

Contribución de los heterótrofos a la calcificación secundaria en arrecifes marginales del Pacífico mexicano

Contribution of heterotrophs to secondary calcification in marginal reefs of the Mexican Pacific

J. Fernando Alvarado-Rodríguez^{1,2*}, Héctor Nava², Rafael A. Cabral-Tena¹, C. Orión Norzagaray-López³, Luis E. Calderon-Aguilera¹

Recibido: 31 de octubre de 2022.

Aceptado: 11 de abril de 2023.

Publicado: agosto de 2023.

RESUMEN

Antecedentes. Los esclerobiontes (e.g., algas calcáreas, briozoos, poliquetos, moluscos, y balanos) participan en la producción de carbonato de calcio (CaCO_3) arrecifal. Su contribución es vital para mantener balances de CaCO_3 positivos, especialmente en arrecifes marginales. **Objetivo.** Comparar la producción de CaCO_3 por esclerobiontes en un arrecife sujeto a estrés antropogénico - Las Gatas (LG), en la bahía de Zihuatanejo Guerrero, y otro bajo condiciones ambientales altamente fluctuantes - La Llave (LL), en Bahía de Los Ángeles (Golfo de California). **Métodos.** Se utilizaron CAUs (Calcification/Accretion Units) para promover el reclutamiento de esclerobiontes durante dos periodos de inmersión: 6 y 15 meses. **Resultados.** La tasa de calcificación fue alta a los 6 meses y luego disminuyó debido a la rápida colonización y crecimiento inicial seguido de una disminución con el tiempo. Los esclerobiontes depositaron $1.2 \pm 0.4 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en LG, lo que representa el 7% de la producción de corales ramificados en el Pacífico sur mexicano ($17.2 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), mientras que en LL depositaron $2.1 \pm 0.7 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, equivalente al 20% de la producción de corales masivos en la zona ($10.1 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$). Los grupos que más CaCO_3 depositaron fueron los moluscos y los briozoos en LG (hasta $0.65 \pm 0.16 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), y los balanos en LL (hasta $2.32 \pm 0.35 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$). **Conclusiones.** Estos resultados destacan el papel de los heterótrofos como calcificadores secundarios tanto en LG, un sitio impactado por actividad antropogénica, como en LL, un sitio con bajo impacto antropogénico, pero con alta productividad biológica asociada a surgencias. Este hallazgo implica que las condiciones ambientales en los sitios de estudio limitan la calcificación de los calcificadores primarios (i.e., corales y CCA) pero estimulan la de calcificadores secundarios, con potenciales repercusiones geomórficas.

Palabras clave: Cementación, esclerobiontes, Golfo de California, producción de CaCO_3

ABSTRACT

Background. Sclerobionts (e.g., calcareous algae, bryozoans, polychaetes, mollusks, and barnacles) produce reef calcium carbonate (CaCO_3). Their contribution is key to maintaining positive CaCO_3 balances, especially in marginal reefs. **Objective.** To compare the production of CaCO_3 by sclerobionts in two marginal reefs of the Mexican Pacific: Las Gatas (LG), in Zihuatanejo Guerrero Bay, and La Llave (LL), in Bahía de Los Angeles (Gulf of California). **Methods.** CAUs (Calcification/Accretion Units) were used to promote sclerobiont recruitment during two deployment times: 6 and 15 months. **Results.** The calcification rate was high at six months and then decreased due to rapid colonization and initial growth, followed by a decrease over time. Sclerobionts deposited $1.2 \pm 0.4 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ in LG, which represents 7% of the production of branching corals in the Mexican South Pacific ($17.2 \text{ kg m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$), while in LL, they deposited $2.1 \pm 0.7 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$; equivalent to 20% of the production of massive corals in the area ($10.1 \text{ kg m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$). The groups that deposited most CaCO_3 were mollusks and bryozoans in LG (up to $0.65 \pm 0.16 \text{ kg m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) and barnacles in LL (up to $2.32 \pm 0.35 \text{ kg m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$). **Conclusions.** These results highlight the role of heterotrophs as secondary calcifiers both in LG, a site impacted by anthropogenic activity, and in LL, an area with low anthropogenic impact but high biological productivity associated with upwellings. This finding implies that the environmental conditions at the study sites limit the calcification of primary calcifiers (i.e., corals and CCA) but promote that of secondary calcifiers, with potential geomorphic repercussions.

Keywords: CaCO_3 production, cementation, Gulf of California, sclerobionts

¹ Departamento de Ecología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. Carretera Ensenada-Tijuana 3918, Zona Playitas, Ensenada, B. C., 22860. México

² Laboratorio de Biodiversidad Marina, Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Avenida San Juanito Itzicuaró s/n, Col. Nueva Esperanza, Morelia, Michoacán, 58337. México

³ Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, campus Ensenada. Km. 103 Carretera Ensenada-Tijuana, Zona Playitas, Ensenada, B. C., 22860. México

*Corresponding author:

J. Fernando Alvarado-Rodríguez: e-mail: jfalvarado15@gmail.com

To quote as:

Alvarado-Rodríguez, J. F., H. Nava, R. A. Cabral-Tena, C. O. Norzagaray-López & L. E. Calderon-Aguilera. 2023. Contribución de los heterótrofos a la calcificación secundaria en arrecifes marginales del Pacífico mexicano. *Hidrobiológica* 33 (2): 169-178.

DOI:10.24275/HVOS4166

INTRODUCCIÓN

La estructura tridimensional de carbonato de calcio (CaCO_3) típica de un arrecife de coral es el resultado de la interacción entre procesos constructivos y destructivos (Stearn *et al.*, 1977). Los corales escleractínios y las algas coralinas incrustantes (de aquí en adelante abreviadas como CCA por sus siglas en inglés) son los mayores grupos de organismos calcificadores que contribuyen a la producción de CaCO_3 en ambientes tropicales oligotróficos (Goreau, 1963). No obstante, donde estas condiciones no se cumplen otros esclerobiontes no escleractínios contribuyen en igual o mayor medida (e.g., Randi *et al.*, 2021).

Los esclerobiontes no escleractínios más importantes son los briozoos, las CCA, los poliquetos serpulídeos, los moluscos incrustantes (gasterópodos y bivalvos), los foraminíferos, y los balanos (Martindale, 1976; Matsuda, 1989; Richter & Wunsch, 1999). Además de aportar nuevo CaCO_3 , las CCA y los briozoos quelostomados forman costras que contribuyen a estabilizar los fragmentos desprendidos de la estructura arrecifal (Mallela & Perry, 2007; Perry & Hepburn, 2008; Rasser & Riegl, 2002), y en regiones donde la precipitación inorgánica de cementos calcáreos es baja, las capas de CaCO_3 que generan estos grupos son importantes para preservar las estructuras arrecifales (Manzello *et al.*, 2008).

En el Pacífico Oriental Tropical (POT) los arrecifes de coral no consolidan como grandes estructuras debido, entre otras cosas, a las altas tasas de bioerosión, los cambios extremos de temperatura, y la alta concentración de nutrientes (Cortés, 2003; Glynn *et al.*, 2017). Además, estos ecosistemas enfrentan una creciente amenaza desde impactos locales como la contaminación, explotación de especies asociadas a los arrecifes, y el exceso de sedimentos terrígenos (Cortés & Reyes-Bonilla, 2017). En la región de Zihuatanejo Guerrero, en el Pacífico tropical mexicano, los arrecifes cercanos a las zonas urbanas están experimentando una acelerada degradación ambiental debido al impacto por actividades humanas (Nava & Ramírez-Herrera, 2012). En Playa Las Gatas, la comunidad coralina exhibe un alto grado de deterioro debido a la sobrecarga del sitio por las actividades turísticas y las altas tasas de sedimentación acompañadas de vertido de aguas residuales (Nava *et al.*, 2014).

En la región central del Golfo de California, en cambio, no se desarrollan estructuras arrecifales debido a las condiciones ambientales extremas (Reyes-Bonilla *et al.*, 2008). La mezcla vertical asociada a la batimetría y a las fuertes corrientes de marea (Gaxiola-Castro *et al.*, 1978) promueven surgencias intermitentes que incrementan la concentración de nutrientes y reducen la temperatura, el pH, y el Ω_{ara} en la superficie. El objetivo de este trabajo fue comparar la producción de CaCO_3 por esclerobiontes en una localidad del Pacífico tropical mexicano sujeta a estrés antropogénico (Nava *et al.*, 2014) con otra en el Golfo de California bajo condiciones ambientales altamente fluctuantes (previamente estudiada en Alvarado-Rodríguez *et al.*, 2022).

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio. Isla La Llave ($28^{\circ}59'52''\text{N}$, $113^{\circ}31'13''\text{O}$; Fig. 1A) se localiza frente a Bahía de Los Ángeles en el Golfo de California, una región que destaca por su alta productividad primaria asociada a surgencias (Simpson *et al.*, 1994). En este sitio existen colonias de *Porites panamensis* (Verrill, 1866) que crecen de forma incrustante y masiva

sobre sustrato rocoso entre los 2 y 6 m de profundidad, cubriendo cerca del 16% del sustrato (Tejada-Begazo *et al.*, 2022). La temperatura superficial del mar (TSM) muestra un fuerte patrón estacional, con valores bajos en invierno (16°C) y altos en verano (30°C) (Soto-Mardones *et al.*, 1999).

Playa Las Gatas ($17^{\circ}37'19.7''\text{N}$, $101^{\circ}33'10.5''\text{W}$; Fig. 1B) se localiza dentro y al sur de la bahía de Zihuatanejo, Guerrero en el Pacífico tropical mexicano (PTM) y alberga una comunidad coralina conformada por corales del género *Pocillopora* y en menor medida por corales del género *Pavona* que crecen en forma de pequeñas colonias dispersas sobre sustrato rocoso entre los 2 y 6 metros de profundidad (Nava *et al.*, 2021). Esta comunidad coralina subsiste bajo condiciones de alto estrés por sedimentos ($> 1 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) y nutrientes (e.g., $0.8 \text{ mg Chl-a m}^{-3}$), pero una temperatura del agua relativamente estable a lo largo del año ($27-31^{\circ}\text{C}$) (Nava *et al.*, 2014).

Variables ambientales derivadas de satélite. Se evaluó la variabilidad temporal de la temperatura en la superficie del mar (TSM) y la concentración de clorofila a (Chl-a) como una variable proxy de la productividad primaria (Huot *et al.*, 2007; Poikâne *et al.*, 2010). Para ello, se descargaron imágenes del sensor satelital MODIS-Aqua suministradas por la NASA (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>). Las imágenes fueron promedios mensuales del periodo comprendido entre enero de 2019 y diciembre de 2020 con una resolución espacial de 4 km.

Colección de esclerobiontes. Para estudiar el ensamblaje de esclerobiontes y estimar su tasa de calcificación se emplearon unidades de acreción arrecifal, mejor conocidas como CAUs por sus siglas en inglés (Calcification/Accretion Units, Price *et al.*, 2012). Estas estructuras artificiales se han usado en estudios previos hechos en el Pacífico mexicano (Alvarado-Rodríguez *et al.*, 2019, 2022; Nava *et al.*, 2022; Orrante *et al.*, 2023). Cada CAU consistió de 4 superficies cuadradas ($10 \times 10 \text{ cm}$) de PVC armadas en pares en un tramo de 20 cm de varilla roscada inoxidable de $3/8''$ y con una separación entre pares de placas de 1 cm. Para mantener las CAUs aproximadamente 30 cm encima del lecho marino, cada CAU se fijó a una varilla de acero inoxidable previamente clavada y asegurada con plastilina epóxica al sustrato rocoso. Cada CAU mimetizó cuatro diferentes sustratos orientados horizontalmente en el ambiente natural: 1) Superficie Superior Expuesta (SSE), estuvo orientada hacia arriba y representó aquellos sustratos que están expuestos a la luz, a la sedimentación, al pastoreo, y a la turbulencia del agua, 2) Superficie Superior Críptica (SSC), por debajo de la SSE y orientada hacia abajo, representó aquellos sustratos que se encuentran protegidos de estas variables, 3) Superficie Inferior Críptica (SIC), en frente de la SSC y orientada hacia arriba, representó a los sustratos que se encuentran protegidos de la luz y la turbulencia del agua, pero potencialmente expuestos a la sedimentación por flujo horizontal, y 4) Superficie Inferior Expuesta (SIE), por debajo de la SIC y orientada hacia abajo, representó aquellos sustratos que están protegidos de la luz directa y de la sedimentación, pero que al mismo tiempo están expuestos a la turbulencia del agua y al pastoreo (ver fotos insertas en la figura 1).

En cada sitio se colocaron 10 CAUs en la primavera de 2019 (abril en Las Gatas y junio en La Llave) y se recuperaron en grupos de 5 unidades después de 6 y 15 meses de inmersión. Una vez recuperadas, cada CAU se desarmó y las superficies se secaron al aire libre durante al menos 4 horas. Enseguida, cada superficie se almacenó por separado en una bolsa de plástico debidamente etiquetada para su traslado al laboratorio.

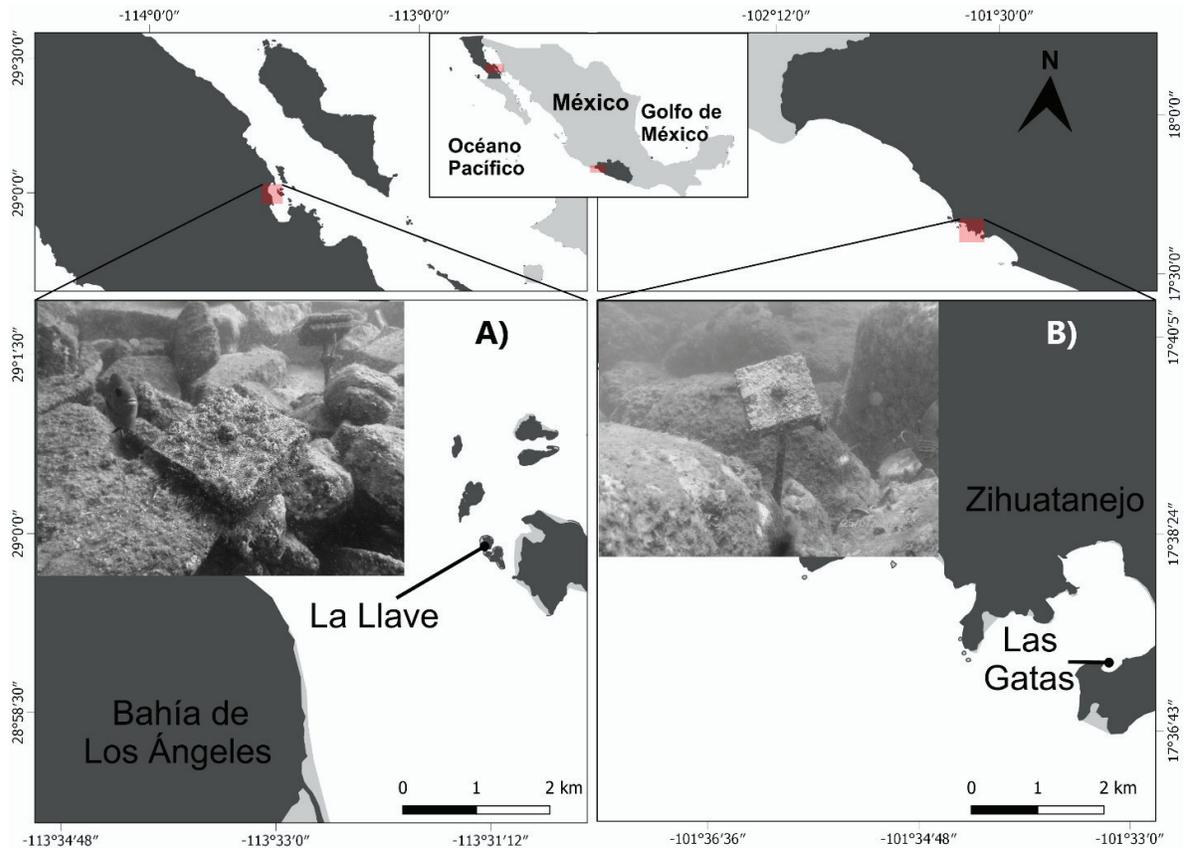


Figura 1. Localización de los sitios de estudio en el Golfo de California (A, La Llave) y en el Pacífico tropical mexicano (B, Las Gatas). Se muestran fotografías de las estructuras artificiales instaladas in situ para promover el reclutamiento de flora y fauna incrustante.

Determinación de la tasa de calcificación neta. En el laboratorio, cada superficie se colocó en un recipiente de plástico y se trató con hipoclorito de sodio al 4% por 48 horas para degradar los tejidos orgánicos. Enseguida se enjuagaron con agua de garrafón y se secaron en un horno a 60 °C por 48 horas. Las estructuras calcáreas se identificaron a nivel de grupos y se rasparon y clasificaron con ayuda de pinzas y un microscopio estereoscópico en 1 de 7 categorías: 1. CCA, 2. Poliquetos, 3. Moluscos sésiles, 4. Moluscos móviles (e.g., patelas), 5. Briozoos, 6. Balanos, y 7. Misceláneo (i.e., sin identificar).

El sobrecrecimiento entre grupos fue común, principalmente se observó a las CCA y los briozoos sobrecreciendo a los balanos, por lo que se estimó la biomasa calcificada (i.e., calcimasa, Beukema, 1982; dos Reis *et al.*, 2016; Price *et al.*, 2012) proporcional de los epibiontes. Para ello, se pesaron 30 balanos sobrecrecidos con CCA y 30 con briozoos (w1). Enseguida, se rasparon completamente y se volvieron a pesar (w2). La proporción de calcimasa del balano expresada en porcentaje se calculó con la ecuación 1:

$$Cb(\%) = \frac{w1}{w2} * 100 \quad (1)$$

Dónde: Cb = calcimasa del balano; w1 = peso del balano con alga o briozoo; w2 = peso del balano solo (raspado).

La proporción de calcimasa perteneciente a CCA o briozoo se calculó como: 100-Cb. En promedio (\pm DE), cuando las CCA sobrecrecieron a los balanos el 36 \pm 16% de la calcimasa total fue de las algas y el 64 \pm 16% de los balanos, mientras que cuando los briozoos sobrecrecieron a los balanos el 17 \pm 11% fue de los briozoos y el 83 \pm 12% de los balanos. Los tubos de poliquetos pequeños (e.g., esperórbidos < 5 mm) que crecieron directamente en las superficies de PVC o adheridos a las conchas de moluscos y balanos, fueron raspados y colectados por separado. Las costras de CCA y briozoos adheridas a los tubos de poliquetos serpúlidos grandes (e.g., *Spirobranchus*) y a las conchas de moluscos, también fueron raspadas desde cada individuo observado.

Tanto las costras de CCA y briozoos como los tubos de poliquetos espirórbidos adheridos a las superficies, se rasparon y pesaron por separado. La calcimasa de todos los grupos se pesó con una balanza analítica (\pm 0.001 g). Finalmente, fragmentos pequeños sin identificar se rasparon y clasificaron juntos en la categoría 7 (misceláneo).

La tasa de calcificación neta del ensamblaje se calculó como el cociente entre la calcimasa depositada en las cuatro superficies de una CAU (g) y la suma del área de las cuatro superficies (cm²) y el tiempo de inmersión (días). Como se obtuvo la calcimasa en cada superficie y para cada grupo, también se estimó la tasa de calcificación para cada superficie (microhábitat) y cada grupo taxonómico. Por último, las tasas

de calcificación se escalaron a $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$ para contrastar nuestros resultados con los de otros estudios.

Análisis de datos. Para evaluar el efecto del sitio y el periodo de inmersión sobre la tasa de calcificación neta, se aplicó un análisis de varianza de dos factores (ANOVA) y pruebas post hoc de Tukey. Este mismo procedimiento estadístico se replicó para evaluar el efecto del microhábitat y el periodo de inmersión en cada sitio, seguido de un test de comparaciones pareadas (Pairwise *t* test) cuando el factor microhábitat o la interacción fueron significativos. No se detectó violación de los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los residuales en ninguno de los casos (pruebas de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente). Se realizó un análisis de coordenadas principales (PCO) para evaluar la variabilidad entre sitios e identificar asociaciones entre microhábitats y grupos de esclerobiontes. Para realizar este análisis se construyó una matriz de similitudes utilizando el índice de Bray-Curtis con los datos de calcificación previamente transformados a raíz cuadrada. Los gráficos y estadísticos univariados se realizaron en R v. 4.2.0 (R Core Team, 2022) con las paqueterías *ggplot2* (Wickham, 2016) y *car* (Fox & Weisberg, 2019) y el PCO con PRIMER 6 v. 6.1.13 & PERMANOVA + v. 1.0.3 (Anderson *et al.*, 2008).

RESULTADOS

Variabilidad ambiental. La temperatura en la superficie del mar (TSM) varió $\sim 15^\circ\text{C}$ a lo largo del año en La Llave (Alvarado-Rodríguez *et al.*, 2022) y $\sim 5^\circ\text{C}$ en Las Gatas. La TSM promedio anual (\pm DE) fue de $21.5 \pm 5^\circ\text{C}$ en La Llave y $29.3 \pm 1.5^\circ\text{C}$ en Las Gatas, con los valores más altos durante el verano y los más bajos durante el invierno en ambos sitios. La concentración de Chl-a promedio anual (\pm DE) fue $1.58 \pm 0.61 \text{ mg m}^{-3}$ en La Llave y $1.16 \pm 0.98 \text{ mg m}^{-3}$ en Las Gatas, y en

ambos sitios los valores más bajos se presentaron en las estaciones verano-otoño y los más altos en invierno-primavera (Fig. 2).

Tasa de calcificación total y a nivel de microhábitat. La tasa de calcificación neta (media \pm DE) fue más alta en La Llave ($2.07 \pm 0.74 \text{ kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$) que en Las Gatas ($1.19 \pm 0.41 \text{ kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$) ($F_{1,14} = 18.09$, $p < 0.001$) y los valores más altos se observaron a los 6 meses de inmersión en ambos sitios ($F_{1,14} = 14.65$, $p < 0.01$, Fig. 3A). En La Llave, el ANOVA de 2 factores reveló un efecto de la superficie ($F = 31.237$, $p < 0.001$), el periodo de inmersión ($F = 24.356$, $p < 0.001$) y su interacción ($F = 7.475$, $p < 0.001$): la tasa de calcificación fue más alta en superficies expuestas (hasta $4.89 \pm 1.06 \text{ kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$) que en crípticas ($1.17 \pm 0.48 \text{ kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$) únicamente a los 6 meses (Fig. 3B). En Las Gatas, se observó un efecto de la superficie ($F = 3.821$, $p < 0.05$) pero no del periodo de inmersión ($F = 3.406$, $p > 0.05$), mientras que la interacción de factores fue significativa ($F = 3.268$, $p < 0.05$): la tasa de calcificación fue más alta en superficies crípticas (hasta $1.87 \pm 0.42 \text{ kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$) que en expuestas ($0.75 \pm 0.38 \text{ kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$) únicamente a los 6 meses (Fig. 3C).

Calcificación a nivel de grupos. Los grupos que dominaron la calcificación (media \pm DE) fueron los balanos ($1.73 \pm 0.14 \text{ kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$) en La Llave y las patelas ($0.58 \pm 0.14 \text{ kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$), balanos ($0.16 \pm 0.2 \text{ kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$) y moluscos ($0.15 \pm 0.01 \text{ kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$) en Las Gatas (Fig. 4). Las CCA mostraron tasas de calcificación bajas y similares entre sitios ($\sim 0.065 \text{ kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$) mientras que los poliquetos serpúlicos fueron el grupo que menos CaCO_3 aportó ($< 0.04 \text{ kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$).

Análisis multivariado de la calcificación de esclerobiontes. El análisis de coordenadas principales (PCO) mostró que los dos primeros ejes explicaron el 69.2% de la variación total inherente en la matriz de similitudes (PCO1 = 54.1% y PCO2 = 15.1%). El primer eje diferenció las muestras entre sitios, las procedentes de La Llave se agruparon

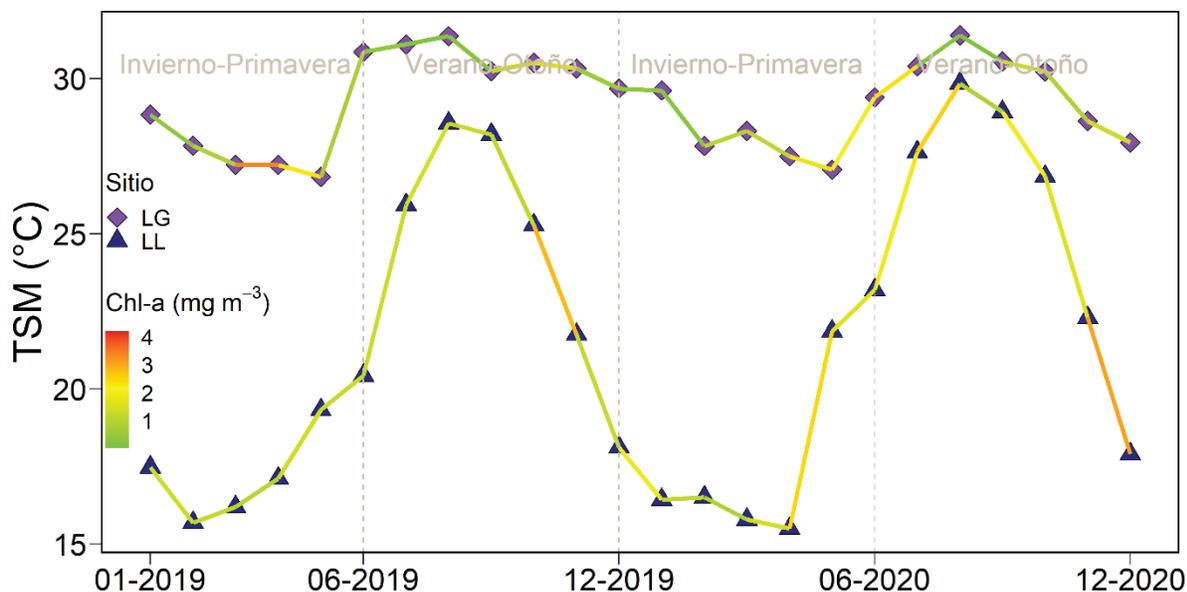


Figura 2. Variables ambientales derivadas de satélite para el periodo de estudio en Las Gatas (LG) y La Llave (LL).

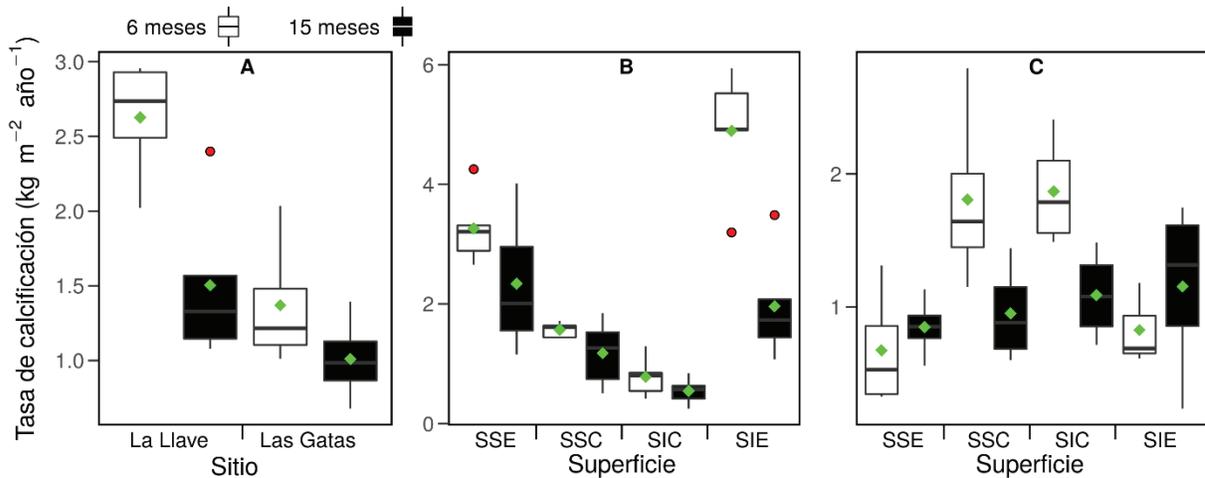


Figura 3. Diagramas de caja y bigotes (mediana y cuartiles 1-3) que muestran la tasa de calcificación neta por sitio y periodo de inmersión (A), y por superficie y periodo de inmersión en La Llave (B) y en Las Gatas (C). Los rombos de color verde representan la media y los puntos rojos en A y B son valores extremos.

en el lado positivo y las de Las Gatas en el lado negativo. El segundo eje separó las muestras entre superficies, pero esto fue evidente solo en Las Gatas: la superficie superior expuesta (SSE) se distribuyó en la parte positiva mientras que el resto de superficies (SSC, SIC y SIE) se agruparon mayormente en el lado negativo (Fig. 5). Se observaron correlaciones fuertes entre la calcificación de esclerobiontes y los ejes principales. La calcificación de los balanos se correlacionó positivamente con el primer eje ($\rho=0.92$), mientras que la de patelas ($\rho=-0.84$) y moluscos ($\rho=-0.59$) lo hizo negativamente. La calcificación de las CCA se correlacionó positivamente ($\rho=0.44$) y la de briozoos negativamente ($\rho=-0.51$) con el segundo eje.

DISCUSIÓN

Para conocer la tasa de producción de CaCO_3 biogénico en un arrecife o comunidad coralina es necesario conocer el aporte de los calcificadores primarios y secundarios (Perry *et al.*, 2012); sin embargo, los estudios sobre producción de CaCO_3 en el Pacífico mexicano se han enfocado casi exclusivamente a los corales escleractinios, dejando de lado a otros grupos. En otros trabajos, Alvarado-Rodríguez *et al.* (2019), (2022), Nava *et al.* (2022), y Orrante *et al.* (2023) demostraron que los esclerobiontes contribuyen cantidades significativas de carbonato a la estructura arrecifal en las comunidades y arrecifes de coral de esta región.

En este trabajo mostramos que aún bajo condiciones desfavorables, ya sea por actividades humanas (Las Gatas) o debido a factores ambientales (La Llave), el ensamblaje de esclerobiontes aporta cantidades sustanciales de material calcáreo al balance de carbonatos: desde 1.08 a $2.96 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en La Llave y desde 0.68 a $2.03 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en Las Gatas (Fig. 3A). En ambos sitios, la tasa de calcificación de los esclerobiontes alcanzó valores máximos a los 6 meses y después disminuyó. La disminución temporal fue mayor en La Llave debido al declive de 43% en la calcificación de los balanos (e.g., de $2.32 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ a los 6 meses a $1.14 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ a los 15 meses), potencialmente relacionado con la caída en la temperatura del agua durante este pe-

riodo (de $29.8 \text{ }^\circ\text{C}$ a $15.5 \text{ }^\circ\text{C}$, fig. 2). Esto es consistente con la marcada estacionalidad en el Golfo de California y la poca variación de la temperatura en Zihuatanejo (Alvarado-Rodríguez *et al.*, 2022).

Se observó variación a nivel de microhábitats únicamente a los 6 meses: las mayores tasas de calcificación tuvieron lugar en los ambientes expuestos en La Llave (Fig. 3B) y en los cripticos en Las Gatas (Fig. 3C). No se observaron diferencias a los 15 meses posiblemente debido a que los esclerobiontes que dominaron la calcificación en ambos sitios fueron grupos solitarios (e.g., balanos y moluscos), cuyo crecimiento es rápido al inicio de la colonización, pero disminuye exponencialmente conforme avanza la sucesión ecológica (Jackson, 1977).

En general, la calcificación de los esclerobiontes representa aproximadamente el 20% (intervalo: 10.7–29.3%) de la que realizan los corales masivos en La Llave (e.g., *Porites panamensis*: $10.1 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; Norzagaray-López *et al.*, 2015) y el 7% (intervalo: 3.9–11.8%) de la de corales ramificados en Las Gatas (e.g., *Pocillopora damicornis* (Linnaeus, 1758): $17.2 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; Cabral-Tena *et al.*, 2020) (Fig. 4). Estos valores podrían ser ligeramente mayores, ya que con la metodología empleada en este trabajo existe el riesgo de pérdida de material calcáreo seco por efecto volátil durante el raspado de las estructuras de CaCO_3 . Como una sugerencia, para estimar el grado de error asociado a esta metodología, futuros trabajos podrían contrastar el peso seco de las superficies antes y después del raspado de los esclerobiontes y contrastarlo con la calcimasa total obtenida.

No obstante, los valores de producción de CaCO_3 obtenidos con esta metodología para el Pacífico mexicano son altos en comparación con otras regiones del mundo. Por ejemplo, el ensamblaje de esclerobiontes produce entre 0.24 – $0.62 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en el océano Índico (Dee *et al.*, 2021), entre 0.0002 – $1.09 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en el Caribe (Hepburn *et al.*, 2014; Kuffner *et al.*, 2013; Mallela, 2007, 2013) y entre 0.13 – $1.38 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en el Atlántico sur (dos Reis *et al.*, 2016; Randi *et al.*, 2021). Por otro lado, estos valores son similares a los reportados para el Pacífico central (1.94 – $2.01 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, Vargas-Ángel *et al.*, 2015) y para la Gran Barrera de Coral (0.34 – 3.61 , Kennedy *et al.*, 2017).

Sin embargo, a diferencia de todas estas regiones donde las CCA son el grupo de esclerobiontes que más CaCO_3 aporta, en el Pacífico mexicano son heterótrofos. En La Llave, de un total de 629 g de CaCO_3 que fueron cuantificados, los balanos depositaron aproximadamente el 81%, mientras que, de un total de 309 g de CaCO_3 que fueron cuantificados en Las Gatas, las patelas depositaron aproximadamente el 50%, por lo tanto, estos grupos fueron irrefutablemente los mayores calcificadores. Aunque estos grupos no contribuyen directamente a la construcción de la estructura arrecifal primaria (Browne *et al.*, 2021; Scoffin, 1992) ni a su cementación (Manzello *et al.*, 2008; Perry *et al.*, 2008), su contribución es clave para otros procesos geomórficos, como la producción de sedimentos calcáreos (Halfar *et al.*, 2004; Hallock, 2001; Perry *et al.*, 2011) y el mantenimiento de balances positivos de CaCO_3 en arrecifes y comunidades donde la cobertura de coral es baja (Morgan & Kench, 2017; Randi *et al.*, 2021). Particularmente en las Gatas, donde existe una baja cobertura de coral vivo (Nava *et al.*, 2014), otros organismos que contribuyeron en menor medida a la producción de CaCO_3 , como los briozoos quelostomados y los poliquetos serpulidos, potencialmente contribuyen a estabilizar los fragmentos sueltos (e.g., escombros coralinos; Kenyon *et al.*, 2022).

En el Pacífico tropical mexicano los arrecifes y comunidades coralinas persisten bajo condiciones de valores altos de sedimentación y turbidez del agua (Liñán-Cabello *et al.*, 2016; López-Pérez *et al.*, 2012; Nava & Ramírez-Herrera, 2012). El exceso de sedimentos suspendidos y la alta concentración de fitoplancton en el agua pueden disminuir la calidad y la cantidad de luz disponible para los organismos benthicos que realizan fotosíntesis (Fabricius, 2005). Una vez que los sedimentos se depositan en el fondo, los organismos pueden llegar a ser sepultados y morir por asfixia en casos extremos (Rogers, 1990). Esto puede explicar las bajas tasas de calcificación de las CCA observadas en este trabajo ($< 0.1 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), ya que en regiones como la Gran Barrera Arrecifal exhiben tasas de calcificación de hasta $8.4 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Kennedy *et al.*, 2017), lo que sugiere que las condiciones en el Pacífico mexicano son subóptimas para la calcificación de este taxón.

El exceso de sedimentos depositados puede conducir al entierro y la asfixia de organismos benthicos sésiles (Miller *et al.*, 2022). En las Gatas, aunque las tasas de sedimentación son elevadas (e.g., $0.48 \pm 0.19 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$; Nava *et al.*, 2014), no se encontró evidencia de asfixia

por sedimentos en ninguna de las superficies expuestas a esta variable (i.e., SSE y SIC). Una evidencia de asfixia por sedimentos habría sido encontrar organismos sepultados, pero esto no ocurrió. Además, la materia orgánica que dejan los organismos al morir asfixiados por sedimentos rápidamente es oxidada, y cuando el oxígeno se agota comienzan la descomposición anaeróbica, dejando una mancha negra en su lugar. Esto tampoco fue observado en este trabajo. Sin embargo, se observó que los heterótrofos sensibles al estrés por sedimentos (e.g., briozoos, Lombardi *et al.*, 2014) mostraron una fuerte preferencia por las superficies protegidas. Esto es consistente con trabajos previos que han documentado preferencias de hábitat de fauna benthica en relación con el grado de exposición a la sedimentación (e.g., Azevedo *et al.*, 2006; Hepburn *et al.*, 2014; Maughan, 2001). Es posible que el alto hidrodinamismo que existe en la región del Pacífico tropical mexicano contribuya a remover los sedimentos depositados en el lecho marino (Granja-Fernández & López-Pérez, 2008), lo que podría evitar el sepultamiento de organismos benthicos.

En la región de Bahía de Los Ángeles, en cambio, el aporte de sedimentos terrígenos a las comunidades benthicas es casi imperceptible debido a la baja precipitación pluvial y la falta de escorrentía (Alvarado-Rodríguez *et al.*, 2022), por lo que no representa una amenaza para la biota en general. Sin embargo, la concentración de nutrientes y carbono inorgánico disuelto (CID), así como la temperatura en la superficie del mar (TSM), muestran una fuerte variación estacional que dificulta la supervivencia de especies constructoras de arrecifes (Reyes-Bonilla *et al.*, 2008). Esta dinámica es modulada por la advección de Agua Subsuperficial Subtropical (ASsSt) en invierno y Agua del Golfo de California (AGC) en verano (Martínez-Fuentes *et al.*, 2022). Durante el invierno, el afloramiento de ASsSt se intensifica y genera un enriquecimiento de nutrientes y CID, así como una disminución en la TSM (Fig. 2). Conforme el afloramiento de agua se relaja hacia el verano, el AGC (pobre en nutrientes y CID, pero más cálida) gana volumen y genera las condiciones óptimas para el crecimiento de fitoplancton (Hernández-Ayón *et al.*, 2013). Los esclerobiontes filtradores se benefician de este abundante alimento pelágico que les provee energía metabólica adicional y mejora sus tasas de crecimiento (Drenkard *et al.*, 2013; Edmunds, 2011; Findlay *et al.*, 2011) al grado de dominar la producción de sedimentos calcáreos en la región (Halfar *et al.*, 2004).

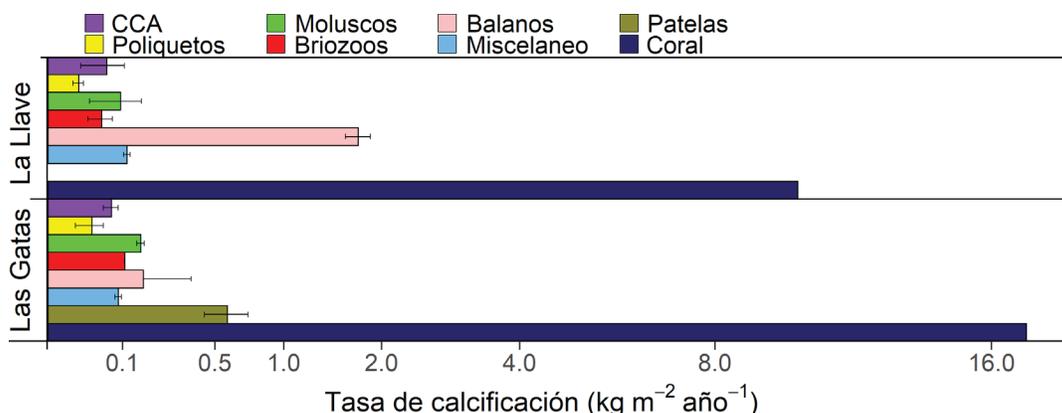


Figura 4. Tasa de calcificación (media \pm DE) de esclerobiontes a nivel de grupos. Los valores de corales corresponden a *Porites panamensis* en La Llave (Norzagaray-López *et al.*, 2015) y a *Pocillopora damicornis* en Las Gatas (Cabral-Tena *et al.*, 2020).

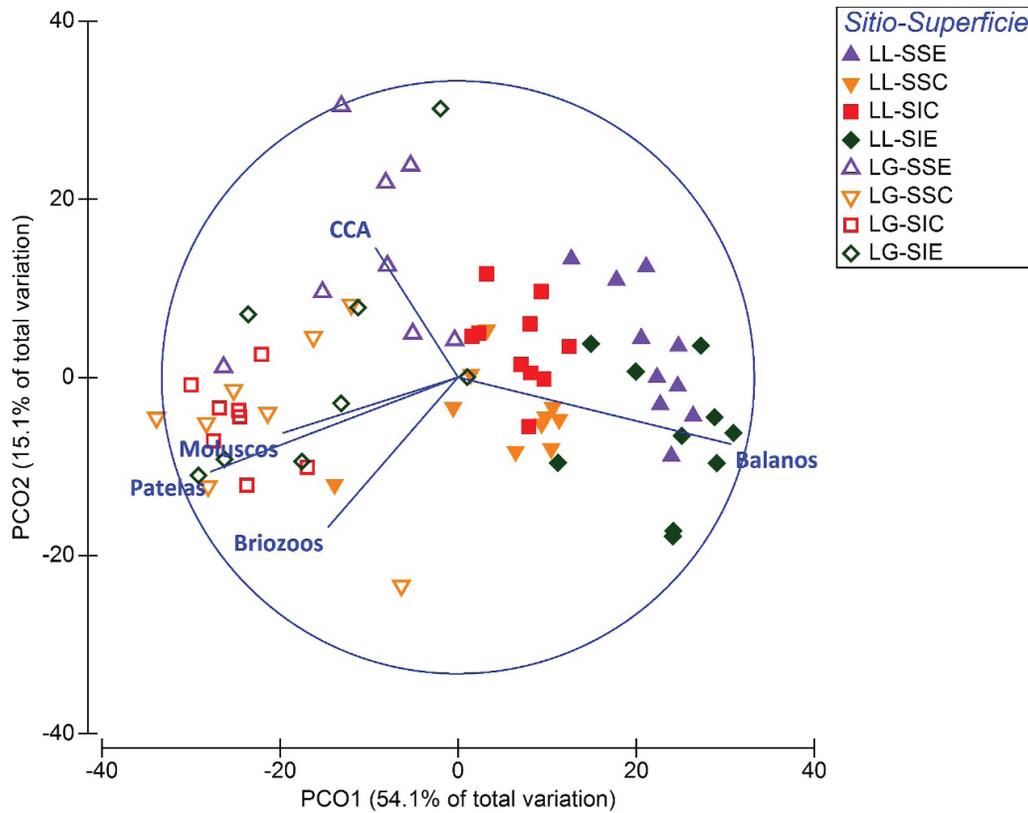


Figura 5. Análisis de coordenadas principales (PCO) realizado con datos de calcificación a nivel de grupos.

Aunque ambientalmente distintos, la calcificación secundaria en los sitios de estudio fue dominada por heterótrofos. El análisis de coordenadas principales (PCO) confirmó que los balanos fueron el grupo de esclerobiontes más importante en La Llave mientras que en Las Gatas fueron las patelas, moluscos y briozoos (Fig. 5). Adicionalmente, en Las Gatas resaltaron las CCA debido a que fueron el grupo que dominó la calcificación en las superficies expuestas bien iluminadas, aunque su contribución fue comparativamente baja (Fig. 4). En un estudio previo, Alvarado-Rodríguez *et al.* (2019) también documentaron el dominio de esclerobiontes filtradores en Las Gatas, sin embargo, el grupo más importante en términos de producción de CaCO_3 fueron los balanos. Es posible que el dominio de heterótrofos en las Gatas se deba a la eutrofización que es promovida por la descarga de aguas residuales en el sitio (Nava *et al.*, 2014), ya que esto incrementa la productividad biológica y la disponibilidad de alimento pelágico, que finalmente beneficia a estos grupos filtradores, potenciando su crecimiento y calcificación (e.g., Geraci *et al.*, 2008; Sanford & Menge, 2001).

Estos resultados revelan la importante contribución que realizan los esclerobiontes heterótrofos a la producción de carbonatos en arrecifes marginales del Pacífico mexicano, particularmente en aquellos donde el impacto antropogénico es evidente y donde las condiciones físicas y biogeoquímicas (e.g., temperatura, productividad y pH) limitan el crecimiento y la calcificación de corales y CCA. Su aporte de CaCO_3 es particularmente relevante para procesos geomórficos como la producción de sedimentos calcáreos arrecifales y costeros, y para mantener balances positivos de CaCO_3 en arrecifes con baja cobertura coralina.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a todos los colegas que nos ayudaron en el trabajo de campo. Un especial agradecimiento a Elizabeth Morales y a Ofir Molina por su invaluable apoyo en el trabajo de laboratorio. El primer autor agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para estudios de doctorado (No. 561548) y al proyecto CONACYT-CF-2019-39210. Los comentarios de revisores anónimos mejoraron sustancialmente la calidad de este trabajo.

REFERENCIAS

ALVARADO-RODRÍGUEZ, J. F., H. NAVA & J. L. CARBALLO. 2019. Spatio-temporal variation in rate of carbonate deposition by encrusting organisms in different reef microhabitats from Eastern Pacific coral reefs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 99(7): 1495–1505. DOI: 10.1017/S0025315419000638

ALVARADO-RODRÍGUEZ, J. F., L. E. CALDERON-AGUILERA, R. A. CABRAL-TENA, C. O. NORZAGARAY-LÓPEZ, H. NAVA, L. PEIFFER & R. G. FERNÁNDEZ-ALDECOA. 2022. High sclerobiont calcification in marginal reefs of the eastern tropical Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 557: 151800. DOI: 10.1016/j.jembe.2022.151800

ANDERSON, M. J., R. N. GORLEY & K. R. CLARKE. 2008. *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods*. PRIMER-E Ltd., Plymouth, UK.

- AZEVEDO, F. B. B., G. G. CARLONI & L. V. CARVALHEIRA. 2006. Colonization of benthic organisms on different artificial substratum in Ilha Grande bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49(2): 263-275. DOI: 10.1590/S1516-89132006000300012
- BEUKEMA, J. J. 1982. Calcimass and carbonate production by molluscs on the tidal flats in the Dutch Wadden Sea: II the edible cockle, *cerastoderma edule*. *Netherlands Journal of Sea Research* 15(3-4): 391-405. DOI: 10.1016/0077-7579(82)90066-7
- BROWNE, N. K., M. CUTTLER, K. MOON, K. MORGAN, C. L. ROSS, C. CASTRO-SANGUINO, E. KENNEDY, D. HARRIS, P. BARNES, A. BAUMAN, E. BEETHAM, J. BONESSO, Y. M. BOZEC, C. CORNWALL, S. DEE, T. DECARLO, J. P. D'OLIVO, C. DOROPOULOS, R. D. EVANS, B. EYRE, P. GATENBY, M. GONZALEZ, S. HAMYLTON, J. HANSEN, R. LOWE, J. MALLELA, M. O'LEARY, G. ROFF, B. J. SAUNDERS & A. ZWEIFER. 2021. Predicting Responses of Geo-ecological Carbonate Reef Systems to Climate Change: A Conceptual Model and Review. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* (Issue September). DOI: 10.1201/9781003138846-4
- CABRAL-TENA, R. A., A. LÓPEZ-PÉREZ, L. ALVAREZ-FILIP, F. J. GONZÁLEZ-BARRIOS, L. E. CALDERON-AGUILERA & C. APARICIO-CID. 2020. Functional potential of coral assemblages along a typical Eastern Tropical Pacific reef tract. *Ecological Indicators* 119(July): 1-10. DOI: 10.1016/j.ecoind.2020.106795
- CORTÉS, J. 2003. *Latin American Coral Reefs*. J. Cortés (ed.). Primera edición. Elsevier. San Pedro, Costa Rica.
- CORTÉS, J. & H. REYES-BONILLA. 2017. Human Influences On Eastern Tropical Pacific Coral Communities and Coral Reefs. In P. W. Glynn, D. P. Manzello & I. C. Enochs (eds.). *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific, Coral Reefs of the World 8* (8th ed., Vol. 8). Springer Netherlands, Dordrecht. DOI: 10.1007/978-94-017-7499-4
- DEE, S., M. CUTTLER, P. CARTWRIGHT, J. McILWAIN & N. BROWNE. 2021. Encrusters maintain stable carbonate production despite temperature anomalies among two inshore island reefs of the Pilbara, Western Australia. *Marine Environmental Research* 169(May): 105386. DOI: 10.1016/j.marenvres.2021.105386
- DOS REIS, V. M., C. S. KAREZ, R. MARIATH, F. C. DE MORAES, R. T. DE CARVALHO, P. S. BRASILEIRO, R. DA G. BAHIA, T. M. DA C. LOTUFO, L. V. RAMALHO, R. L. DE MOURA, R. B. FRANCINI-FILHO, G. H. PEREIRA-FILHO, F. L. THOMPSON, A. C. BASTOS, L. T. SALGADO & G. M. AMADO-FILHO. 2016. Carbonate Production by Benthic Communities on Shallow Coralgal Reefs of Abrolhos Bank, Brazil. *PLoS One* 11(4): e0154417. DOI: 10.1371/journal.pone.0154417
- DRENKARD, E. J., A. L. COHEN, D. C. McCORKLE, S. J. DE PUTRON, V. R. STARCZAK & A. E. ZICHT. 2013. Calcification by juvenile corals under heterotrophy and elevated CO₂. *Coral Reefs* 32(3): 727-735. DOI: 10.1007/s00338-013-1021-5
- EDMUNDS, P. J. 2011. Zooplanktivory ameliorates the effects of ocean acidification on the reef coral *Porites* spp. *Limnology and Oceanography* 56(6): 2402-2410. DOI: 10.4319/lo.2011.56.6.2402
- FABRICIUS, K. E. 2005. Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: Review and synthesis. *Marine Pollution Bulletin* 50(2): 125-146. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2004.11.028
- FINDLAY, H. S., H. L. WOOD, M. A. KENDALL, S. WIDDICOMBE, J. I. SPICER & R. J. TWITCHETT. 2011. Comparing the impact of high CO₂ on calcium carbonate structures in different marine organisms. *Marine Biology Research* 7(6): 565-575. DOI: 10.1080/17451000.2010.547200
- FOX, J. & S. WEISBERG. 2019. *An R Companion to Applied Regression*. Third Edition. Thousand Oaks CA. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/%0A>
- GAXIOLA-CASTRO, G., S. ÁLVAREZ-BORREGO & R. A. SCHWARTZLOSE. 1978. El sistema de bióxido de carbono en el Golfo de California. *Ciencias Marinas* 5(2): 25-40.
- GERACI, J. B., C. AMRHEIN & C. C. GOODSON. 2008. Barnacle growth rate on artificial substrate in the Salton Sea, California. *Hydrobiologia* 604(1): 77-84. DOI: 10.1007/s10750-008-9309-0
- GLYNN, P. W., D. P. MANZELLO & I. C. ENOCHS. 2017. Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific: Persistence & Loss in a Dynamic Environment. In P. W. Glynn, D. P. Manzello & I. C. Enochs (eds.). *Coral Reefs of The World*. Springer Nature. DOI: 10.1007/BF01771896
- GOREAU, T. F. 1963. Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reef-builders. *Annals New York Academy of Sciences* 109: 127-167. DOI: 10.1111/j.1749-6632.1963.tb13465.x
- GRANJA-FERNÁNDEZ, M. R. & R. A. LÓPEZ-PÉREZ. 2008. Sedimentación en comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical* 56(3): 1179-1187.
- HALFAR, J., L. GODINEZ-ORTA, M. MUTTI, J. E. VALDEZ-HOLGUÍN & J. M. BORGES. 2004. Nutrient and temperature controls on modern carbonate production: An example from the Gulf of California, Mexico. *Geology* 32(3): 213-216. DOI: 10.1130/G20298.1
- HALLOCK, P. 2001. Coral reefs, carbonate sediments, nutrients, and global change. In S. GD (ed.). *The history and sedimentology of ancient reef systems*. Kluwer Academic/Plenum, New York, USA.
- HEPBURN, L. J., P. BLANCHON, G. MURPHY, L. COUSINS & C. T. PERRY. 2014. Community structure and palaeoecological implications of calcareous encrusters on artificial substrates across a Mexican Caribbean reef. *Coral Reefs* 34(1): 189-200. DOI: 10.1007/s00338-014-1227-1
- HERNÁNDEZ-AYÓN, J. M., C. CHAPA-BALCORTA, F. DELGADILLO-HINOJOSA, V. F. CAMACHO-IBAR, M. A. HUERTA-DÍAZ, E. SANTAMARÍA-DEL-ÁNGEL, S. GALINDO-BECT & J. A. SEGOVIA-ZAVALA. 2013. Dynamics of dissolved inorganic carbon in the Midriff Islands of the Gulf of California: Influence of water masses. *Ciencias Marinas* 39(2): 183-201. DOI: 10.7773/cm.v39i2.2243
- HUOT, Y., M. BABIN, F. BRUYANT, C. GROB, M. S. TWARDOWSKI & H. CLAUSTRE. 2007. Does chlorophyll a provide the best index of phytoplankton biomass for primary productivity studies?. *Biogeosciences Discussions* 4(2): 707-745.
- JACKSON, J. B. C. 1977. Competition on Marine Hard Substrata: The Adaptive Significance of Solitary and Colonial Strategies. *The American Naturalist* 111(980): 743-767.
- KENNEDY, E., A. ORDOÑEZ, B. LEWIS & G. DIAZ-PULIDO. 2017. Comparison of recruitment tile materials for monitoring coralline algae responses

- to a changing climate. *Marine Ecology Progress Series* 569(1): 129-144. DOI: 10.3354/meps12076
- KENYON, T. M., C. DOROPOULOS, K. WOLFE, G. E. WEBB, S. DOVE, D. HARRIS & P. J. MUMBY. 2022. Coral rubble dynamics in the Anthropocene and implications for reef recovery. *Limnology and Oceanography* 9999(2022): 1-38. DOI: 10.1002/lno.12254
- KUFFNER, I. B., T. D. HICKEY & J. M. MORRISON. 2013. Calcification rates of the massive coral *Siderastrea siderea* and crustose coralline algae along the Florida Keys (USA) outer-reef tract. *Coral Reefs* 32: 987-997. DOI: 10.1007/s00338-013-1047-8
- LIÑÁN-CABELLO, M. A., A. OLIVOS-ORTIZ, S. QUIJANO-SCHEGGIA, D. MUÑOZ-ANGUIANO, M. L. RESÉNDIZ-FLORES & C. D. ORTEGA-ORTIZ. 2016. Effects of terrestrial runoff on the coral communities in Santiago Bay, Colima, Mexican Pacific Coast. *Revista de Biología Tropical* 64(3): 1185-1200.
- LOMBARDI, C., P. D. TAYLOR & S. COCITO. 2014. Bryozoan Constructions in a Changing Mediterranean Sea. In S. Goffredo & Z. Dubinsky (eds.). *The Mediterranean Sea: Its History and Present Challenges*. Springer Netherlands, Dordrecht. DOI: 10.1007/978-94-007-6704-1
- LÓPEZ-PÉREZ, R. A., L. E. CALDERÓN-AGUILERA, H. REYES-BONILLA, J. D. CARRIQUIRY, P. MEDINA-ROSAS, A. L. CUPUL-MAGAÑA, M. D. HERRERO-PÉREZ, H. A. HERNÁNDEZ-RAMÍREZ, M. Á. AHUMADA-SEMPOAL & B. M. LUNA-SALGUERO. 2012. Coral communities and reefs from Guerrero, Southern Mexican Pacific. *Marine Ecology* 33(4): 407-416. DOI: 10.1111/j.1439-0485.2011.00505.x
- MALLELA, J. 2007. Coral reef encruster communities and carbonate production in cryptic and exposed coral reef habitats along a gradient of terrestrial disturbance. *Coral Reefs* 26(4): 775-785. DOI: 10.1007/s00338-007-0260-8
- MALLELA, J. 2013. Calcification by Reef-Building Sclerobionts. *PLoS ONE* 8(3): 1-12. DOI: 10.1371/journal.pone.0060010
- MALLELA, J. & C. T. PERRY. 2007. Calcium carbonate budgets for two coral reefs affected by different terrestrial runoff regimes, Rio Bueno, Jamaica. *Coral Reefs* 26(1): 129-145. DOI: 10.1007/s00338-006-0169-7
- MANZELLO, D. P., J. A. KLEYPAS, D. A. BUDD, C. M. EAKIN, P. W. GLYNN & C. LANGDON. 2008. Poorly cemented coral reefs of the eastern tropical Pacific: Possible insights into reef development in a high-CO₂ world. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(30): 10450-10455. DOI: 10.1073/pnas.0712167105
- Martindale, W. 1976. Calcareous Encrusting Organisms of the Recent and Pleistocene Reefs of Barbados, West Indies. Ph.D. Thesis. University of Edinburgh, 141 pp.
- MARTÍNEZ-FUENTES, L. M., C. O. NORZAGARAY-LÓPEZ, J. M. HERNÁNDEZ-AYÓN, M. E. SOLANA-ARELLANO, A. G. URIBE-LÓPEZ, J. A. VALDIVIESO-OJEDA, V. CAMACHO-IBAR, A. MEJÍA-TREJO, F. DELGADILLO-HINOJOSA & R. A. CABRAL-TENA. 2022. Influence of the advection of water masses in the Balleas Channel on the CO₂ system in Bahía de los Angeles (Mexico). *Regional Studies in Marine Science* 55: 102505. DOI: 10.1016/j.rsma.2022.102505
- MATSUDA, S. 1989. Succession and growth rates of encrusting crustose coralline algae (Rhodophyta, Cryptonemiales) in the upper fore-reef environment off Ishigaki Island, Ryukyu Islands. *Coral Reefs* 7(4): 185-195. DOI: 10.1007/BF00301597
- MAUGHAN, B. C. 2001. The effects of sedimentation and light on recruitment and development of a temperate, subtidal, epifaunal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 256(1): 59-71. DOI: 10.1016/S0022-0981(00)00304-X
- MILLER, D. C., C. L. MUIR & O. A. HAUSER. 2022. Detrimental effects of sedimentation on marine benthos: what can be learned from natural processes and rates? *Ecological Engineering* 19: 211-232. DOI: 10.1016/S0925-8574(02)00081-2
- MORGAN, K. M. & P. S. KENCH. 2017. New rates of Indian Ocean carbonate production by encrusting coral reef calcifiers: Periodic expansions following disturbance influence reef-building and recovery. *Marine Geology* 390(February): 72-79. DOI: 10.1016/j.margeo.2017.06.001
- NAVA, H., J. F. ALVARADO-RODRÍGUEZ, M. Á. CÁRDENAS-ALVARADO, I. MAGAÑA-SÁNCHEZ & J. C. CRISTÓBAL-AGUILAR. 2022. Effect of the El Niño 2015–16 on the assemblages of reef building sclerobionts in a coral reef from the eastern Pacific coast. *Marine Biology* 169(8): 106. DOI: 10.1007/s00227-022-04083-2
- NAVA, H. & M. T. RAMÍREZ-HERRERA. 2012. Land use changes and impact on coral communities along the central Pacific coast of Mexico. *Environmental Earth Sciences* 65(4): 1095-1104. DOI: 10.1007/s12665-011-1359-3
- NAVA, H., M. T. RAMÍREZ-HERRERA, A. G. FIGUEROA-CAMACHO & B. M. VILLEGAS-SÁNCHEZ. 2014. Habitat characteristics and environmental factors related to boring sponge assemblages on coral reefs near populated coastal areas on the Mexican Eastern Pacific coast. *Marine Biodiversity* 44: 45-54. DOI: 10.1007/s12526-013-0182-3
- NAVA, H., N. LÓPEZ, P. RAMÍREZ-GARCÍA & E. GARIBAY-VALLADOLID. 2021. Contrasting effects of the El Niño 2015 – 16 event on coral reefs from the central Pacific coast of Mexico. *Marine Ecology* 42(2): 1-11. DOI: 10.1111/maec.12630
- NORZAGARAY-LÓPEZ, C. O., L. E. CALDERON-AGUILERA, J. M. HERNÁNDEZ-AYÓN, H. REYES-BONILLA, J. P. CARRICART-GANIVET, R. A. CABRAL-TENA & E. F. BALART. 2015. Low calcification rates and calcium carbonate production in *Porites panamensis* at its northernmost geographic distribution. *Marine Ecology* 36(4): 1244-1255. DOI: 10.1111/maec.12227
- ORRANTE-ALCARAZ, J. M., J. L. CARBALLO & B. YAÑEZ. 2023. Seasonal net calcification by secondary calcifiers in coral reefs of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Marine Biology* 170(2): 16. DOI: 10.1007/s00227-022-04158-0
- PERRY, C. T., E. N. EDINGER, P. S. KENCH, G. N. MURPHY, S. G. SMITHERS, R. S. STEINECK & P. J. MUMBY. 2012. Estimating rates of biologically driven coral reef framework production and erosion: a new census-based carbonate budget methodology and applications to the reefs of Bonaire. *Coral Reefs* 31(3): 853-868. DOI: 10.1007/s00338-012-0901-4
- PERRY, C. T. & L. J. HEPBURN. 2008. Syn-depositional alteration of coral reef framework through bioerosion, encrustation and cementation: Taphonomic signatures of reef accretion and reef depositional events. *Earth-Science Reviews* 86(1-4): 106-144. DOI: 10.1016/j.earscirev.2007.08.006

- PERRY, C. T., P. S. KENCH, S. G. SMITHERS, B. RIEGL, H. YAMANO & M. J. O'LEARY. 2011. Implications of reef ecosystem change for the stability and maintenance of coral reef islands. *Global Change Biology* 17(12): 3679-3696. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02523.x
- POIK-NE, S., M. H. ALVES, C. ARGILLIER, M. VAN DEN BERG, F. BUZZI, E. HOEHN, C. DE HOYOS, I. KAROTTKI, C. LAPLACE-TREYURE, A. L. SOLHEIM, J. ORTIZ-CASAS, I. OTT, G. PHILLIPS, A. PILKE, J. PÁDUA, S. REMEC-REKAR, U. RIEDMÜLLER, J. SCHAUMBURG, M. L. SERRANO, H. SOSZKA, D. TIERNEY, G. URBANIČ & G. WOLFRAM. 2010. Defining Chlorophyll-a Reference Conditions in European Lakes. *Environmental Management* 45(6): 1286-1298. DOI: 10.1007/s00267-010-9484-4
- PRICE, N. N., T. R. MARTZ, R. E. BRAINARD & J. E. SMITH. 2012. Diel variability in seawater pH relates to calcification and benthic community structure on coral reefs. *PLoS ONE* 7(8): e43843. DOI: 10.1371/journal.pone.0043843
- R. CORE TEAM. 2022. *R: A language and environment for statistical computing*. 4.2.0. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- RANDI, C. B., A. C. BECKER, M. J. WILLEMS, C. T. PERRY, L. T. SALGADO, R. T. DE CARVALHO, F. S. MOTTA, R. L. DE MOURA, F. C. DE MORAES & G. H. PEREIRA-FILHO. 2021. Calcium carbonate production in the southernmost subtropical coral reef of Atlantic. *Marine Environmental* 172(October): 1-8. DOI: 10.1016/j.marenvres.2021.105490
- RASSER, M. & B. RIEGL. 2002. Holocene coral reef rubble and its binding agents. *Coral Reefs* 21: 57-72. DOI: 10.1007/s00338-001-0206-5
- REYES-BONILLA, H., S. GONZÁLEZ-ROMERO, G. CRUZ-PIÑÓN & L. E. CALDERÓN-AGUILERA. 2008. Corales pétreos. In G. D. Danemann & E. Ezcurra (eds.). *Bahía de los Ángeles: recursos naturales y comunidad. Línea base 2007*. (1a edición). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. pp. 291-318.
- RICHTER, C. & M. WUNSCH. 1999. Cavity-dwelling suspension feeders in coral reefs - A new link in reef trophodynamics. *Marine Ecology Progress Series* 188: 105-116. DOI: 10.3354/meps188105
- ROGERS, C. S. 1990. Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Marine Ecology Progress Series* 62: 185-202. DOI: 10.3354/meps062185
- SANFORD, E. & B. A. MENGE. 2001. Spatial and temporal variation in barnacle growth in a coastal upwelling system. *Marine Ecology Progress Series* 209: 143-157. DOI: 10.3354/meps209143
- SCOFFIN, T. P. 1992. Taphonomy of coral reefs: a review. *Coral Reefs* 11: 57-77. DOI: 10.1016/B978-0-12-811963-1.00001-9
- SIMPSON, J. H., A. J. SOUZA & M. F. LAVIN. 1994. Tidal mixing in the Gulf of California. In K. C. Beven, P. C. Chatwin & J. Millbank (eds.), *Mixing and Transport in the Environment*. John Wiley and Sons, London.
- SOTO-MARDONES, L., S. MARIONI & A. PARES-SIERRA. 1999. Variabilidad espaciotemporal de la temperatura superficial del mar en el Golfo de California. *Ciencias Marinas* 25(1): 1-30.
- Stearn, W., T. P. Scoffin & W. Martindale. 1977. Calcium carbonate budget of a fringing reef on the West coast of Barbados. *Bulletin of Marine Science* 27(3): 479-510.
- TEJADA-BEGAZO, C. L., L. E. CALDERON-AGUILERA, A. LÓPEZ-PÉREZ & R. A. CABRAL-TENA. 2022. High latitude coral larval recruitment: spatiotemporal process variability in the Gulf of California. *Pacific Science* 76(2): 229-246. DOI: 10.2984/76.2.10
- VARGAS-ÁNGEL, B., C. L. RICHARDS, P. S. VROOM, N. N. PRICE, T. SCHILS, C. W. YOUNG, J. SMITH, M. D. JOHNSON & R. E. BRAINARD. 2015. Baseline assessment of net calcium carbonate accretion rates on U.S. pacific reefs. *PLoS ONE* 10(12): 1-25. DOI: 10.1371/journal.pone.0142196
- WICKHAM, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.