríguez Rubio, E., & Ortiz Galvis, J. R. (2006). Obtención y validación de clorofila en la cuenca pacífica colombiana a partir de imágenes satelitales.

- Bernal, G., Poveda, G., Roldán, P., & Andrade, C. (2006). Patrones de variabilidad de las temperaturas superficiales del mar en la costa Caribe colombiana. *Rev. Acad. Colomb. Cienc*, 30(115), 195-208.
- Birkeland, C. (2015). Coral reefs in the anthropocene. In *Coral reefs in the Anthropocene* (pp. 1-15). Springer.
- Brachert, T. C., Corrège, T., Reuter, M., Wrozyna, C., Londeix, L., Spreter, P., & Perrin, C. (2020). An assessment of reef coral calcification over the late Cenozoic. *Earth-Science Reviews*, 204, 103154.
- 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.
- Cabral-Tena, R. A., Sánchez, A., Reyes-Bonilla, H., Ruvalcaba-Díaz, A. H., & Balart, E. F. (2016). Sex-associated variations in coral skeletal oxygen and carbon isotopic composition of *Porites panamensis* in the southern Gulf of California. *Biogeosciences*, 13(9), 2675-2687.
- Carpenter, K. E., Abrar, M., Aeby, G., Aronson, R. B., Banks, S., Bruckner, A., . . . DeVantier, L. (2008). One-third of reef-building corals face elevated extinction risk from climate change and local impacts. *Science*, 321(5888), 560-563.
- Carricart-Ganivet, J. (2007). Annual density banding in massive coral skeletons: result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity? *Marine biology*, 153(1), 1-5.
- Carricart-Ganivet, J., Vásquez-Bedoya, L., Cabanillas-Terán, N., & Blanchon, P. (2013). Gender-related differences in the apparent timing of skeletal density bands in the reef-building coral *Siderastrea siderea*. *Coral Reefs*, 32(3), 769-777.
- 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.
- 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.
- 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.

- Carricart-Ganivet, J. P., Cabanillas-Terán, 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.
- Carricart-Ganivet, J. P., Horta-Puga, G., Ruiz-Zárte, M. A., & Ruiz-Zárte, E. (1994). Tasas retrospectivas de crecimiento del coral hermatípico *Montastrea annularis* (Scleractinia: Faviidae) en arrecifes al sur del Golfo de México. *Revista de biología tropical*, 515-521.
- 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.
- Chave, K. E., Smith, S. V., & Roy, K. J. (1972). Carbonate production by coral reefs. *Marine Geology*, 12(2), 123-140.
- Cohen, A. L., & McConnaughey, T. A. (2003). Geochemical perspectives on coral mineralization. *Reviews in mineralogy and geochemistry*, 54(1), 151-187.
- Coles, S. L., & Ruddy, L. (1995). Comparison of water quality and reef coral mortality and growth in southeastern Kane'ohe Bay, O'ahu, Hawai'i, 1990 to 1992, with conditions before sewage diversion.
- Colombo-Pallotta, M., Rodríguez-Román, A., & Iglesias-Prieto, R. (2010). Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glycerol. *Coral Reefs*, 29(4), 899-907.
- Cooper, T. F., De'Ath, G., Fabricius, K. E., & Lough, J. M. (2008). Declining coral calcification in massive *Porites* in two nearshore regions of the northern Great Barrier Reef. *Global Change Biology*, 14(3), 529-538.
- Cooper, T. F., O'Leary, R. A., & Lough, J. M. (2012). Growth of Western Australian corals in the Anthropocene. *Science*, 335(6068), 593-596.
- Cortés, J., Enochs, I. C., Sibaja-Cordero, J., Hernández, L., Alvarado, J. J., Breedy, O., . . . Hermosillo, A. (2017). Marine biodiversity of Eastern Tropical Pacific coral reefs. In *Coral reefs of the eastern tropical Pacific* (pp. 203-250). Springer.
- Crabbe, M. J. C. (2010). Computational biology approaches to plant metabolism and photosynthesis: applications for corals in times of climate change and environmental stress. *Journal of integrative plant biology*, 52(8), 698-703.
- Davis, K. L., Colefax, A. P., Tucker, J. P., Kelaher, B. P., & Santos, I. R. (2021). Global coral reef ecosystems exhibit declining calcification and increasing primary productivity. *Communications Earth & Environment*, 2(1).

- De'ath, G., Lough, J. M., & Fabricius, K. E. (2009). Declining coral calcification on the Great Barrier Reef. *Science*, 323(5910), 116-119.
- DeCarlo, T. M., & Cohen, A. L. (2017). Dissepiments, density bands and signatures of thermal stress in *Porites* skeletons. *Coral Reefs*, 36(3), 749-761.
- DeCarlo, T. M., Cohen, A. L., Wong, G. T., Shiah, F. K., Lentz, S. J., Davis, K. A., . . . Lohmann, P. (2017). Community production modulates coral reef pH and the sensitivity of ecosystem calcification to ocean acidification. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(1), 745-761.
- Dullo, W.-C. (2005). Coral growth and reef growth: a brief review. *Facies*, 51(1), 33-48.
- Durazo, R., & Baumgartner, T. (2002). Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997–1999. *Progress in Oceanography*, 54(1-4), 7-31.
- D'Olivo, J., & McCulloch, M. (2017). Response of coral calcification and calcifying fluid composition to thermally induced bleaching stress. *Scientific reports*, 7(1), 1-15.
- Edding, M., Tala, F., & Vásquez, J. (2006). Fotosíntesis, productividad y algas marinas. *Fisiología Vegetal. Ediciones Universidad de La Serena*, 1-39.
- Edmunds, P. J. (2014). Is acclimation beneficial to scleractinian corals, *Porites* spp.? *Marine biology*, 161(7), 1531-1542.
- Elizalde Rendón, E. M., Ganivet, C., Juan, P., & Leyte Morales, G. E. (2010). *Crecimiento del coral Porites astreoides bajo distintos regímenes de temperatura*.
- Ellis, J. I., Jamil, T., Anlauf, H., Coker, D. J., Curdia, J., Hewitt, J., . . . Hariprasad, D. (2019). Multiple stressor effects on coral reef ecosystems. *Global change biology*, 25(12), 4131-4146.
- Falter, J. L., Lowe, R. J., Zhang, Z., & McCulloch, M. (2013). Physical and biological controls on the carbonate chemistry of coral reef waters: effects of metabolism, wave forcing, sea level, and geomorphology. *PloS one*, 8(1), e53303.
- Fiedler, P. C., & Lavín, M. F. (2017). Oceanographic conditions of the eastern tropical Pacific. In *Coral reefs of the eastern tropical Pacific* (pp. 59-83). Springer.
- Fine, M., & Tchernov, D. (2007). Las especies de corales escleractíneos sobrevivir y recuperarse de descalcificación. *Science*.
- Fitt, W. K., Brown, B. E., Warner, M. E., & Dunne, R. P. (2001). Coral bleaching: interpretation of thermal tolerance limits and thermal thresholds in tropical corals. *Coral reefs*, 20(1), 51-65.



- Fouke, K. W., Trop, J. M., & Sivaguru, M. (2021). Changes in Coral Skeleton Growth Recorded by Density Band Stratigraphy, Crystalline Structure, and Hiatuses. *Frontiers in Marine Science*, 8, 725122.
- Furla, P., Allemand, D., Shick, J. M., Ferrier-Pagès, C., Richier, S., Plantivaux, A., . . . Tambutté, S. (2005). The symbiotic anthozoan: a physiological chimera between alga and animal. *Integrative and Comparative Biology*, 45(4), 595-604.
- Garcia, D. A. P., Bonilla, H. R., y Cortes, M. P. H. (2008). Genetic variation in two morphotypes of *Porites panamensis* from the Gulf of California, Mexico. Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium: Fort Lauderdale, Florida, USA, July 7-11, 2008,
- 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.
- Glynn, P. W., Alvarado, J. J., Banks, S., Cortés, J., Feingold, J. S., Jiménez, C., . . . Moanga, D. A. (2017). Eastern Pacific coral reef provinces, coral community structure and composition: an overview. *Coral reefs of the eastern tropical Pacific*, 107-176.
- Glynn, P. W., & Manzello, D. P. (2015). Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance. In *Coral reefs in the Anthropocene* (pp. 67-97). Springer.
- Gonzalez-Silvera, A., Santamaria-del-Angel, E., Millan-Nunez, R., & Manzo-Monroy, H. (2004). Satellite observations of mesoscale eddies in the Gulfs of Tehuantepec and Papagayo (Eastern Tropical Pacific). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(6-9), 587-600.
- Grossi Gallegos, H. (2003). Estimación de la distribución espacial en Argentina de la Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR). Anais do XIII Congresso Brasileiro de Agrometeorologia,
- Grossi Gallegos, H. (2004). Distribución espacial de la radiación fotosintéticamente activa en Argentina. *Meteorológica*, 29(1-2), 27-36.
- Halfar, J., Godinez-Orta, L., Riegl, B., Valdez-Holguin, J., & Borges, J. (2005). Living on the edge: high-latitude *Porites* carbonate production under temperate eutrophic conditions. *Coral Reefs*, 24(4), 582-592.
- Harley, C. D., Randall Hughes, A., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J., Thornber, C. S., . . . Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology letters*, 9(2), 228-241.
- Hoadley, K. D., Pettay, D. T., Lewis, A., Wham, D., Grasso, C., Smith, R., . . . Warner, M. E. (2021). Different functional traits among closely related algal symbionts dictate

- stress endurance for vital Indo-Pacific reef-building corals. *Global Change Biology*, 27(20), 5295-5309.
- Hoegh-Guldberg, O. (1999). Coral bleaching, climate change, and the future of the world's coral reefs. *Mar Freshw Res*, 50, 839-866.
- Horta-Puga, G., & Carricart-Ganivet, J. P. (1993). Corales pétreos recientes (Milleporina, Stylasterina y Scleractinia) de México. *Biodiversidad Marina y Costera de México. Comisión Nacional de Biodiversidad y CIQRO, México*, 66-80.
- Hubbard, D. K. (2015). Reef biology and geology—not just a matter of scale. In *Coral reefs in the Anthropocene* (pp. 43-66). Springer.
- Hughes, T. P., Anderson, K. D., Connolly, S. R., Heron, S. F., Kerry, J. T., Lough, J. M., . . . Bridge, T. C. (2018). Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene. *Science*, 359(6371), 80-83.
- Hunter, C. L., & Evans, C. W. (1995). Coral reefs in Kaneohe Bay, Hawaii: two centuries of western influence and two decades of data. *Bulletin of Marine Science*, 57(2), 501-515.
- Isdale, P. P. (1983). Geographical patterns in coral growth rates on the Great Barrier Reef. Proceedings: Inaugural Great Barrier Reef Conference, Townsville Aug 28-Sept 2, 1983-pages: 327-330,
- Ji, Z.G. (2008). Hydrodynamics and water quality. Modeling rivers, lakes, and estuaries. A John Wiley & Sons. Inc. Publication.
- Jurriaans, S., & Hoogenboom, M. (2019). Thermal performance of scleractinian corals along a latitudinal gradient on the Great Barrier Reef. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1778), 20180546.
- Jurriaans, S., & Hoogenboom, M. O. (2020). Seasonal acclimation of thermal performance in two species of reef-building corals. *Marine Ecology Progress Series*, 635, 55-70.
- Kahng, S. E., Akkaynak, D., Shlesinger, T., Hochberg, E. J., Wiedenmann, J., Tamir, R., & Tchernov, D. (2019). Light, temperature, photosynthesis, heterotrophy, and the lower depth limits of mesophotic coral ecosystems. In *Mesophotic coral ecosystems* (pp. 801-828). Springer.
- Kleypas, J. A., Mcmanus, J. W., & Meñez, L. A. B. (1999). Environmental Limits to Coral Reef Development: Where Do We Draw the Line? *American Zoologist*, 39(1), 146-159.
- Knutson, D. W., Buddemeier, R. W., & Smith, S. V. (1972). Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science*, 177(4045), 270-272.

- Kurihara, H. p. c. M. s. m.-b. c., text-align:justify, line-height:, normal, mso-layout-grid-align:none, & text-autospace:none">. (2020 <p class="MsoNormal" style="margin-
- LaJeunesse, T. C., Parkinson, J. E., Gabrielson, P. W., Jeong, H. J., Reimer, J. D., Voolstra, C. R., & Santos, S. R. (2018). Systematic revision of Symbiodiniaceae highlights the antiquity and diversity of coral endosymbionts. *Current Biology*, 28(16), 2570-2580. e2576.
- LaJeunesse, T. C., Smith, R., Walther, M., Pinzón, J., Pettay, D. T., McGinley, M., . . . Pérez, A. L. (2010). Host–symbiont recombination versus natural selection in the response of coral–dinoflagellate symbioses to environmental disturbance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1696), 2925-2934.
- Lavín, M., Beier, E., Gómez-Valdés, J., Godínez, V. M., & García, J. (2006). On the summer poleward coastal current off SW México. *Geophysical Research Letters*, 33(2).
- Londoño-Cruz, E., Valencia-Giraldo, D. E., Zapata, F., Tavera, J. J., Isaza-López, L. M., Céspedes-Rodríguez, E., . . . Cruz, M. C. (2019). *Arrecifes coralinos: Balance entre construcción y destrucción*. Programa Editorial UNIVALLE.
- Lough, J., & Barnes, D. (1992). Comparisons of skeletal density variations in *Porites* from the central Great Barrier Reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 155(1), 1-25.
- Lough, J., & Barnes, D. (2000). Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 245(2), 225-243.
- Lough, J., Barnes, D., Devereux, M., Tobin, B., & Tobin, S. (1999). Variability in growth characteristics of massive *Porites* on the Great Barrier Reef.
- Lough, J., Cantin, N., Benthuyssen, J., & Cooper, T. (2016). Environmental drivers of growth in massive *Porites* corals over 16 degrees of latitude along Australia's northwest shelf. *Limnology and Oceanography*, 61(2), 684-700.
- Lough, J. M. (2008). Coral calcification from skeletal records revisited. *Marine Ecology Progress Series*, 373, 257-264.
- Lough, J. M., & Cooper, T. F. (2011). New insights from coral growth band studies in an era of rapid environmental change. *Earth-Science Reviews*, 108(3-4), 170-184.
- Lynn, R. J., & Simpson, J. J. (1987). The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 92(C12), 12947-12966.
- López, C. O. N. (2010). Producción potencial de carbonato de calcio por *Porites panamensis* en dos comunidades arrecifales del Pacífico mexicano.

- López-Calderón, J., Manzo-Monroy, H., Santamaría-del-Ángel, E., Castro, R., González-Silvera, A., & Millán-Núñez, R. (2006). Variabilidad de mesoescala del Pacífico tropical mexicano mediante datos de los sensores TOPEX y SeaWiFS. *Ciencias marinas*, 32(3), 539-549.
- López-Pérez, R. (2013). Species composition and morphologic variation of Porites in the Gulf of California. *Coral Reefs*, 32(3), 867-878.
- 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.
- Mallon, J., Cyronak, T., Hall, E. R., Banaszak, A. T., Exton, D. A., & Bass, A. M. (2022). Light-driven dynamics between calcification and production in functionally diverse coral reef calcifiers. *Limnology and Oceanography*.
- Marshall, A., & Clode, P. (2004). Calcification rate and the effect of temperature in a zooxanthellate and an azooxanthellate scleractinian reef coral. *Coral reefs*, 23(2), 218-224.
- McClain, C. R., Christian, J. R., Signorini, S. R., Lewis, M. R., Asanuma, I., Turk, D., & Dupouy-Douchement, C. (2002). Satellite ocean-color observations of the tropical Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(13-14), 2533-2560.
- 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.
- 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.
- Moreira, J., Carpintero, I., Crespo, R., Granado, L., Montoya, G., Pino, I., & Rodríguez, A. (2009). Generación de indicadores para el seguimiento de la calidad de las aguas litorales. Evolución de la turbidez en la desembocadura del río Guadalquivir. Memorias del XIII Congreso de la Asociación Española de Teledetección. Calatayud,
- Moreno Hernández, C. (2016). *Validación de las corrientes climatológicas del océano Pacífico mexicano simuladas por el modelo regional ROMS*
- Morgan, K., & Kench, P. (2014). A detrital sediment budget of a Maldivian reef platform. *Geomorphology*, 222, 122-131.

- Müller-Karger, F. E., & Fuentes-Yaco, C. (2000). Characteristics of wind-generated rings in the eastern tropical Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 105(C1), 1271-1284.
- Norzagaray-López, C. O., Calderón-Aguilera, L. E., Álvarez-Filip, L., Barranco-Servin, L. M., Cabral-Tena, R. A., Carricart-Ganivet, J. P., . . . Pérez-España, H. (2019). Arrecifes y comunidades coralinas. In *Estado del Ciclo del Carbono: Agenda Azul y Verde. Programa Mexicano del Carbono. Texcoco, Estado de México, México* (pp. 716).
- 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.
- Otero, E., & Carbery, K. K. (2005). Chlorophyll a and turbidity patterns over coral reefs systems of La Parguera Natural Reserve, Puerto Rico. *Revista de biología tropical*, 53, 25-32.
- Palazov, A. V. (2004). Application of light attenuation measurement for the determination of vertical plankton distribution in seawater. *The colour of ocean data*, 217.
- Palumbi, S. R., Barshis, D. J., Traylor-Knowles, N., & Bay, R. A. (2014). Mechanisms of reef coral resistance to future climate change. *Science*, 344(6186), 895-898.
- Paz, F., Wong, J., & Torres, R. (2015). Estado actual del conocimiento del ciclo del carbono y sus interacciones en México: Síntesis a 2015. *Serie Síntesis Nacionales. Texcoco, Estado de México, México: Programa Mexicano del Carbono-Centro del Cambio Global y la Sustentabilidad en el Sureste, AC-Universidad Juárez Autónoma de Tabasco*.
- Pratchett, M. S., Anderson, K. D., Hoogenboom, M. O., Widman, E., Baird, A. H., Pandolfi, J. M., . . . Lough, J. M. (2015). Spatial, temporal and taxonomic variation in coral growth implications for the structure and function of coral reef ecosystems. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 53, 215-295.
- Putnam, H. M. (2021). Avenues of reef-building coral acclimatization in response to rapid environmental change. *Journal of Experimental Biology*, 224(Suppl\_1), jeb239319.
- Razak, T. B., Roff, G., Lough, J. M., & Mumby, P. J. (2020). Growth responses of branching versus massive corals to ocean warming on the Great Barrier Reef, Australia. *Science of The Total Environment*, 705, 135908.
- Razak, T. B., Roff, G., Lough, J. M., Prayudi, D., Cantin, N. E., & Mumby, P. J. (2019). Long-term growth trends of massive *Porites* corals across a latitudinal gradient in the Indo-Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 626, 69-82.

- Reyes-Bonilla, H., & López-Pérez, A. (1998). Biogeography of the stony corals (Scleractinia) of the Mexican Pacific. *Ciencias Marinas*, 24(2), 211-224.
- Riebeek, H. (2005). Paleoclimatology: The Ice Core Record: Feature Articles.
- Righini, R., & Grossi Gallegos, H. (2005). Análisis de la correlación entre la radiación fotosintéticamente activa y la radiación solar global en San Miguel, provincia de Buenos Aires. *Avances en Energías Renovables y Medio Ambiente*, 9.
- Rodríguez-Troncoso, A. P., & Tortolero-Langarica, J. d. J. A. (2014). Corales: organismos base constructores de los ecosistemas arrecifales. *Investigaciones costeras*, 33.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C., & Pounds, J. A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421(6918), 57-60.
- Ross, C. L., Schoepf, V., DeCarlo, T. M., & McCulloch, M. T. (2018). Mechanisms and seasonal drivers of calcification in the temperate coral *Turbinaria reniformis* at its latitudinal limits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1879), 20180215.
- Salgado, C. A., & Ocampo, J. L. (2018). imputacion de datos faltantes de temperatura maxima media mensual mediante metodos geoestadísticos en estaciones climaticas del valle del cauca en el periodo 2013-2014.
- Samiei, J. V., Saleh, A., Shirvani, A., Fumani, N. S., Hashtroudi, M., & Pratchett, M. S. (2016). Variation in calcification rate of *Acropora downingi* relative to seasonal changes in environmental conditions in the northeastern Persian Gulf. *Coral Reefs*, 35(4), 1371-1382.
- Sawall, Y., Al-Sofyani, A., Hohn, S., Banguera-Hinestroza, E., Voolstra, C. R., & Wahl, M. (2015). Extensive phenotypic plasticity of a Red Sea coral over a strong latitudinal temperature gradient suggests limited acclimatization potential to warming. *Scientific reports*, 5(1), 1-9.
- Sevilgen, D. S., Venn, A. A., Hu, M. Y., Tambutté, E., de Beer, D., Planas-Bielsa, V., & Tambutté, S. (2019). Full in vivo characterization of carbonate chemistry at the site of calcification in corals. *Science Advances*, 5(1), eaau7447.
- Sheppard, C., Davy, S., Pilling, G., & Graham, N. (2017). *The biology of coral reefs*. Oxford University Press.
- Spalding, M., Spalding, M. D., Ravilious, C., & Green, E. P. (2001). *World atlas of coral reefs*. Univ of California Press.

- Stevens, G. C. (1989). The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, 133(2), 240-256.
- Stranges, S., Cuervo-Robayo, A. P., Martínez-Meyer, E., Morzaria-Luna, H. N., & Reyes-Bonilla, H. (2019). Distribución potencial bajo escenarios de cambio climático de corales del género Pocillopora (Anthozoa: Scleractinia) en el Pacífico oriental tropical. *Revista mexicana de biodiversidad*, 90.
- Strong, A., Kearns, E., & Gjovig, K. (2000). Sea surface temperature signals from satellites—An update. *Geophysical Research Letters*, 27(11), 1667-1670.
- Sunday, J. M., Bates, A. E., & Dulvy, N. K. (2012). Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nature Climate Change*, 2(9), 686-690.
- Tambutté, E., Allemand, D., Zoccola, D., Meibom, A., Lotto, S., Caminiti, N., & Tambutté, S. (2007). Observations of the tissue-skeleton interface in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *Coral Reefs*, 26(3), 517-529.
- Tanzil, J. T. I., Brown, B. E., Dunne, R. P., Lee, J. N., Kaandorp, J. A., & Todd, P. A. (2013). Regional decline in growth rates of massive *Porites* corals in Southeast Asia. *Global Change Biology*, 19(10), 3011-3023.
- Tanzil, J. T. I., Brown, B. E., Tudhope, A. W., & Dunne, R. P. (2009). Decline in skeletal growth of the coral *Porites lutea* from the Andaman Sea, South Thailand between 1984 and 2005. *Coral Reefs*, 28(2), 519-528.
- Taubner, I., Hu, M. Y., Eisenhauer, A., & Bleich, M. (2019). Electrophysiological evidence for light-activated cation transport in calcifying corals. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1896), 20182444.
- Taylor, R., Barnes, D., & Lough, J. (1993). Simple models of density band formation in massive corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 167(1), 109-125.
- Tortolero-Langarica, J., Carricart-Ganivet, J., Cupul-Magaña, A., & Rodríguez-Troncoso, A. (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.
- Tortolero-Langarica, J. d. J. A., Cupul-Magana, A. L., Carricart-Ganivet, J., Mayfield, A. B., & Rodriguez-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.
- Tribollet, A., & Golubic, S. (2011). Reef bioerosion: agents and processes. In *Coral reefs: An ecosystem in transition* (pp. 435-449). Springer.

- Urueña, R. d. P. G. (2006). *Dinámica de crecimiento de tres especies de coral en relación a las propiedades ópticas del agua* University of Puerto Rico, Mayaguez (Puerto Rico)].
- Valle-Pombrol, A. (2017). Variación espacio-temporal del coeficiente de atenuación de la luz en la bahía de Cienfuegos, Cuba/Spatial temporal behavior of light attenuation coefficient of Cienfuegos Bay, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas*, 37(1), 40-51.
- Van Oppen, M. J. (2007). Perspective: hidden diversity in coral endosymbionts unveiled. In: Wiley Online Library.
- Velázquez-Muñoz, F., Martínez, J., Chavanne, C., Durazo, R., & Flament, P. (2011). Wind-driven coastal circulation in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Ciencias Marinas*, 37(4A), 443-456.
- Venn, A., Tambutté, E., Holcomb, M., Allemand, D., & Tambutté, S. (2011). Live tissue imaging shows reef corals elevate pH under their calcifying tissue relative to seawater. *PLoS one*, 6(5), e20013.
- Veron, J. (2000). Corals of the World). *Australian Institute of Marine Science and CRR Ald Pty Ltd.*
- Veron, J. C. E. (2011). Coral taxonomy and evolution. In *Coral Reefs: An ecosystem in transition* (pp. 37-45). Springer.
- Wainwright, S. A. (1963). Skeletal organization in the coral, *Pocillopora damicornis*. *Journal of Cell Science*, 3(66), 169-183.
- Walther-Mendoza, M., Reyes-Bonilla, H., LaJeunesse, T. C., & López-Pérez, A. (2016). Distribución y diversidad de dinoflagelados simbióticos en corales pétreos de la costa de Oaxaca, Pacífico de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 87(2), 417-426.
- Wells, J. W. (1963). Coral growth and geochronometry. *Nature*, 197(4871), 948-950.
- Wild, C., Hoegh-Guldberg, O., Naumann, M. S., Colombo-Pallotta, M. F., Ateweberhan, M., Fitt, W. K., . . . Ortiz, J.-C. (2011). Climate change impedes scleractinian corals as primary reef ecosystem engineers. *Marine and Freshwater research*, 62(2), 205-215.
- Wooldridge, S. (2013). A new conceptual model of coral biomineralisation: hypoxia as the physiological driver of skeletal extension. *Biogeosciences*, 10(5), 2867-2884.



- Wright, R. M., Mera, H., Kenkel, C. D., Nayfa, M., Bay, L. K., & Matz, M. V. (2019). Positive genetic associations among fitness traits support evolvability of a reef-building coral under multiple stressors. *Global Change Biology*, 25(10), 3294-3304.
- Wórum, F. P., Carricart-Ganivet, J. P., Benson, L., & Golicher, D. (2007). Simulation and observations of annual density banding in skeletons of *Montastraea* (Cnidaria: Scleractinia) growing under thermal stress associated with ocean warming. *Limnology and Oceanography*, 52(5), 2317-2323.
- Zamudio, L., Hurlburt, H. E., Metzger, E. J., & Tilburg, C. E. (2007). Tropical wave-induced oceanic eddies at Cabo Corrientes and the Maria Islands, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 112(C5).
- Zundelovich, A., Lazar, B., & Ilan, M. (2007). Chemical versus mechanical bioerosion of coral reefs by boring sponges-lessons from *Pione cf. vastifica*. *Journal of experimental biology*, 210(1), 91-96.

## 11. Anexos

### Anexo I

Densidad esquelética alta	Bahía de Los Ángeles	Bahía Concepción	La Paz	Cabo Pulmo	Isla Isabel	Bahía de Banderas	La Entrega
Bahía de Los Ángeles		<0.001	0.135	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Bahía Concepción	<0.001		<0.001	0.191	0.069	0.938	0.430
La Paz	0.135	<0.001		0.014	<0.001	0.034	0.021
Cabo Pulmo	<0.001	0.191	<0.001		0.998	0.328	0.675
Isla Isabel	<0.001	0.069	<0.001	0.998		0.303	0.659
Bahía de Banderas	<0.001	0.938	<0.001	0.328	0.303		0.557
La Entrega	<0.001	0.430	0.02	0.675	0.659	0.557	

Densidad esquelética baja	Bahía de Los Ángeles	Bahía Concepción	La Paz	Cabo Pulmo	Isla Isabel	Bahía de Banderas	La Entrega
Bahía de Los Ángeles		<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Bahía Concepción	<0.001		<0.001	0.137	0.108	0.642	0.503
La Paz	<0.001	<0.001		0.137	<0.001	0.137	0.052
Cabo Pulmo	<0.001	0.137	0.137		0.739	0.229	0.552
Isla Isabel	<0.001	0.108	<0.001	0.739		0.270	0.721
Bahía de Banderas	<0.001	0.642	0.137	0.229	0.270		0.489
La Entrega	<0.001	0.503	0.052	0.552	0.721	0.489	

Densidad esquelética anual	Bahía de Los Ángeles	Bahía Concepción	La Paz	Cabo Pulmo	Isla Isabel	Bahía de Banderas	La Entrega
Bahía de Los Ángeles		<0.001	0.040	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Bahía Concepción	<0.001		<0.001	0.200	0.0678	0.917	0.458
La Paz	0.040	<0.001		0.03	<0.001	0.057	0.016
Cabo Pulmo	<0.001	0.200	0.03		0.936	0.333	0.579
Isla Isabel	<0.001	0.068	<0.001	0.936		0.333	0.597
Bahía de Banderas	<0.001	0.917	0.057	0.333	0.333		0.526
La Entrega	<0.001	0.458	0.016	0.579	0.597	0.526	

Anexo II

Tasa de extensión alta	Bahía de Los Ángeles	Bahía Concepción	La Paz	Cabo Pulmo	Isla Isabel	Bahía de Banderas	La Entrega
Bahía de Los Ángeles		0.539	<b>0.017</b>	0.586	0.458	0.320	0.951
Bahía Concepción	0.539		<b>&lt;0.001</b>	0.438	0.590	0.165	0.771
La Paz	<b>0.0167</b>	<b>&lt;0.001</b>		0.148	0.101	0.101	0.396
Cabo Pulmo	0.586	0.438	0.148		0.976	0.783	0.654
Isla Isabel	0.458	0.590	0.101	0.976		0.901	0.732
Bahía de Banderas	0.320	0.165	0.101	0.783	0.901		0.490
La Entrega	0.951	0.771	0.396	0.654	0.732	0.490	

Tasa de extensión baja	Bahía de Los Ángeles	Bahía Concepción	La Paz	Cabo Pulmo	Isla Isabel	Bahía de Banderas	La Entrega
Bahía de Los Ángeles		0.537	0.916	0.857	0.419	0.465	<b>&lt;0.001</b>
Bahía Concepción	0.537		0.835	0.969	0.212	0.507	<b>&lt;0.001</b>
La Paz	0.916	0.835		0.937	0.585	0.684	0.057
Cabo Pulmo	0.857	0.969	0.937		0.572	0.710	<b>0.0169</b>
Isla Isabel	0.419	0.212	0.585	0.572		0.287	<b>&lt;0.001</b>
Bahía de Banderas	0.465	0.507	0.684	0.710	0.287		<b>0.034</b>
La Entrega	<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.057	<b>0.0169</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.034</b>	

Tasa de extensión anual	Bahía de Los Ángeles	Bahía Concepción	La Paz	Cabo Pulmo	Isla Isabel	Bahía de Banderas	La Entrega
Bahía de Los Ángeles		0.506	0.295	0.713	0.978	0.340	<b>0.048</b>
Bahía Concepción	0.506		0.135	0.688	0.730	0.242	<b>0.014</b>
Bahía de La Paz	0.295	0.135		0.523	0.602	0.214	0.057
Cabo Pulmo	0.713	0.688	0.523		0.774	0.645	0.645
Isla Isabel	0.978	0.730	0.602	0.774		0.496	0.160
Bahía de Banderas	0.340	0.242	0.214	0.645	0.496		0.207
La Entrega	<b>0.048</b>	<b>0.014</b>	0.057	0.645	0.160	0.207	

Anexo III

Tasa de calcificación alta	Bahía de Los Ángeles	Bahía Concepción	La Paz	Cabo Pulmo	Isla Isabel	Bahía de Banderas	La Entrega
Bahía de Los Ángeles		0.976	<0.001	0.492	0.813	0.310	0.788
Bahía Concepción	0.976		<0.001	0.204	0.810	0.093	0.761
Bahía de La Paz	<0.001	<0.001		0.105	0.203	0.022	0.497
Cabo Pulmo	0.492	0.204	0.105		0.808	0.955	0.588
Isla Isabel	0.813	0.810	0.203	0.808		0.734	0.821
Bahía de Banderas	0.310	0.093	0.022	0.955	0.734		0.484
La Entrega	0.788	0.761	0.497	0.588	0.821	0.484	

Tasa de calcificación baja	Bahía de Los Ángeles	Bahía Concepción	La Paz	Cabo Pulmo	Isla Isabel	Bahía de Banderas	La Entrega
Bahía de Los Ángeles		0.937	0.790	0.882	0.165	0.610	<0.001
Bahía Concepción	0.937		0.776	0.136	0.136	0.571	<0.001
Bahía de La Paz	0.790	0.776		0.870	0.468	0.674	0.055
Cabo Pulmo	0.882	0.843	0.870		0.485	0.849	0.037
Isla Isabel	0.165	0.136	0.468	0.485		0.300	0.013
Bahía de Banderas	0.610	0.571	0.674	0.849	0.300		0.081
La Entrega	<0.001	<0.001	0.055	0.037	0.013	0.081	

Tasa de calcificación anual	Bahía de Los Ángeles	Bahía Concepción	La Paz	Cabo Pulmo	Isla Isabel	Bahía de Banderas	La Entrega
Bahía de Los Ángeles		0.965	0.157	0.662	0.514	0.414	0.096
Bahía Concepción	0.965		0.138	0.422	0.485	0.241	0.031
Bahía de La Paz	0.157	0.138		0.429	0.848	0.211	0.083
Cabo Pulmo	0.662	0.422	0.429		0.609	0.879	0.370
Isla Isabel	0.514	0.485	0.848	0.609		0.417	0.377
Bahía de Banderas	0.414	0.241	0.211	0.879	0.417		0.377
La Entrega	0.096	0.031	0.083	0.370	0.417	0.377	



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

# ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00094

Matrícula: 2191800443

Crecimiento de *P. panamensis* en un gradiente espacio-temporal y ambiental en el Pacífico mexicano.

Con base en la Legislación de la Universidad Autónoma Metropolitana, se presentaron a las 19:00 horas del día 24 del mes de mayo del año 2022 POR VÍA REMOTA ELECTRÓNICA, los suscritos miembros del jurado designado por la Comisión del Posgrado:

DRA. PATRICIA RAMIREZ ROMERO  
DR. CARLOS ORION NORZAGARAY LOPEZ  
DR. RAFAEL ANDRES CABRAL TENA

Bajo la Presidencia de la primera y con carácter de Secretario el último, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS (ENERGIA Y MEDIO AMBIENTE)

DE: LAURA MELISSA ANDRADE MUÑIZ

y de acuerdo con el artículo 78 fracción III del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

Aprobarla

Acto continuo, la presidenta del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.



LAURA MELISSA ANDRADE MUÑIZ  
ALUMNA

REVISÓ

MTRA. ROSALIA SERRANO DE LA PAZ  
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBI

DR. ROMAN LINARES ROMERO

PRESIDENTA

DRA. PATRICIA RAMIREZ ROMERO

VOCAL

DR. CARLOS ORION NORZAGARAY LOPEZ

SECRETARIO

DR. RAFAEL ANDRES CABRAL TENA