



MC
M
W

Ciencias
Marinas

2025

NÚMERO ESPECIAL

Totalmente bilingüe: inglés-español

ISSN 0185- 3880

Ciencias Marinas

Ciencias Marinas es una revista internacional arbitrada que contiene trabajos originales sobre investigación en todas las áreas de las ciencias del mar. Todos los trabajos se publican en inglés y español de manera continua.

COEDITORES EN JEFE

Sharon Zinah Herzka Llona
Department of Marine Science,
Marine Science Institute, University of Texas at Austin,
Port Aransas, Texas, United States

Armando Félix Bermúdez
Instituto de Investigaciones Oceanológicas,
Universidad Autónoma de Baja California,
Ensenada, Baja California, Mexico

Jose Miguel Sandoval Gil
Instituto de Investigaciones Oceanológicas,
Universidad Autónoma de Baja California,
Ensenada, Baja California, Mexico

Amaia Ruiz De Alegría Arzaburu
Instituto de Investigaciones Oceanológicas,
Universidad Autónoma de Baja California,
Ensenada, Baja California, Mexico

EDITORES INVITADOS

Georgina Ramírez Ortiz
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología,
Universidad Nacional Autónoma de México,
Mazatán, Sinaloa, México

Luis Malpica Cruz
Instituto de Investigaciones Oceanológicas,
Universidad Autónoma de Baja California,
Ensenada, Baja California, Mexico

Horacio Pérez-España
Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías,
Universidad Veracruzana,
Boca del Río, Veracruz, México

José Alberto Zepeda Dominguez
Facultad de Ciencias Marinas,
Universidad Autónoma de Baja California,
Ensenada, Baja California, Mexico

EDITORA DE LÍNEA
Andrea Liévana MacTavish

EDITORAS DE PRUEBAS
Andrea Liévana MacTavish
Claudia Michel-Villalobos

EDITOR DE GRÁFICOS
Luis Gerardo Ybáñez Gómez

TRADUCTORA
Claudia Michel-Villalobos

ASISTENTE ADMINISTRATIVO
Suemy Franco Orlayneta

Ciencias Marinas, Volumen 50 (1B), octubre 2024 a diciembre 2025, es una revista bilingüe (español e inglés) de acceso abierto editada y distribuida anualmente de manera continua por el Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la Universidad Autónoma de Baja California, Carretera Transpeninsular Ensenada-Tijuana, No. 3917, Fraccionamiento Playitas, C.P. 22860, Ensenada, Baja California, Tel. (646) 174-4601, www.cienciasmarinas.com.mx, cmarinas.manager@uabc.edu.mx. Editores responsables: Dra. Sharon Zinah Herzka Llona, Dr. Armando Félix Bermúdez, Dra. Amaia Ruiz De Alegría Arzaburu y Dr. Jose Miguel Sandoval Gil. Reserva de Derechos al Uso Exclusivo otorgada por el Instituto Nacional del Derecho de Autor No. 04-199600000001668-102, Certificado de Licitud de Título No. 9581, Certificado de Licitud de Contenido No. 6682. ISSN electrónico: 2395-9053. Responsable de la última actualización: Dr. Armando Félix Bermúdez. Actualización más reciente: diciembre de 2025.

D.R. 2025 UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA, MÉXICO

Dr. Luis Enrique Palafox Maestre, *Rector*; M.I. Edith Montiel Ayala, *Secretaria General*; Dra. Lus Mercedes López Acuña, *Vicerrectora campus Ensenada*; Dr. Luis Walter Daesslé Heuser, *Director del Instituto de Investigaciones Oceanológicas*.

Foto de portada: Un pequeño pez (*Emblemariopsis pricei*) se logra camuflajear perfectamente en *Diploria labyrinthiformis*. Fotografía tomada en agosto de 2015 en Roatán, Honduras (Foto: Angela Randazzo Eisemann).

Ciencias Marinas

Volumen 50 (1B)

2024-2025



Indexado o resumido en:

Science Citation Index; Science Citation Index Expanded; Current Contents; Scopus; Academic Search Complete;
Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA); Biological Abstracts; Directory of Open Access Journals (DOAJ);
Environmental Abstracts; Marine Affairs Bibliography; Zoological Record;
Scientific Electronic Library Online (SciELO México); SciELO Citation Index; Latindex; COMPLUDOC;
Periódica (Índice de Revistas Latinoamericanas en Ciencias).

Revista Internacional de Ciencias Marinas
<http://www.cienciasmarinas.com.mx>

Prefacio

El estudio de los arrecifes de coral mexicanos bajo la amenaza del cambio climático: Contribuciones del XII CMAC-III CPAC

Luis Malpica-Cruz, Horacio Pérez-España, Georgina Ramírez-Ortiz, José A Zepeda-Domínguez

Comparación de la riqueza y abundancia de peces arrecifales criptobentónicos en microhábitats coralinos y rocosos en Bahía de los Ángeles, Golfo de California

Luis M Jáquez-Domínguez, Rodrigo D Chiriboga-Ortega, Lydia B Ladah,
Luis E Calderón-Aguilera, Omar Valencia-Méndez

Censos nocturnos revelan abundantes poblaciones de erizos de mar con alto potencial erosivo en Cayo Arenas, Banco de Campeche

Elizabeth Cabrera-Rivera, Ana Molina-Hernández, Francisco Medellín-Maldonado, Sergio Guendulain-García,
Esmeralda Pérez-Cervantes, Rodolfo Rioja-Nieto, Alexis E Medina-Valmaseda, Lorenzo Alvarez-Filip

Aclimatación fisiológica de *Porites panamensis* (Scleractinia: Poritidae) en condiciones marginales de alta latitud

Alexis E Trejo-Estrada, Clara E Galindo-Sánchez, Alma P Rodríguez-Troncoso, Rafael A Cabral-Tena,
Luis E Calderón-Aguilera, Lorena M Durán-Riveroll, Oscar E Juárez

Estado de salud de los arrecifes coralinos del suroeste del Golfo de México y Caribe mexicano

Dariel Correa, Carmen Amelia Villegas-Sánchez, Horacio Pérez-España, Lorenzo Alvarez-Filip

Riqueza taxonómica y funcional de peces en arrecifes templados y tropicales del Pacífico mexicano

Rebeca Torres-García, Georgina Ramírez-Ortiz, Estefani De León-Siller, Rodrigo Beas-Luna,
Julio Lorda, Luis Malpica-Cruz, Manuel Velasco-Lozano

Explorando los ensamblajes bacterianos de *Acropora cervicornis* en el Caribe mexicano

Joicye Hernández-Zulueta, Gabriela G Nava-Martínez, Miguel A García-Salgado, Fabián A Rodríguez-Zaragoza

Eficiencia en la auto-recuperación de tejido de coral vivo en colonias donadoras de *Orbicella faveolata* utilizadas para intervención coralina en el Caribe mexicano

Amayrani M Gutiérrez-Coral, Gabriela Gutiérrez-Estrada, Juan P Carricart-Ganivet, JJ Adolfo Tortolero-Langarica

Recuperación y estado de salud de los corales escleractinios ante el blanqueamiento en el Sistema Arrecifal Veracruzano en el suroeste del Golfo de México

Daniela Carreño-Loaiza, Horacio Pérez-España, Alejandro Granados-Barba, Lorenzo Alvarez-Filip

Nota de investigación

Efecto de las condiciones lumínicas ambientales en el crecimiento del coral *Orbicella faveolata* en el Caribe mexicano

Yasmin Lorenzo-Jiménez, Gabriela Gutiérrez-Estrada, Juan P Carricart-Ganivet, JJ Adolfo Tortolero-Langarica

Actualización del conocimiento de los sistemas coralinos poco conocidos del sur del Pacífico mexicano

Andrés López-Pérez, Rebeca Granja-Fernández, Omar Valencia-Méndez, Tania González-Mendoza,
Eduardo Ramírez-Chávez, Abigail Pañola-Madrigal, Daniel López-López, Luis E Calderón-Aguilera,
Fabián A Rodríguez-Zaragoza

Fluctuaciones en la respuesta inmune (actividad de fenoloxidasas) relacionadas con los ciclos circadianos y lunares en la anémona simbiótica *Exaiptasia diaphana* (Actinaria: Aiptasiidae)

Miel A Rodríguez-Jiménez, Jacqueline Rivera-Ortega, Patricia E Thomé

Collage

Fotografías de vida marina capturadas por los participantes del XII CMAC-III CPAC

El estudio de los arrecifes coralinos mexicanos bajo la amenaza del cambio climático: aportes desde el XII CMAC-III CPAC

[Luis Malpica-Cruz](#)^{1*}, [Horacio Pérez-España](#)², [Georgina Ramírez-Ortiz](#)³,
[José A Zepeda-Domínguez](#)^{4,5}

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 29 de mayo de 2025

Aceptado 29 de septiembre de 2025

Publicado 29 de octubre de 2025

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3563>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: lmalpica@uabc.edu.mx

¹ Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, 22860 Ensenada, Baja California, México.

² Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana, 94290 Boca del Río, Veracruz, México.

³ Laboratorio de Ecología Funcional y Conservación Marina, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Mazatlán, Universidad Nacional Autónoma de México, 82040 Mazatlán, Sinaloa, México.

⁴ Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, 22860 Ensenada, Baja California, México.

⁵ Laboratorio Nacional de Biología del Cambio Climático, Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación, 04510 Ciudad de México, México.

En el año 2000, se llevó a cabo la primera Conferencia Mexicana sobre Arrecifes Coralinos (I CMAC) en la ciudad de Veracruz y ofreció 91 presentaciones. Once años después, el VI CMAC tuvo lugar en la ciudad de Ensenada y creció hasta incluir 126 presentaciones. A lo largo de los años intermedios, el alcance de esta conferencia se ha visto enriquecido por la integración de colegas de otros países de las Américas, dando lugar a la Conferencia Panamericana de Arrecifes Coralinos (CPAC), que se celebró concurrentemente con el CMAC en 2022 y 2024. Por segunda vez, Ensenada fue seleccionada para ser la sede de esta conferencia, celebrándose el XII CMAC-III CPAC del 22 al 26 de abril de 2024.

Cabe destacar que el XII CMAC-III CPAC, que contó con un total de 299 presentaciones, ponencias y carteles, fue por mucho la reunión más grande hasta la fecha de investigadores, gestores, funcionarios gubernamentales y estudiantes involucrados en la investigación, acciones de manejo y esfuerzos de conservación en los ecosistemas arrecifales de América Latina. Este importante evento fue organizado por la Sociedad Mexicana de Arrecifes Coralinos (SOMAC), con el apoyo de la *International Coral Reef Society* y las instituciones anfitrionas locales del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) y la Universidad Autónoma de Baja California (UABC).

Durante el XII CMAC-III CPAC, las presentaciones destacadas cubrieron múltiples temas que se categorizaron en 5 sesiones temáticas: (1) ciencias genómicas y fisiología de organismos arrecifales; (2) ecología de poblaciones y comunidades de organismos arrecifales; (3) sistemas socioecológicos; (4) física, química e innovación aplicadas a los arrecifes coralinos; y (5) arrecifes templados. Como tal, la conferencia, que reflejó una diversa gama de enfoques y metodologías de investigación, cubrió una amplia gama de temas relacionados con los corales, los ecosistemas arrecifales y sus especies asociadas, con un fuerte énfasis en la salud coralina y la resiliencia arrecifal, fisiología, restauración y los impactos del cambio climático en estos ecosistemas.

De las 299 presentaciones, se seleccionaron 11 estudios para su publicación (3 notas de investigación y 8 artículos de investigación) en un número especial de *Ciencias Marinas* (vol. 50 [1b]). Estos estudios presentaron hallazgos novedosos sobre temas relacionados con la salud, el crecimiento y la fisiología de los arrecifes coralinos, así como las interacciones con otros organismos marinos y los impactos de factores estresores ambientales y actividades humanas en la resiliencia de ecosistemas coralinos vitales en los mares y océanos de las Américas.

Dentro del número especial de *Ciencias Marinas*, encontrarán 2 estudios centrados en aspectos de la salud y resiliencia

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3563>



Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](#), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

de los arrecifes coralinos y la importancia de los esfuerzos continuos de monitoreo. Correa et al. (2025) exploraron el valor de usar el Índice de Salud Arrecifal como herramienta para el monitoreo regional y la conservación de arrecifes en el contexto de cambio climático. En este estudio, los autores evaluaron el estado de 11 arrecifes en el suroeste del Golfo de México y el Caribe mexicano, encontrando que los arrecifes en el suroeste del Golfo de México exhibieron mejor salud que aquellos en el Caribe mexicano. Carreño-Loaiza et al. (2025) señalaron la rápida recuperación de corales escleractinios apenas 5 meses después de un evento de blanqueamiento en el Sistema Arrecifal Veracruzano. El conjunto de datos a largo plazo (2008-2021) reveló que la salud de la comunidad coralina podía clasificarse como “buena” según el índice de coral (CI \approx 3.7), lo que indica resiliencia y refuerza la importancia del monitoreo continuo.

En cuanto a la fisiología de corales y especies asociadas, Trejo-Estrada et al. (2025) estudiaron la aclimatación fisiológica de *Porites panamensis* bajo condiciones marginales en altas latitudes. Los autores encontraron que *P. panamensis* se aclimata a los cambios estacionales de temperatura y turbidez utilizando la mixotrofia como una estrategia nutricional clave para soportar condiciones ambientales fluctuantes, permitiendo así que esta especie se distribuya por todo el Pacífico Tropical Oriental, incluso en regiones aparentemente subóptimas. Además, Rodríguez-Jiménez et al. (2024) exploraron la respuesta inmune de la anémona *Exaiptasia diaphana* y encontraron que la actividad inmune alcanzó su punto máximo durante el día y la luna llena, especialmente cuando *E. diaphana* carecía de simbiosis. Los resultados de estos autores proporcionan información relevante sobre mecanismos inmuno-protectores, lo cual es crítico para comprender la resiliencia de cnidarios bajo escenarios de cambio climático.

Dos artículos del número especial se centraron en la restauración y adaptación coralina. Gutiérrez-Coral et al. (2025) encontraron que las colonias de *Orbicella faveolata* fueron capaces de regenerarse casi completamente tras la extracción de microfragmentos donadores dentro de 24 meses, proporcionando información esencial que respalda la sostenibilidad del empleo de esta técnica en esfuerzos de restauración. Lorenzo-Jiménez et al. (2024) evaluaron la aclimatación de *O. faveolata* a los cambios de luz resultantes de la translocación de fragmentos de coral entre diferentes profundidades y demostraron el potencial de la migración asistida en programas de restauración.

Cinco artículos se centraron en la biodiversidad y funciones ecosistémicas. López-Pérez et al. (2024a) caracterizaron localidades del sur del Pacífico mexicano y encontraron que hasta 10 especies de coral estaban presentes en sitios y profundidades donde no habían sido reportadas previamente (e.g., a profundidades de 37 m) y destacaron la necesidad de abordar las amenazas antropogénicas locales para promover la conservación de especies. Centrándose en comunidades de peces, Torres-García et al. (2025) exploraron la riqueza taxonómica y funcional de los peces en el Pacífico mexicano, identificando

ubicaciones de alta de biodiversidad y una “columna vertebral” regional (i.e., grupos funcionales comunes en toda la región de estudio) compuesta por 74 especies, que probablemente mantiene funciones y procesos ecológicos a través de provincias biogeográficas. Este análisis de diversidad de peces tuvo como objetivo proporcionar información para el manejo y conservación de ecosistemas arrecifales. Jáquez-Domínguez et al. (2025) evaluaron la riqueza de especies y la abundancia de peces arrecifales criptobentónicos, explorando el papel crítico de *P. panamensis* como microhábitat y su influencia en la organización bentónica de este grupo de peces a menudo ignorado. Cabrera-Rivera et al. (2025) exploraron el potencial erosivo de los erizos en el Banco de Campeche y encontraron que probablemente estaba subestimado debido a la omisión de muestreos nocturnos adecuados en los estudios, destacando la escasez de información a pesar de los importantes roles que estos equinodermos juegan en los arrecifes coralinos. Por último, reflejando el desarrollo multidisciplinario en curso de la investigación en arrecifes coralinos, Hernández-Zulueta et al. (2025) estudiaron los ensamblajes bacterianos de *Acropora cervicornis* e identificaron los géneros bacterianos asociados responsables de funciones metabólicas vitales vinculadas a la inmunidad, nutrición y resiliencia del coral, como *Pseudomonas* y *Acinetobacter*, que pueden influir en cómo *A. cervicornis* responde a estresores ambientales que pueden aumentar la vulnerabilidad del coral al blanqueamiento. Tales estudios son esenciales para mejorar nuestra comprensión de la resiliencia coralina frente al cambio climático.

El cuerpo de conocimiento contenido en el número especial de *Ciencias Marinas*, que surgió del XII CMAC-III CPAC, da testimonio del compromiso de avanzar en nuestra comprensión de los ecosistemas de arrecifes coralinos y generar información científica de alta calidad que respalde el manejo y conservación de los arrecifes coralinos en México y las Américas. Este compromiso es crucial dados los recientes impactos negativos y las sombrías predicciones que enfrentan estos ecosistemas bajo el cambio climático (Hoegh-Guldberg et al. 2017, Fabricius et al. 2024).

El año 2023 fue especialmente devastador para los ecosistemas de arrecifes coralinos en todo el mundo, y las Américas no fueron la excepción. Los efectos de un evento de El Niño, combinados con temperaturas elevadas debido al cambio climático, resultaron en la ola de calor más intensa y prolongada registrada en los últimos años (Goreau Hayes 2024). A lo largo de las costas de México, las temperaturas del agua aumentaron por encima de lo normal causando estrés que condujo al blanqueamiento y mortalidad masiva. Esta situación se observó en corales de la costa del Pacífico, así como en aquellos del Caribe y el Golfo de México, lo que llevó a la muerte de decenas de millones de corales y a una extensa devastación de los ecosistemas arrecifales (López-Pérez et al. 2024b; McField et al. 2024).

Se encuestó a miembros de la SOMAC respecto a los efectos de esta ola de calor en los arrecifes de sus regiones de estudio, las cuales se basaron en las definiciones regionales

propuestas por Spalding et al. (2007) e incluyeron el Golfo de California, el Pacífico Tropical, el Caribe y el Golfo de México (Tabla 1). Con base en los resultados de la encuesta, la región más afectada fue el Pacífico Tropical, que perdió en promedio casi la mitad de su cobertura coralina, aunque algunos autores reportaron sitios con mortalidad coralina de hasta el 93% (López-Pérez et al. 2024b). En contraste, la región menos afectada fue el Golfo de México (5%), seguida de cerca por el Golfo de California (6%) (Tabla 1).

La degradación actual de los arrecifes coralinos forma parte de una tendencia continua que ha sido documentada a lo largo de varias décadas. En el Caribe, la pérdida de cobertura coralina ha sido particularmente notable y documentada desde la década de 1980 (Glynn 1991, Gardner et al. 2003). Esta pérdida se ha debido principalmente a la mala calidad del agua y al desarrollo costero resultante de la deforestación, los cambios en el uso del suelo, los aportes excesivos de nutrientes y la contaminación. Además de las amenazas locales, los efectos del cambio climático también han contribuido a la pérdida de cobertura coralina. Dado este contexto, el escenario actual que rodea a los arrecifes coralinos de las Américas es muy preocupante.

No existen soluciones fáciles o simples para mitigar estas crecientes amenazas para los corales o para revertir el grave deterioro de los arrecifes. La restauración, dada su naturaleza, es costosa y tiene impactos muy limitados a nivel local. Soluciones más eficientes con efectos a nivel de ecosistema requieren propuestas que aborden no solo las consecuencias del deterioro arrecifal, sino también sus causas. Los estudios publicados en el número especial de *Ciencias Marinas* abordan algunos de los problemas que afectan la resiliencia arrecifal, los esfuerzos de restauración, los patrones de biodiversidad y las comunidades microbianas, y ofrecen

perspectivas accionables y futuras líneas de investigación para la comunidad de investigación de arrecifes coralinos de las Américas para fomentar la conservación de los arrecifes coralinos frente al cambio climático.

Traducido al español por las y los autores.

DECLARACIONES

Material suplementario

Este trabajo no incluye material suplementario.

Agradecimientos

Agradecemos sinceramente a todos los que hicieron posible el XII CMAC-III CPAC en Ensenada, incluyendo a las 2 instituciones académicas anfitrionas, CICESE y UABC, a los patrocinadores de la reunión y al personal organizador y de sede, así como a todos los investigadores, gestores, funcionarios gubernamentales, estudiantes y asistentes a la reunión que presentaron su trabajo y formaron parte de este evento. Estamos especialmente agradecidos con los autores que contribuyeron con sus manuscritos, lo que permitió que el número especial de *Ciencias Marinas* reflejara la diversidad de temas en nuestra comunidad de investigación. En particular, deseamos agradecer a todos los investigadores que respondieron a la encuesta y proporcionaron información sobre eventos de blanqueamiento en diferentes regiones de México: Lorenzo Álvarez-Filip, Amilcar Levi Cupul-Magaña, Guillermo Horta-Puga, Gerardo Leyte-Morales, Andrés López-Pérez, Pedro Medina-Rosas, Héctor Nava, Horacio Pérez-España, Eduardo Ramírez-Chávez y Fabián A

Tabla 1. Valores promedio de cobertura coralina antes y después del evento de blanqueamiento de 2023, prevalencia de blanqueamiento y pérdida de cobertura en las ecorregiones de México descritas por Spalding et al. (2007). Los datos provienen de un formulario en línea distribuido a miembros clave con una larga trayectoria de la Sociedad Mexicana de Arrecifes Coralinos (SOMAC) que amablemente contribuyeron con información. El número de encuestas completadas se indica junto a cada región. Los números entre paréntesis representan el error estándar.

Región	Cobertura coralina antes (%)	Cobertura coralina después (%)	Cambio en cobertura coralina (%)	Prevalencia de blanqueamiento (%)
Golfo de California (n = 3)	18 (6.7)	12 (6.7)	-6	58 (26.7)
Pacífico Tropical (n = 5)	63 (9.7)	15 (3.2)	-48	65 (19.0)
Caribe (n = 1)	15	5	-10	75
Golfo de México (n = 4)	33 (14.4)	28 (13.1)	-5	55 (13.2)

Rodríguez-Zaragoza. También nos gustaría reconocer al comité organizador del XII CMAC-III CPAC por confiar en nosotros para actuar como editores invitados del número especial y al personal editorial y de producción de *Ciencias Marinas* por su apoyo y guía durante todo este proceso. En particular, deseamos reconocer a los editores en jefe de *Ciencias Marinas*, Sharon Zinah Herzka-Llona, Armando Félix-Bermúdez, Amaia Ruiz De Alegría-Arzaburu y Jose Miguel Sandoval-Gil, por su invaluable guía en la revisión y manejo de las tareas editoriales durante la preparación del número especial. Confiamos en que la publicación del número especial en una revista mexicana, bilingüe y de acceso abierto mejorará el alcance general y el número de lectores del cuerpo de conocimiento relevante contenido en el número especial, que es producto de un esfuerzo comunitario liderado por la Sociedad Mexicana de Arrecifes Coralinos.

Financiamiento

Este estudio no recibió financiación de ninguna fuente.

Conflicto de interés

Los autores declaran no tener conflicto de interés.

Contribuciones de los autores

Conceptualización: LMC, HPE, GRO, JAZD; Curación de datos: LMC, HPE, GRO, JAZD; Análisis formal: HPE; Validación: LMC, HPE, GRO, JAZD; Redacción – borrador original: LMC; Redacción – revisión y edición: HPE, GRO, JAZD.

Disponibilidad de datos

Los datos de este estudio están disponibles solicitándolos al autor de correspondencia bajo petición razonable.

Uso de herramientas de IA

Los autores emplearon DeepSeek V3.2 para traducir y mejorar la gramática del texto. Después de procesar cualquier porción de texto con DeepSeek V3.2, los autores revisaron y corrigieron los resultados para garantizar su precisión. Los autores son plenamente responsables del contenido de este trabajo.

REFERENCIAS

- Cabrera-Rivera E, Molina-Hernández A, Medellín-Maldonado F, Guendulain-García S, Pérez-Cervantes E, Rioja-Nieto R, Medina-Valmaseda AE, Alvarez-Filip L. 2025. Night surveys reveal abundant populations of sea urchins with high erosive potential in Cayo Arenas, Campeche Bank = Censos nocturnos revelan abundantes poblaciones de erizos de mar con alto potencial erosivo en Cayo Arenas, Banco de Campeche. *Cienc Mar.* 50(1B):e3508. <https://doi.org/10.7773/cm.y2025.3508>
- Correa D, Villegas-Sánchez CA, Pérez-España H, Alvarez-Filip L. 2025. Reef health status of the southwestern Gulf of Mexico and Mexican Caribbean coral reefs = Estado de salud de los arrecifes coralinos del suroeste del Golfo de México y Caribe mexicano. *Cienc Mar.* 50(1B):e3501. <https://doi.org/10.7773/cm.y2025.3501>
- Fabricius KE, Cooley SR, Golbuu Y, Riginos C, Gonzalez-Rivero M, Heron SF, Mead D, Cinner J, Schaffelke B. 2024. Research priorities to support coral reefs during rapid climate change. *PLOS Clim.* 3(7):e0000435. <https://doi.org/10.1371/journal.pclm.0000435>
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR. 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science.* 301(5635):958-60. <https://doi.org/10.1126/science.1086050>
- Glynn PW. 1991. Coral reef bleaching in the 1980s and possible connections with global warming. *Trends Ecol Evol.* 6(6):175-79. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90208-f](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90208-f)
- Goreau TJF, Hayes RL. 2024. 2023 Record marine heat waves: coral reef bleaching HotSpot maps reveal global sea surface temperature extremes, coral mortality, and ocean circulation changes. *Oxf Open Clim Change.* 4(1):kgae005. <https://dx.doi.org/10.1093/oxfclm/kgae005>
- Gutiérrez-Coral AM, Gutiérrez-Estrada G, Carricart-Ganivet JP, Tortolero-Langarica JA. 2025. Efficiency of self-recovery in coral living tissue of donor colonies of *Orbicella faveolata* used for coral intervention in the Mexican Caribbean = Eficiencia en la auto-recuperación de tejido de coral vivo en colonias donadoras de *Orbicella faveolata* utilizadas para intervención coralina en el Caribe mexicano. *Cienc Mar.* 50(1B):e3511. <https://doi.org/10.7773/cm.y2025.3511>
- Hernández-Zulueta J, Nava-Martínez GG, García-Salgado MA, Rodríguez-Zaragoza FA. 2025. Exploring the bacterial assemblages of *Acropora cervicornis* in the Mexican Caribbean = Explorando los ensamblajes bacterianos de *Acropora cervicornis* en el Caribe mexicano. *Cienc Mar.* 50(1B):e3487. <https://doi.org/10.7773/cm.y2025.3487>
- Hoegh-Guldberg O, Poloczanska ES, Skirving W, Dove S. 2017. Coral reef ecosystems under climate change and ocean acidification. *Front Mar Sci.* 4:158. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00158>
- Jáquez-Domínguez LM, Chiriboga-Ortega RD, Ladah LB, Calderón-Aguilera LE, Valencia-Méndez O. 2025. Comparing richness and abundance of cryptobenthic reef fishes in coral and rocky microhabitats in Bahía de los Ángeles, Gulf of California = Comparación de la riqueza y abundancia de peces arrecifales criptobentónicos en microhábitats coralinos y rocosos en Bahía de los Ángeles, Golfo de California. *Cienc Mar.* 50(1B):e3495. <https://doi.org/10.7773/cm.y2025.3495>
- López-Pérez A, Granja-Fernández R, Valencia-Méndez O, González-Mendoza T, Ramírez-Chávez E, Pañola-Madrigal A, López-López D, Calderón-Aguilera LE, Rodríguez-Zaragoza FA. 2024a. Updating the understanding of lesser-known coral systems in the southern Mexican Pacific = Actualización Del Conocimiento De Los Sistemas Coralinos Poco Conocidos Del Sur Del Pacífico Mexicano. *Cienc Mar.* 50(1B):e3503. <https://doi.org/10.7773/cm.y2024.3503>
- López-Pérez A, Granja-Fernández R, Ramírez-Chávez E, Valencia-Méndez O, Rodríguez-Zaragoza FA, González-Mendoza T, Martínez-Castro A. 2024b. Widespread Coral Bleaching and Mass Mortality of Reef-Building Corals in Southern Mexican Pacific Reefs Due to 2023 El Niño Warming. *Oceans.* 5(2):196-209. <https://doi.org/10.3390/oceans5020012>

- Lorenzo-Jiménez Y, Gutiérrez-Estrada G, Carricart-Ganivet JP, Tortolero-Langarica JA. 2024. Effect of environmental light conditions on the growth of the coral *Orbicella faveolata* in the Mexican Caribbean = Efecto de las condiciones lumínicas ambientales en el crecimiento del coral *Orbicella faveolata* en el Caribe mexicano. *Cienc Mar.* 50(1B):e3497. <https://doi.org/10.7773/cm.y2024.3497>
- McField M, Soto M, Martínez R, Giró A, Guerrero C, Rueda M, Kramer P, Roth L, Muñoz I. 2024. 2024 Mesoamerican Reef Report Card. Miami (United States): Healthy Reefs for Healthy People. Report. 32 p.
- Rodríguez-Jiménez MA, Rivera-Ortega J, Thomé PE. 2024. Fluctuations in immune response (phenol oxidase activity) related to circadian and lunar cycles in the symbiotic anemone *Exaiptasia diaphana* (Actinaria: Aiptasiidae) = Fluctuaciones en la respuesta inmune (actividad de fenoloxidasas) relacionadas con los ciclos circadianos y lunares en la anémona simbiótica *Exaiptasia diaphana* (Actinaria: Aiptasiidae). *Cienc Mar.* 50(1B):e3505. <https://doi.org/10.7773/cm.y2024.3505>
- Torres-García R, Ramírez-Ortiz G, De León-Siller E, Beas-Luna R, Lorda J, Malpica-Cruz L, Velasco-Lozano M. 2025. Taxonomic and functional richness of fish in temperate and tropical reefs of the Mexican Pacific = Riqueza taxonómica y funcional de peces en arrecifes templados y tropicales del Pacífico mexicano. *Cienc Mar.* 50(1B):e3512. <https://doi.org/10.7773/cm.y2025.3512>
- Trejo-Estrada AE, Galindo-Sánchez CE, Rodríguez-Troncoso AP, Cabral-Tena RA, Calderón-Aguilera LE, Durán-Riveroll LM, Juárez OE. 2025. Physiological acclimation of *Porites panamensis* (Scleractinia: Poritidae) under high-latitude marginal conditions = Aclimatación fisiológica de *Porites panamensis* (Scleractinia: Poritidae) en condiciones marginales de alta latitud. *Cienc Mar.* 50(1B):e3507. <https://doi.org/10.7773/cm.y2025.3507>

Este artículo forma parte de un número especial de *Ciencias Marinas* que comprende artículos seleccionados del "XII Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos y III Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos" de 2024 celebrado en Ensenada, Baja California, México.

Comparación de la riqueza y abundancia de peces arrecifales criptobentónicos en microhábitats coralinos y rocosos en Bahía de los Ángeles, Golfo de California

Luis M Jáquez-Domínguez¹, Rodrigo D Chiriboga-Ortega¹, Lydia B Ladah², Luis E Calderón-Aguilera², Omar Valencia-Méndez^{2*}

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 05 de junio de 2024

Aceptado 07 de enero de 2025

Publicado 13 de febrero de 2025

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3495>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: ovalencia@cicese.mx

¹ Programa de posgrado en Ecología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICese), Carretera Ensenada-Tijuana, Zona Playitas, 22860 Ensenada, Baja California, México.

² Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICese), Carretera Ensenada-Tijuana, Zona Playitas, 22860 Ensenada, Baja California, México.

RESUMEN. Los ecosistemas rocosos-coralinos poseen hábitats altamente heterogéneos y comunidades de peces funcionalmente diversas. En estos ecosistemas, los microhábitats coralinos juegan un papel importante al proporcionar un subconjunto de los recursos disponibles a la criptofauna, entre los que destacan los peces arrecifales criptobentónicos (PACB) por su alta abundancia y diversidad. Este grupo íctico, que mide menos de 5 cm de longitud en su etapa adulta, presenta un camuflaje visual y conductual altamente especializado, lo que a menudo resulta en su subrepresentación en los estudios. Debido a la escasez de estudios y la alta complejidad taxonómica de los PACB, exploramos la asociación entre los PACB y el coral masivo *Porites panamensis* en Bahía de los Ángeles, Golfo de California, y el sustrato rocoso. Hipotetizamos que la densidad de PACB será mayor en microhábitats coralinos debido a que estos microhábitats son tridimensionalmente más complejos. Se realizaron 2 muestreos extractivos en marzo y octubre de 2022 ($n = 16$). En total, se recolectaron 238 individuos de 14 especies de peces pertenecientes a 5 familias; el 76.62% de la abundancia total estuvo representada por 5 especies, y las familias Gobiidae, Tripterygiidae y Chaenopsidae fueron las mejor representadas. La densidad promedio de PACB en los microhábitats de *P. panamensis* fue 2 veces mayor que en los microhábitats rocosos ($W = 46.5$, $P = 0.036$). Además, la estructura y composición del ensamblaje de PACB fue diferente entre los microhábitats (Pseudo- $F = 4.41$, $P = 0.004$). Los resultados demuestran la importancia de *P. panamensis* como microhábitat y su influencia en la configuración bentónica de los PACB. Ante el creciente deterioro de la cobertura coralina y la pérdida de la complejidad estructural del hábitat, los resultados de este estudio son cruciales para entender los cambios a largo plazo en la criptofauna.

Palabras clave: microhábitat, endemismo, complejidad del hábitat, criptofauna, peces arrecifales criptobentónicos, Gobiidae, Tripterygiidae, Chaenopsidae.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas arrecifales coralinos y sus complejas interacciones ecológicas albergan una gran diversidad de especies marinas, dentro de los cuales se encuentran los peces. La relación entre los peces de arrecife y la cobertura coralina ha sido ampliamente documentada (Muruga et al. 2024), destacando la importancia de las colonias coralinas como áreas de refugio que facilitan la convergencia de diversos procesos ecológicos (Komyakova et al. 2013). Estos procesos e interacciones, junto con el uso y la distribución de los recursos, desempeñan un papel clave en la

estructuración de las comunidades bentónicas. A nivel global, se han identificado más de 320 especies de peces que utilizan a los corales vivos como su principal hábitat y refugio, lo que representa aproximadamente el 8% de la diversidad total de los peces de arrecife (Coker et al. 2014). Estas interacciones pueden ser debidas a la búsqueda o establecimiento de un refugio (i.e., Cirrhitidae), alimentación (i.e., *Stegastes*) y depredación (i.e., Scaridae), entre otros procesos ecológicos (Depczynski y Bellwood 2003). Sin embargo, un gran número de especies de peces arrecifales no son dependientes obligados de los corales vivos, por lo que realizan un amplio uso del ecosistema e influyen en

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3495>



Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

la trofodinámica de los arrecifes (Depczynski y Bellwood 2003, Cooker et al. 2014).

La mayoría de los estudios sobre las asociaciones entre peces y corales se han concentrado en regiones de alta diversidad y amplias extensiones de cobertura coralina, como el Caribe (Olán-González et al. 2020) o el Indo-Pacífico (Holbrook et al. 2008, Coker et al. 2014, Moynihan et al. 2022). En ambas regiones, se ha observado que la diversidad de peces aumenta con la presencia y cobertura de coral (Coker et al. 2014). En este contexto, en el Pacífico Oriental Tropical (POT), se ha evaluado la influencia de las características bentónicas en la estructuración de la fauna íctica (Dominici-Arosemena y Wolff 2006, Galván-Villa et al. 2011, Ricart et al. 2016, Salas-Moya et al. 2021), no obstante, el efecto del hábitat sobre la ictiofauna en el POT no es del todo claro, ya que algunos autores han sugerido que la diversidad íctica aumenta con una mayor complejidad del hábitat (Benfield et al. 2008), mientras que otros han mencionado que la diversidad de peces disminuye a medida que aumenta la cobertura de coral (Olán-González et al. 2020). Sumado a lo anterior, los arrecifes del POT se consideran parches aislados de coral, denominados arrecifes rocosos-coralinos bordeantes, principalmente debido a la estrecha plataforma continental que impide el desarrollo de grandes extensiones de arrecifes (Reyes-Bonilla 2003), ya que la mayoría de las especies formadoras de arrecifes coralinos (i.e., *Pocillopora*) no se desarrollan más allá de los 8 m de profundidad (López-Pérez et al. 2024).

En los peces arrecifales existe un grupo denominado peces arrecifales criptobentónicos (PACB), que son peces pequeños que no superan los 5 cm de longitud total en su etapa adulta (Depczynski y Bellwood 2003, Brandl et al. 2018). Los PACB poseen dispersión limitada, baja longevidad, ciclos generacionales cortos y una alta especialización sobre sus preferencias de hábitat (Hastings y Galland 2010, Brandl et al. 2018). Además, los PACB pueden representar más del 40% de la diversidad de especies ícticas en arrecifes tropicales (Ackerman y Bellwood 2000) y hasta el 85% de la abundancia total (Galland et al. 2017). Sin embargo, evaluar el ensamblaje de los PACB no es sencillo debido a la dificultad para obtenerlos, la extrema miniaturización de sus estructuras anatómicas que complica su identificación y la gran variación de color en sus diferentes etapas de crecimiento (Brandl et al. 2018). Por lo tanto, los PACB dependen en gran medida de la disponibilidad de microhábitats específicos debido a su especialización en las preferencias de hábitat. Los microhábitats son áreas pequeñas dentro de un hábitat de mayor tamaño que se diferencian del entorno circundante por características estructurales, faunísticas, ecológicas o climáticas (Morrison et al. 2012, Shi et al. 2016). Por lo que, al estudiar a los PACB, los microhábitats suelen clasificarse en función de las características de las estructuras bentónicas presentes (i.e., grietas, escombro coralino o canto rodado) o por el tipo de morfología coralina (Depczynski y Bellwood 2004, Brooks et al. 2007, Troyer et al. 2018).

En la región centro-norte del Golfo de California, los arrecifes rocosos están constituidos principalmente por la especie *Porites panamensis* que forma colonias y parches aislados (Reyes-Bonilla y López-Pérez 2009), con valores promedio del porcentaje de cobertura de alrededor del 1% (Glynn et al. 2017), aunque en algunas regiones del Golfo de California, como en Bahía de los Ángeles, esta cifra se incrementa hasta alcanzar el 3.5% (Norzagaray-López et al. 2015). Esta especie de coral podría ser clave en la generación de microhábitats coralinos, contribuyendo notablemente a la biodiversidad del Golfo de California, un ecosistema que alberga aproximadamente 4,852 especies de invertebrados y 911 especies de peces (Brusca 2010), y entre 16 y 20 especies de corales escleractinios, con los géneros *Pocillopora* y *Porites* siendo los más abundantes (Reyes-Bonilla et al. 2005, Glynn et al. 2017). Debido a esto, el estudio de los peces asociados a microhábitats coralinos es fundamental para entender su papel ecológico.

En los últimos años, el uso de herramientas de modelado 3D y fotogrametría ha revolucionado el estudio de las estructuras coralinas. Estas tecnologías permiten obtener datos precisos sobre la tridimensionalidad y la complejidad de las estructuras del fondo marino, lo que ha transformado la investigación de los arrecifes coralinos (Storlazzi et al. 2016, Urbina-Barreto et al. 2022). Además, permiten superar las limitaciones a pequeña escala de los métodos tradicionales al permitir la reconstrucción 3D de colonias coralinas individuales y de microhábitats (Urbina-Barreto et al. 2021), lo que ha facilitado el estudio de la criptofauna asociada (Curtis et al. 2023). Considerando estos antecedentes, utilizamos herramientas de modelado 3D para evaluar la complejidad e importancia del coral masivo *P. panamensis* y su influencia en la estructuración de los PACB. Para ello, se recolectaron los peces en microhábitats constituidos por coral y roca para posteriormente evaluar su asociación a estas estructuras. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue comparar la densidad, estructura y composición de la comunidad de PACB entre microhábitats conformados por el coral *P. panamensis* y microhábitats rocosos. Hipotetizamos que la riqueza y la densidad de PACB serán mayores en microhábitats coralinos debido a que estos microhábitats son tridimensionalmente más complejos. Este estudio proporciona evidencia empírica para comprender mejor la asociación de los PACB con los microhábitats presentes en el Golfo de California.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en un arrecife rocoso-coralino somero ubicado en la parte sur de la Isla La Llave (Fig. 1a). Esta isla se ubica dentro de la Reserva de la Biosfera Zona Marina Bahía de los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes, en la región centro-norte del Golfo de California. Esta región se caracteriza por su clima árido y presenta amplias variaciones climáticas estacionales. En el periodo

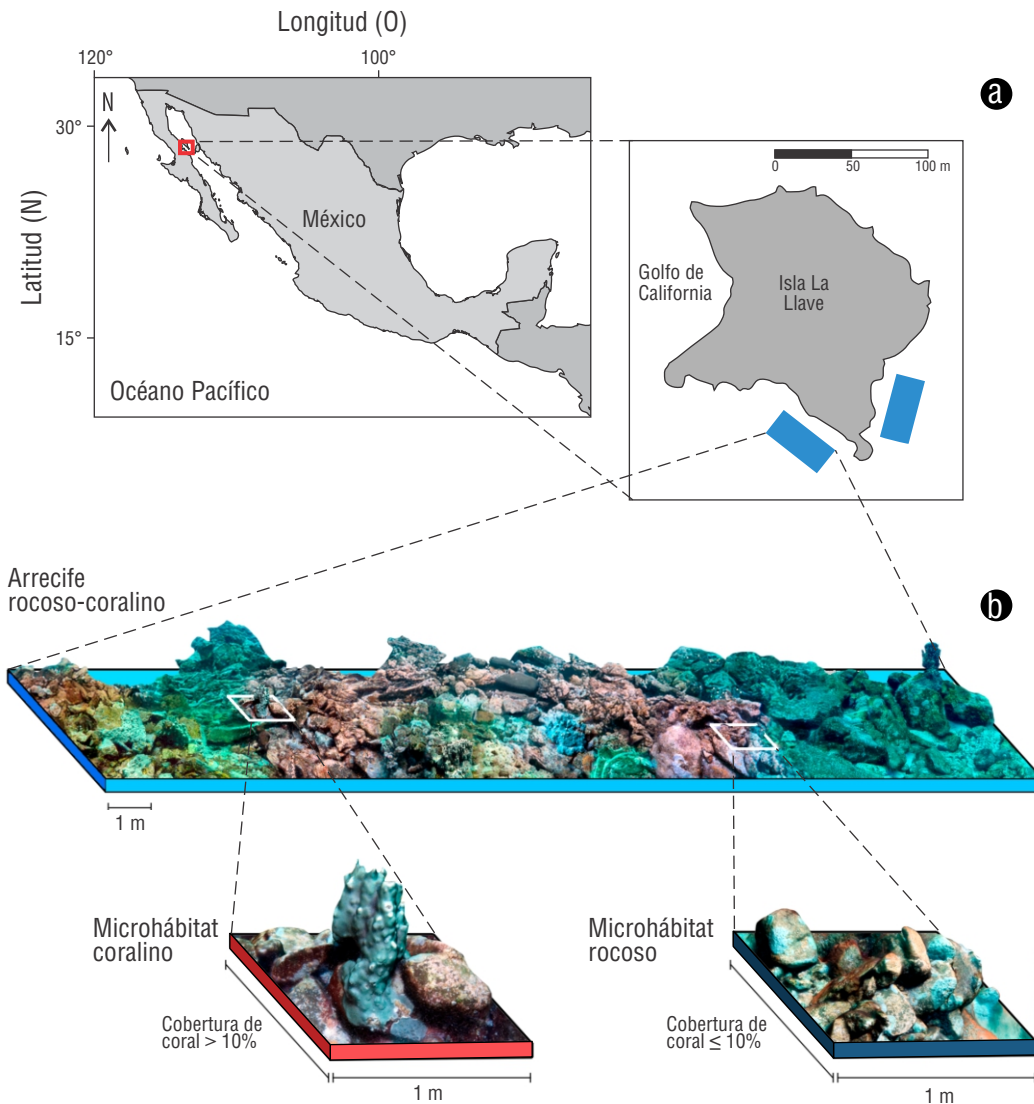


Figura 1. Área de estudio. Los polígonos azules indican las áreas en donde se realizó el muestreo en Isla La Llave, Reserva de la Biósfera Zona Marina Bahía de los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes (a). Dibujo esquemático de arrecife rocoso-coralino compuesto de microhábitats coralinos (*Porites panamensis*) y microhábitats rocosos (b).

comprendido entre febrero y abril, la temperatura superficial del mar puede descender a menos de 16 °C, mientras que, en los meses de agosto y septiembre, puede superar los 27 °C (Martínez-Fuentes et al. 2022).

Trabajo de campo

Para comparar los ensamblajes de PACB en los microhábitats coralinos y rocosos, se realizaron 2 salidas de campo, la primera en marzo de 2022 y la segunda en octubre de 2022. En cada temporada se obtuvieron 8 unidades muestrales (Tabla S1). Los microhábitats coralinos se definieron como áreas de 1 m de ancho por 1 m de largo, con un porcentaje de cobertura coralina de *P. panamensis* superior al 10% (Fig. 1b). En contraste, los microhábitats rocosos se clasificaron como

áreas con una cobertura coralina igual o inferior al 10%, y una predominancia de roca. Es importante mencionar que *P. panamensis* es la única especie de coral escleractinio observada en el área de estudio.

Se analizaron 16 microhábitats a profundidades promedio de ~5.7 m con equipo de buceo autónomo: 5 microhábitats coralinos y 11 microhábitats rocosos (Tabla S1). En primer lugar, se colocó una referencia métrica de 12 cm de diámetro y se realizaron grabaciones de 1 min mediante un barrido circular para capturar la estructura tridimensional de cada microhábitat. Las grabaciones se realizaron con una cámara GoPro Hero 10 (GoPro, San Mateo, EE. UU.) configurada a una resolución de 2,704 × 1,520 píxeles (2K) y una velocidad de 60 fotografías por segundo. Posteriormente, se extrajeron los peces de cada microhábitat utilizando una red

cónica con un área de abertura de 0.42 m², con luz de malla de 0.5 mm (Fig. S1), y utilizando una disolución compuesta por 100 mL de aceite de clavo concentrado (eugenol) y 900 mL de etanol al 96% como anestésico (Depczynski y Bellwood 2004). Se esperó alrededor de 1 min para que el anestésico hiciera efecto y se recolectaron todos los peces que se encontraban dentro de la red. En el laboratorio, cada individuo se identificó a nivel de especie con base en los trabajos de Ginsburg (1938), Rosenblatt y Taylor (1971), Bussing (1990) y Robertson et al. (2024). Para elaborar el listado final, el nombre de cada especie se corroboró y se validó usando el catálogo de Eschmeyer (Fricke et al. 2023).

Procesamiento de imágenes

Para generar modelos 3D de los microhábitats en el software *Agisoft Metashape* (Agisoft LLC, San Petersburgo, Rusia), se extrajeron los fotogramas de cada video del microhábitat siguiendo las metodologías de Burns et al. (2015) y Fukunaga et al. (2019). La estimación de la cobertura de coral se realizó a partir de los ortomosaicos del modelo 3D con el software *Coral Point Count with Excel extensions* (Kohler y Gill 2006), superponiendo 30 puntos aleatorios en cada microhábitat (Tabugo et al. 2016). La rugosidad 3D se estimó a partir de los modelos 3D con la metodología de Ventura et al. (2020), empleando la siguiente fórmula:

$$R_{3D} = \frac{SA_{3D}}{A_{2D}}, \quad (1)$$

donde R_{3D} es la rugosidad 3D como proxy de la complejidad del hábitat, SA_{3D} es el área tridimensional del modelo del microhábitat y A_{2D} es el área planar o el área de la base ocupada por el modelo del microhábitat.

Análisis de datos

La comparación de la rugosidad 3D, riqueza y densidad de PACB entre microhábitats coralinos y rocosos se realizó mediante un análisis Mann-Whitney-Wilcoxon usando la paquetería 'stats'. En cambio, la comparación de la composición y estructura del ensamblaje de PACB entre los microhábitats se realizó con un análisis multivariado de varianza permutacional (PERMANOVA, por sus siglas en inglés) de un factor utilizando una matriz de disimilitud de Bray-Curtis basada en los datos transformados de la densidad de PACB ($\sqrt[4]{x}$); los valores de P y Pseudo- F fueron calculados realizando 9,999 permutaciones. El factor de microhábitat se incluyó como variable independiente con 2 niveles (coralino y rocoso). Por otra parte, la evaluación de la composición de PACB entre los microhábitats (coralino y rocoso) fue complementada gráficamente con un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, por sus siglas en inglés), a partir de la matriz de disimilitud de Bray-Curtis (doble estandarización de Wisconsin) con la función 'metaMDS()' de la paquetería 'vegan' (Oksanen et al. 2019). Todos los análisis estadísticos

se realizaron con un valor de $\alpha = 0.05$ en el software RStudio y se graficaron con la paquetería 'ggplot2' (Wickham 2016, R Core Team 2022).

Finalmente, la evaluación de la preferencia de las especies por los microhábitats coralinos y rocosos se realizó mediante un análisis de porcentajes de similitud (SIMPER, por sus siglas en inglés) y se ilustró gráficamente realizando un diagrama aluvial. El análisis SIMPER permite discriminar entre 2 grupos de especies basándose en las disimilitudes de Bray-Curtis y provee la contribución promedio por especie (Oksanen et al. 2019):

$$\delta_{jk}^i = 100 \frac{|y_{ji} - y_{ki}|}{\sum_{i=1}^p (y_{ji} - y_{ki})}, \quad (2)$$

donde δ_{jk}^i es la disimilitud asociada a la i -ésima especie entre las muestras j y k . Al promediar δ_{jk}^i , se obtiene la contribución promedio por especie ($\bar{\delta}_i$).

RESULTADOS

Se recolectaron 238 PACB de 14 especies; 76.62% estuvo representado por 5 especies: *Elacatinus puncticulatus*, *Crocodilichthys gracilis*, *Lythrypnus pulchellus*, *Lythrypnus dalli* y *Barbulifer pantherinus* (Fig. 2). La riqueza promedio de PACB fue ligeramente mayor en los microhábitats coralinos en comparación con los microhábitats rocosos, con valores de 5.6 ± 1.3 ($\bar{x} \pm EE$) y 4.7 ± 1.7 especies, respectivamente. Sin embargo, estas diferencias en la riqueza no fueron significativas (Fig. 3a; Mann-Whitney-Wilcoxon, $W = 35.5$, $P = 0.385$). En cambio, la densidad de PACB en microhábitats coralinos fue de 55.71 ± 14.88 ind·m⁻² y fue significativamente mayor que en los microhábitats rocosos (24.68 ± 4.06 ind·m⁻²) (Fig. 3b; Mann-Whitney-Wilcoxon, $W = 46.5$, $P = 0.036$). Los valores más altos de densidad de PACB se observaron en un microhábitat coralino, el cual registró un valor de 102.38 ind·m⁻², mientras que en los microhábitats rocosos, la densidad nunca superó los 50 ind·m⁻² (Tabla S1).

El análisis PERMANOVA mostró diferencias significativas en la estructura y composición del ensamblaje de PACB entre los microhábitats coralinos y rocosos (Pseudo- $F = 4.4$, $P = 0.004$). Del mismo modo, el NMDS mostró un ordenamiento diferencial de 2 grupos claramente definidos, evidenciando de manera gráfica la disimilitud en la estructura y composición del ensamblaje de PACB para cada microhábitat (Fig. 3c). El análisis SIMPER permitió identificar a las especies de PACB que más contribuyeron con esta disimilitud entre microhábitats (Tabla 1). Las especies *E. puncticulatus*, *Acanthemblemaria crockeri* y *L. dalli* fueron las principales responsables de las diferencias entre los microhábitats. A su vez, estas fueron las que presentaron valores más altos de densidad en microhábitats coralinos, mientras otras especies, como *C. gracilis*, *Apogon retrosella*, *Chriolepis semisquamata* y *Coryphopterus urosphilus*, presentaron valores más altos en microhábitats rocosos (Tabla 1,

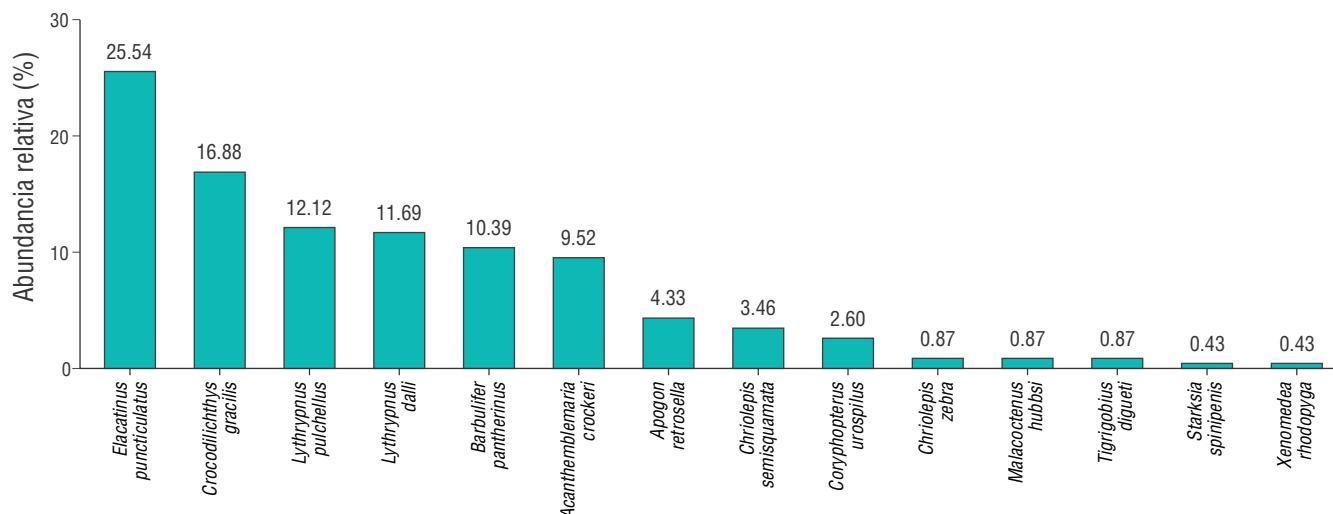


Figura 2. Abundancia relativa (%) del total de los peces arrecifales criptobentónicos (PACB) analizados en este trabajo.

Tabla S2). Complementariamente, el diagrama aluvial permitió la representación gráfica de la estructura típica de los ensamblajes de PACB en microhábitats coralinos y rocosos (Fig. 4). En cuanto a la complejidad del hábitat, la rugosidad 3D en los microhábitats coralinos alcanzó un valor promedio de 2.03 ± 0.56 , mientras que en los microhábitats rocosos fue de 1.69 ± 0.40 . No obstante, estas diferencias entre microhábitats no fueron significativas (Mann-Whitney-Wilcoxon, $W = 38$, $P = 0.257$).

DISCUSIÓN

En el Pacífico mexicano, numerosos estudios han explorado la influencia de la complejidad del hábitat en la estructuración del ensamblaje de peces (i.e., Aburto-Oropeza y Balart 2001, López-Pérez et al. 2013). Sin embargo, estas investigaciones generalmente han involucrado especies conspicuas y evaluado características relativamente generales de los arrecifes, como la cobertura coralina, rugosidad del fondo o variables derivadas de análisis de la diversidad funcional (Olán-González et al. 2020, Dubuc et al. 2023). Han sido escasos los trabajos en el POT que han analizado, en una escala espacial muy fina (i.e., 1×1 m), la influencia de los microhábitats (i.e., corales blandos, corales duros, roca y escombro) en la estructuración del ensamblaje de peces crípticos (Alzate et al. 2014, Galland et al. 2017, González-Murcia et al. 2023). Este estudio analizó la importancia del coral *P. panamensis* en la estructuración de PACB del centro-norte del Golfo de California, y los resultados ofrecen una ventana para explorar la importancia de este grupo de peces poco evaluados y como pueden verse influenciados por las características del microhábitat, particularmente en corales formadores de arrecifes.

Los corales del género *Porites* pueden desarrollar hábitats de gran complejidad, llegando a medir más de 6 m de diámetro y albergar una abundancia y diversidad notable de peces arrecifales (Nanami y Nishihira 2004). Se ha documentado que

las colonias de *Porites* con morfología columnar ramificada albergan una riqueza funcional de peces aún mayor en comparación con los corales del género *Pocillopora* (Richardson et al. 2017). En este estudio, no se observaron diferencias en la riqueza de PACB entre microhábitats rocosos y coralinos, lo cual difiere a lo reportado en el Pacífico de Panamá por Dominici-Arosemena y Wolff (2006), quienes observaron diferencias en la diversidad de peces entre microhábitats de corales masivos, corales ramificados y escombros coralinos. Sin embargo, en este trabajo probablemente no observamos diferencias significativas entre microhábitats debido al bajo número de especies registradas. En microhábitats rocosos, se registró una riqueza específica acumulada de 11 especies, y en microhábitats coralinos, la riqueza acumulada fue de 9 especies (Tabla 1). Es bien conocido que la riqueza específica depende del esfuerzo de muestreo (Magurran 2003), por lo que estudios espacio-temporales a largo plazo redundarán notablemente en mejorar la calidad del inventario biológico de ambos microhábitats.

Por otra parte, en este estudio, la densidad promedio de PACB en microhábitats rocosos fue de 24.68 ± 4.06 ind·m⁻², la cual fue muy similar a los 20.9 ± 1.7 ind·m⁻² reportados por González-Cabello y Bellwood (2009) en Bahía de Loreto, Golfo de California. Contrario a nuestros resultados, estos autores observaron densidades relativamente bajas en colonias coralinas, en donde las especies *Protemblemaria bicirris* (20.66%) y *A. crockeri* (14.37%) fueron las especies dominantes. En cambio, en este trabajo, observamos que *A. crockeri* presentó mayor densidad en microhábitats con cobertura coralina (9.05 ± 1.75 ind·m⁻²), en comparación con microhábitats rocosos (0.65 ± 0.46 ind·m⁻²), mientras que González-Cabello y Bellwood (2009) observaron un patrón opuesto para esta especie, siendo más abundante en roca (5.00 ± 1.24 ind·m⁻²) que en las cabezas de coral (*Pocillopora*) (1.50 ± 0.85 ind·m⁻²). Esto sugiere que factores locales, junto

con la disponibilidad y la estructura del hábitat, influyen tanto en la distribución como en las preferencias de hábitat de las especies (Arias-González et al. 2006). Por lo tanto, nuestra hipótesis se confirmó de manera parcial. Aunque se registraron valores más altos de densidad en los microhábitats coralinos, esto no se reflejó en un incremento en la riqueza. Esperábamos que la complejidad del hábitat fuera un factor determinante bajo la premisa de que los corales presentarían mayor complejidad estructural. Sin embargo, los análisis no mostraron diferencias significativas en la rugosidad 3D, lo que sugiere que los corales no fueron estructuralmente más complejos que los microhábitats rocosos.

Es importante enfatizar en que únicamente se ha detectado a *P. panamensis* como una especie importante en la construcción de arrecifes coralinos someros en Bahía de los Ángeles,

mientras que más al sur (i.e., Loreto), se ha reportado que otras especies de corales duros formadores de arrecifes coralinos son más importantes en términos de cobertura coralina (i.e., *Pocillopora*). Por lo que, los resultados de González-Cabello y Bellwood (2009) y los de este trabajo podrían indicar que existen ensamblajes de PACB para cada especie de coral. Troyer et al. (2018) determinaron que existe una estructuración de PACB para cada tipo de sustrato en arrecifes someros del Mar Rojo, en donde la abundancia, diversidad y riqueza de especies fue mayor en microhábitats de escombros que en arrecifes de coral o sustrato arenoso; sin embargo, a nivel del ensamblaje de especies, identificaron especies particulares para cada tipo de microhábitat. De hecho, Brandl et al. (2018) y Brandl et al. (2020) han descrito ensamblajes únicos para cada tipo de sustrato o microhábitat y han determinado que, además de una marcada diferenciación en el ensamblaje de especies, existe una marcada partición del nicho trófico intra o interespecífica.

En el norte del Golfo de California, es probable que *P. panamensis* desempeñe un papel funcional crucial como microhábitat de PACB, similar a lo observado en especies criptobentónicas en otras regiones del mundo (Brandl et al. 2018, Troyer et al. 2018). Aunque en este trabajo no se evaluó la importancia de los PACB en la trofodinámica del arrecife, es bien conocido que los PACB del Golfo de California contribuyen sustancialmente al reciclamiento de materia y energía. Galland et al. (2017) demostraron que, en el Golfo de California, los PACB representaron más del 40% en promedio de la riqueza de especies por sitio, más del 95% de la abundancia total de peces y hasta el 56% de los requerimientos metabólicos en un arrecife. Estos autores dividieron el Golfo de California en norte y sur (Bahía de los Ángeles está en el norte de esta división), y reportaron que existe una mayor contribución de PACB en biomasa, abundancia y metabolismo en el norte. Por lo tanto, los autores sugieren que los PACB son un grupo de peces cruciales en el reciclamiento de materia y energía, aunque esta contribución parece tener mayor relevancia en las islas del norte del Golfo de California que en el sur. Incluso, Ackerman y Bellwood (2000) habían obtenido resultados similares en la Isla Orfeo, Australia; estos autores determinaron que los peces de menos de 10 cm de longitud pueden utilizar más del 57% del metabolismo del ecosistema. Brandl et al. (2018) también demostraron que los PACB poseen tasas metabólicas, de mortalidad y fecundidad muy altas, comparado con los peces conspicuos, y concluyeron que los PACB son un grupo biológico con una rotación muy alta en el ecosistema, incluso categorizando a los PACB como la parte “neurálgica” de los arrecifes.

CONCLUSIONES

El Golfo de California se encuentra entre los ecosistemas más diversos y productivos del mundo, en donde 104 especies son PACB (40% son endémicas del Golfo de California; Galland 2013). Los PACB carecen de valor

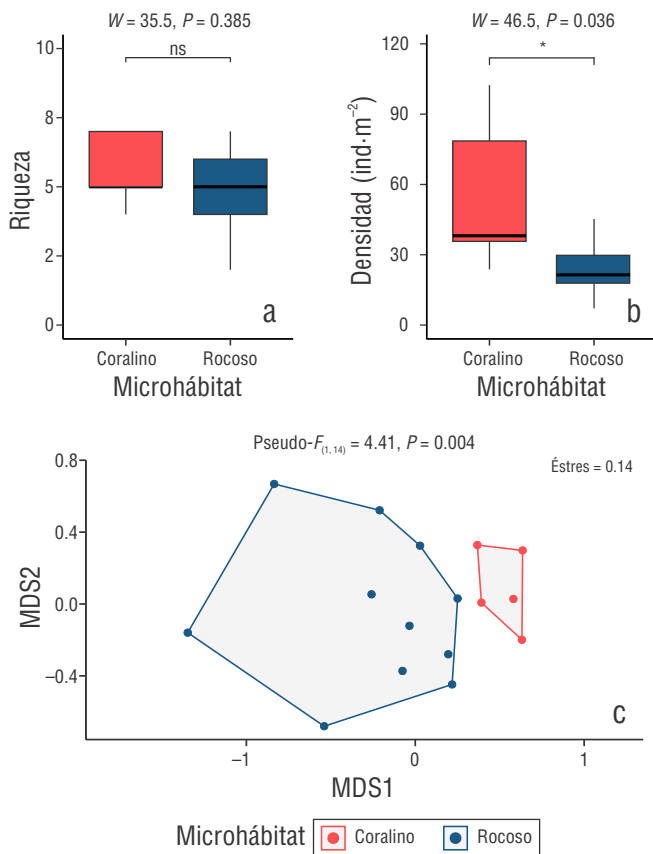


Figura 3. Comparación de la riqueza (a) y densidad (b) de peces arrecifales criptobentónicos (PACB) en microhábitats coralinos (*Porites panamensis*) y microhábitats rocosos. Análisis de la composición del ensamblaje mediante el escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, por sus siglas en inglés) de la densidad de las 14 especies de PACB en los 16 microhábitats analizados (c). En la parte superior del gráfico se muestran los resultados de los análisis de Mann-Whitney-Wilcoxon y análisis multivariado de varianza permutacional (PERMANOVA, por sus siglas en inglés).

comercial para consumo humano y, por ello, generalmente han sido excluidos de las evaluaciones ictiológicas en el Pacífico mexicano. Sin embargo, desempeñan papeles cruciales dentro de los ecosistemas al estar en estrecha asociación con el bentos, proporcionando vínculos energéticos cruciales entre el bentos y el necton y jugando un rol importante en la trofodinámica de los arrecifes de coral al proporcionar energía hacia consumidores más

grandes (Galland et al. 2017). En este estudio obtuvimos que la estructura y composición de los ensamblajes de PACB difiere entre los microhábitats rocosos y coralinos, en donde la densidad de PACB fue mayor en microhábitats coralinos. Además, solo 5 especies contribuyeron con el 76.62% de la abundancia total. Este trabajo representa uno de los primeros esfuerzos en comprender la estructuración de los PACB en los arrecifes someros del

Tabla 1. Densidad promedio y análisis del porcentaje de similitud (SIMPER) de todas las especies de peces arrecifales criptobentónicos (PACB) recolectados en microhábitats coralinos (*Porites panamensis*) y microhábitats rocosos. *Especies endémicas de la provincia biogeográfica de Cortez (Palacios-Salgado et al. 2012).

Especie	Densidad promedio (ind·m ⁻²)		Contribución promedio (%)	Valor P
	Coralino ($\bar{x} \pm EE$)	Rocoso ($\bar{x} \pm EE$)		
<i>Elacatinus puncticulatus</i>	19.05 ± 7.26	4.11 ± 1.25	17.66	0.020
<i>Acanthemblemaria crockeri</i> *	9.05 ± 1.75	0.65 ± 0.46	12.21	0.001
<i>Lythrypnus dalli</i>	9.05 ± 4.15	1.73 ± 0.79	10.70	0.008
<i>Barbulifer pantherinus</i> *	7.62 ± 3.48	1.73 ± 0.56	7.37	0.094
<i>Crocodilichthys gracilis</i> *	4.76 ± 1.99	6.28 ± 1.99	7.27	0.995
<i>Lythrypnus pulchellus</i>	4.29 ± 2.65	4.11 ± 2.73	6.80	0.967
<i>Apogon retrosella</i>		2.16 ± 0.50	3.11	0.713
<i>Chriolepis semisquamata</i> *		1.73 ± 0.85	2.35	0.991
<i>Coryphopterus urospilus</i>		1.30 ± 0.67	2.21	0.981
<i>Tigriobius digueti</i>	0.95 ± 0.95		0.76	0.023
<i>Chriolepis zebra</i> *		0.43 ± 0.29	0.63	0.981
<i>Malacoctenus hubbsi</i> *		0.43 ± 0.43	0.54	0.987
<i>Starksia spinipenis</i>	0.48 ± 0.48		0.47	0.021
<i>Xenomedeia rhodopyga</i> *	0.48 ± 0.48		0.47	0.021

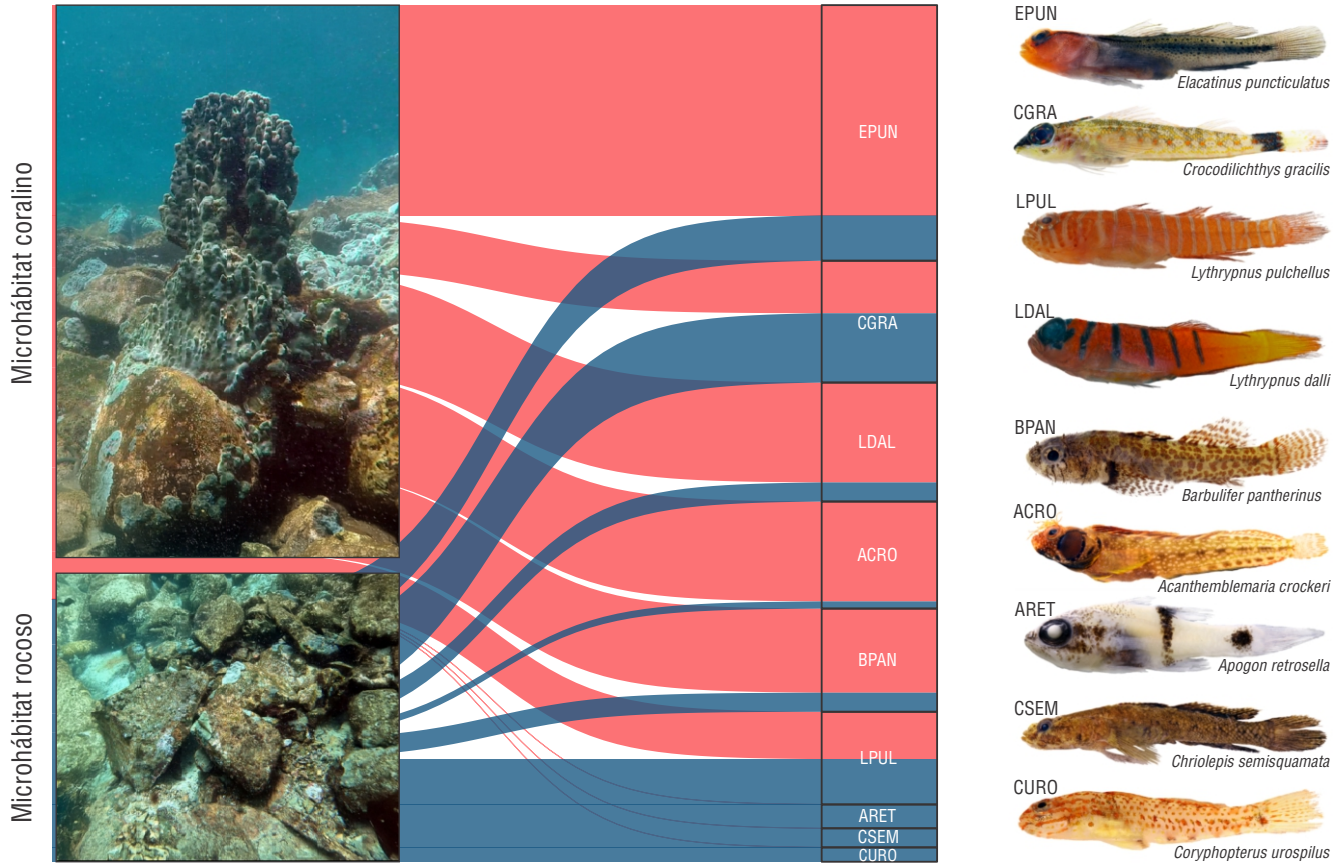


Figura 4. Diagrama aluvial de la preferencia de las especies de peces arrecifales criptobentónicos más abundantes y sus afinidades hacia los microhábitats coralinos y rocosos. EPUN = *Elacatinus puncticulatus*, CURO = *Coryphopterus urospilus*, CGRA = *Crocodylichthys gracilis*, LPUL = *Lythrypnus pulchellus*, LDAL = *Lythrypnus dalli*, BPAN = *Barbulifer pantherinus*, ACRO = *Acanthemblemaria crockeri*, ARET = *Apogon retrosella*, CSEM = *Chriolepis semisquamata*. El grosor de las líneas es proporcional a la densidad promedio de cada especie en cada microhábitat.

Pacífico mexicano. Futuros esfuerzos deben estar enfocados en comprender el papel de los PACB en la trofodinámica de arrecifes en la región y sitios más al sur debido a que, en las últimas décadas en el centro-sur del Pacífico mexicano, se han propuesto programas de recuperación y restauración coralina, y probablemente los PACB jueguen un papel crucial en estos procesos, pero no están siendo evaluados. Además, la baja tolerancia ambiental, tiempos rápidos de recambio poblacional y escaso aprovechamiento de los PACB (Brandl et al. 2018), los convierte en un grupo modelo para generar hipótesis ecológicas en estudios ictiológicos en el Pacífico mexicano.

DECLARACIONES FINALES

Material suplementario

El material suplementario de este trabajo se puede descargar del siguiente enlace: <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cm/article/view/3495/420421146>.

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) y a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por el apoyo institucional y financiero. También a Ofir Molina, Tania González, Marina Mondragón, Alejandra González y Alejandra Vela por su colaboración en las salidas a campo y procesamiento de muestras. Agradecemos la diligencia de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP)–Reserva de la Biosfera Zona Marina (RBZM) Bahía de Los Ángeles, Canal de Ballenas y Salsipuedes. Agradecemos a Ricardo Arce (Ricardo’s Diving Tours) por su apoyo en campo. Mucha gracias a los revisores anónimos que han mejorado la versión de este trabajo. Agradecemos a la Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca (CONAPESCA) por su diligencia en el trámite de los permisos de pesca de fomento PPF/DGOPA-035/21 y PPF/DGOPA-085/22.

Fondos

Este estudio fue financiado por Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE) a través de los proyectos “Análisis de procesos ecológicos a diferentes escalas espaciales y temporales y la influencia del cambio climático” y “Biodiversidad de peces marinos del Pacífico Mexicano, Golfo de México y Caribe mexicano”. Luis Manuel Jáquez Domínguez (CVU 1125808) recibió una beca de maestría “Becas Nacional (Tradicional) 2021-2” por parte de la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI), así como un apoyo económico por parte del Programa de Posgrado en Ecología Marina del CICESE.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Contribuciones de autor

Conceptualización: Todos; Curación de datos: LMJD; Análisis formal: LMJD, OMV, LBL; Adquisición de financiamiento: OMV; Investigación: Todos; Metodología: LMJD, RDCO; Administración del proyecto: OMV; Recursos: OMV; *Software*: LMJD; Supervisión: OMV, LECA, LBL; Validación: OMV, LECA, LBL; Visualización: LMJD; Redacción—borrador original: LMJD, RDCO, LECA, OMV; Redacción—revisión y edición: OMV, LMJD, RDCO, LECA.

Disponibilidad de datos

Se pueden obtener los datos para este estudio a través del autor de correspondencia bajo petición razonable.

Aprobaciones y permisos éticos para estudios con animales

Para la realización de este estudio se contó con los permisos correspondientes de Pesca de Fomento PPF/DGOPA-035/21 y PPF/DGOPA-085/22. Asimismo se informó en cada salida de campo al personal de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) de la reserva de la biósfera Bahía de los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes para obtener la aprobación de este, así como la documentación de no inconveniente.

Uso de herramientas de IA

Los autores no utilizaron herramientas de inteligencia artificial en este trabajo.

REFERENCIAS

Aburto-Oropeza O, Balart EF. 2001. Community structure of reef fish in several habitats in the Gulf of California. *Mar*

- Ecol.* 22:283-305.
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0485.2001.01747.x>
- Ackerman JL, Bellwood DR. 2000. Reef fish assemblages: a re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Mar Ecol Prog Ser.* 206:227-237.
<http://dx.doi.org/10.3354/meps206227>
- Alzate A, Zapata FA, Giraldo A. 2014. A comparison of visual and collection-based methods for assessing community structure of coral reef fishes in the Tropical Eastern Pacific. *Rev Biol Trop.* 62:359-371.
<http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v62i0.16361>
- Arias-González JE, Done TJ, Page CA, Cheal A, Kininmonth S, Garza-Pérez JR. 2006. Towards a reefscape ecology: relating biomass and trophic structure of fish assemblages to habitat at Davies Reef, Australia. *Mar Ecol Prog Ser.* 320:29-41.
<https://doi.org/10.3354/meps320029>
- Benfield S, Baxter L, Guzman HM, Mair JM. 2008. A comparison of coral reef and coral community fish assemblages in Pacific Panama and environmental factors governing their structure. *J Mar Biol Assoc UK.* 88(7):1331-1341.
<https://doi.org/10.1017/S0025315408002002>
- Brandl SJ, Casey JM, Meyer CP. 2020. Dietary and habitat niche partitioning in congeneric cryptobenthic reef fish species. *Coral Reefs.* 39:305-317.
<https://doi.org/10.1007/s00338-020-01892-z>
- Brandl SJ, Goatley CH, Bellwood DR, Tornabene L. 2018. The hidden half: ecology and evolution of cryptobenthic fishes on coral reefs. *Biol Rev.* 93(4):1846-1873.
<https://doi.org/10.1111/brv.12423>
- Brooks AJ, Holbrook SJ, Schmitt RJ. 2007. Patterns of microhabitat use by fishes in the patch-forming coral *Porites rus*. *Raffles B Zool.* 14:245-254.
- Brusca RC. 2010. *The Gulf of California: Biodiversity and Conservation.* Tucson (USA): University of Arizona Press. 400 p.
- Burns JHR, Delparte D, Gates RD, Takabayashi M. 2015. Integrating structure-from-motion photogrammetry with geospatial software as a novel technique for quantifying 3D ecological characteristics of coral reefs. *PeerJ.* 3:e1077.
<http://dx.doi.org/10.7717/peerj.1077>
- Bussing WA. 1990. New species of gobiid fishes of the genera *Lythrypnus*, *Elacatinus* and *Chriolepis* from the eastern tropical Pacific. *Rev Biol Trop.* 38(1):99-118.
<https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/24944>
- Coker DJ, Wilson SK, Pratchett MS. 2014. Importance of live coral habitat for reef fishes. *Rev Fish Biol Fisher.* 24:89-126.
<https://doi.org/10.1007/s11160-013-9319-5>
- Curtis JS, Galvan JW, Primo A, Osenberg CW, Stier AC. 2023. 3D photogrammetry improves measurement of growth and biodiversity patterns in branching corals. *Coral Reefs.* 42(3):623-627.
<https://doi.org/10.1007/s00338-023-02367-7>
- Depczynski M, Bellwood DR. 2003. The role of cryptobenthic reef fishes in coral reef trophodynamics. *Mar Ecol Prog Ser.* 256:183-191.
<http://dx.doi.org/10.3354/meps256183>
- Depczynski M, Bellwood DR. 2004. Microhabitat utilisation patterns in cryptobenthic coral reef fish communities. *Mar Biol.* 145(3):455-463.
<https://doi.org/10.1007/s00227-004-1342-6>
- Dominici-Arosemena A, Wolff M. 2006. Reef fish community structure in the Tropical Eastern Pacific (Panamá): living on a relatively stable rocky reef environment. *Helgol Mar Res.* 60:287-305.
<https://doi.org/10.1007/s10152-006-0045-4>
- Dubuc A, Quimbayo JP, Alvarado JJ, Araya-Arce T, Arriaga A, Ayala-Bocos A, Casas-Maldonado J, Chasqui L, Cortés J, Cupul-Magaña A, et al. 2023. Patterns of reef fish taxonomic

- and functional diversity in the Eastern Tropical Pacific. *Ecography*. 2023:e06536. <https://doi.org/10.1111/ecog.06536>
- Fricke R, Eschmeyer WN, van der Laan R. 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references; [accessed 2023 Mar 03]. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- Fukunaga A, Burns JH, Craig BK, Kosaki RK. 2019. Integrating three-dimensional benthic habitat characterization techniques into ecological monitoring of coral reefs. *J Mar Sci Eng*. 7(2):27. <https://doi.org/10.3390/jmse7020027>
- Galland GR. 2013. The conservation and ecology of cryptobenthic fishes on rocky reefs in the Gulf of California, Mexico [dissertation]. San Diego (USA): University of California. 171 p.
- Galland GR, Erisman B, Aburto-Oropeza O, Hastings PA. 2017. Contribution of cryptobenthic fishes to estimating community dynamics of sub-tropical reefs. *Mar Ecol Prog Ser*. 584:175-184. <https://doi.org/10.3354/meps12364>
- Galván-Villa CM, López-Urriarte E, Arreola-Robles JL. 2011. Diversidad, estructura y variación temporal del ensamble de peces asociados al arrecife coralino de playa Mora, bahía de Tenacatita, México. *Hidrobiológica*. 21(2):135-146.
- Ginsburg I. 1938. Eight new species of gobioid fishes from the American Pacific coast. *Allan Hancock Pacific Expedition 1932-40*. 2(7):109-121. <http://doi.org/10.25549/hancock-c82-14202>
- Glynn PW, Alvarado JJ, Banks S, Cortés J, Feingold JS, Jiménez C, Maragos JE, Martínez P, Maté JL, Moanga DA, et al. 2017. Eastern Pacific Coral Reef Provinces, Coral Community Structure and Composition: An Overview. In: Glynn P, Manzello D, Enochs I (eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific*. Coral Reefs of the World, vol 8. Dordrecht (Netherlands): Springer. p. 107-176. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4_5
- González-Cabello A, Bellwood DR. 2009. Local ecological impacts of regional biodiversity on reef fish assemblages. *J Biogeogr*. 36(6):1129-1137. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02065.x>
- González-Murcia S, Alvarado-Larios R, Guerra J, Logan M. 2023. The good and the better, sampling tropical intertidal rock pool fishes: a comparison between visual census vs. rock pool baiting method. *Cienc Mar*. 49. <https://doi.org/10.7773/cm.y2023.3404>
- Hastings PA, Galland GR. 2010. Ontogeny of microhabitat use and two-step recruitment in a specialist reef fish, the Browncheek Blenny (Chaenopsidae). *Coral Reefs*. 29:155-164. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0565-x>
- Holbrook SJ, Brooks AJ, Schmitt RJ, Stewart HL. 2008. Effects of sheltering fish on growth of their host corals. *Mar Biol*. 155:521-530. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-1051-7>
- Kohler KE, Gill SM. 2006. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Comput Geosci-UK*. 32:1259-1269. <https://doi.org/10.1016/j.cageo.2005.11.009>
- Komyakova V, Munday PL, Jones GP. 2013. Relative importance of coral cover, habitat complexity, and diversity in determining the structure of reef fish communities. *PLOS ONE*. 8(12):e83178. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083178>
- López-Pérez RA, Calderon-Aguilera LE, Zepeta-Vilchis RC, López-Pérez MI, López-Ortiz AM. 2013. Species composition, habitat configuration and seasonal changes of coral reef fish assemblages in western Mexico. *J Appl Ichthyol*. 29:437-448. <https://doi.org/10.1111/jai.12029>
- López-Pérez A, Granja-Fernández R, Ramírez-Chávez E, Valencia-Méndez O, Rodríguez-Zaragoza FA, González-Mendoza T, Martínez-Castro A. 2024. Widespread coral bleaching and mass mortality of reef-building corals in southern Mexican Pacific reefs due to 2023 El Niño warming. *Oceans*. 5(2):196-209. <https://doi.org/10.3390/oceans5020012>
- Magurran AE. 2003. *Measuring biological diversity*. Hoboken, NJ (USA): Wiley-Blackwell. 272 p.
- Martínez-Fuentes LM, Norzagaray-López CO, Hernández-Ayón JM, Solana-Arellano ME, Uribe-López AG, Valdivieso-Ojeda JA, Camacho-Ibar V, Mejía-Trejo A, Delgadillo-Hinojosa F, Cabral-Tena RA. 2022. Influence of the advection of water masses in the Ballenas Channel on the CO₂ system in Bahía de los Angeles (Mexico). *Reg Stud Mar Sci*. 55:102505. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102505>
- Morrison ML, Marcot B, Mannan W. 2012. *Wildlife-Habitat Relationships: Concepts and Applications*. 3rd ed. Washington DC (USA): Island Press. 494 p.
- Moynihan JL, Hall AE, Kingsford MJ. 2022. Interrelationships between soft corals and reef-associated fishes on inshore-reefs of the Great Barrier Reef. *Mar Ecol Prog Ser*. 698:15-28. <https://doi.org/10.3354/meps14160>
- Muruga P, Siqueira AC, Bellwood DR. 2024. Meta-analysis reveals weak associations between reef fishes and corals. *Nat Ecol Evol*. 8:676-685. <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02334-7>
- Nanami A, Nishihira M. 2004. Microhabitat association and temporal stability in reef fish assemblages on massive *Porites* microatolls. *Ichthyol Res*. 51:165-171. <https://doi.org/10.1007/s10228-004-0213-y>
- Norzagaray-López CO, Calderón-Aguilera LE, Hernández-Ayón JM, Reyes-Bonilla H, Carricart-Ganivet JP, Cabral-Tena RA, Balart EF. 2015. Low calcification rates and calcium carbonate production in *Porites panamensis* at its northernmost geographic distribution. *Mar Ecol*. 36(4):1244-1255. <https://doi.org/10.1111/maec.12227>
- Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, et al. 2019. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olán-González M, Reyes-Bonilla H, Álvarez-Filip L, Pérez-España H, Olivier D. 2020. Fish diversity divergence between tropical eastern pacific and tropical western Atlantic coral reefs. *Environ Biol Fish*. 103:1323-1341. <https://doi.org/10.1007/s10641-020-01026-y>
- Palacios-Salgado DS, Burnes-Romo LA, Tavera JJ, Ramirez-Valdez A. 2012. Endemic fishes of the Cortez biogeographic province (Eastern Pacific Ocean). *Acta Ichthyol Piscat*. 42(3):153-164. <https://doi.org/10.3750/AIP2011.42.3.01>
- R Core Team. 2022. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing; [accessed 2023 Mar 03]. <https://www.R-project.org/>
- Reyes-Bonilla H, Calderón-Aguilera LE, Cruz-Piñon G, Medina-Rosas P, López-Pérez RA, Herrero-Pérezrul MD, Leyte-Morales GE, Cupul-Magaña AL, Carriquiry-Beltrán JD. 2005. *Atlas de corales pétreos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico mexicano*. Guadalajara (Mexico): Universidad de Guadalajara, TRICICLO. 124 p.
- Reyes-Bonilla H, López-Pérez RA. 2009. Corals and coral-reef communities in the Gulf of California. In: Johnson ME, Ledesma-Vázquez J (eds.), *Atlas of Coastal Ecosystems in the Western Gulf of California: Tracking Limestone Deposits on the Margin of a Young Sea*. Tucson (USA): University of Arizona Press. p. 43-55.

- Reyes-Bonilla H. 2003. Coral reefs of the Pacific coast of Mexico. In: Cortés, J. (eds.), Latin American Coral Reefs. Amsterdam (Netherlands): Elsevier Science. p. 331-349. <https://doi.org/10.1016/B978-044451388-5/50015-1>
- Ricart AM, Rodríguez-Zaragoza FA, González-Salas C, Ortiz M, Cupul-Magaña AL, Adjeroud M. 2016. Coral reef fish assemblages at Clipperton Atoll (Eastern Tropical Pacific) and their relationship with coral cover. *Sci Mar.* 80(4):479-486. <https://doi.org/10.3989/scimar.04301.12B>
- Richardson LE, Graham NA, Pratchett MS, Hoey AS. 2017. Structural complexity mediates functional structure of reef fish assemblages among coral habitats. *Environ Biol Fishes.* 100:193-207. <https://doi.org/10.1007/s10641-016-0571-0>
- Robertson DR, Allen GR, Peña EC, Estape A. 2024. Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de Información en línea. Balboa (Panamá): Smithsonian Tropical Research Institute; [accessed 2024 Nov 05]. <http://biogeodb.stri.si.edu/sftep/es/pages>
- Rosenblatt RH, Taylor Jr LR. 1971. The Pacific species of the clinid fish tribe Starksini. *Pac Sci.* 25:436-463.
- Salas-Moya C, Fabregat-Malé S, Vargas-Castillo R, Valverde JM, Vásquez-Fallas F, Sibaja-Cordero J, Alvarado JJ. 2021. *Pocillopora* cryptofauna and their response to host coral mortality. *Symbiosis.* 84(1):91-103. <https://doi.org/10.1007/s13199-021-00771-7>
- Shi H, Wen Z, Paull D, Guo M. 2016. A framework for quantifying the thermal buffering effect of microhabitats. *Biol Conserv.* 204:175-180. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.006>
- Storlazzi CD, Dartnell P, Hatcher GA, Gibbs AE. 2016. End of the chain? Rugosity and fine-scale bathymetry from existing underwater digital imagery using structure-from-motion (SfM) technology. *Coral Reefs.* 35(3):889-894. <http://dx.doi.org/10.1007/s00338-016-1462-8>
- Tabugo SRM, Manzanares DL, Malawani AD. 2016. Coral reef assessment and monitoring made easy using Coral Point Count with Excel extensions (CPCe) software in Calangahan, Lugait, Misamis Oriental, Philippines. *Comput Ecol Softw.* 6(1):21-30.
- Troyer EM, Coker DJ, Berumen ML. 2018. Comparison of cryptobenthic reef fish communities among microhabitats in the Red Sea. *PeerJ.* 6:e5014. <https://doi.org/10.7717/peerj.5014>
- Urbina-Barreto I, Chiroleu F, Pinel R, Fréchon L, Mahamadaly V, Elise S, Kulbicki M, Quod JP, Dutrieux E, Garnier R, et al. 2021. Quantifying the shelter capacity of coral reefs using photogrammetric 3D modeling: From colonies to reefscapes. *Ecol Indic.* 121:107151. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107151>
- Urbina-Barreto I, Elise S, Guilhaumon F, Bruggemann JH, Pinel R, Kulbicki M, Vigliola L, Mou-Tham G, Mahamadaly V, Facon M, et al. 2022. Underwater photogrammetry reveals new links between coral reefscape traits and fishes that ensure key functions. *Ecosphere.* 13(2):e3934. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3934>
- Ventura D, Dubois SF, Bonifazi A, Jona-Lasinio G, Seminara M, Gravina MF, Ardizzone G. 2020. Integration of close-range underwater photogrammetry with inspection and mesh processing software: a novel approach for quantifying ecological dynamics of temperate biogenic reefs. *Remote Sens Ecol Conserv.* 7(2):169-186. <https://doi.org/10.1002/rse2.178>
- Wickham H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis.* 2nd ed. New York (USA): Springer-Verlag. 260 p.

Este artículo forma parte de un número especial de *Ciencias Marinas* que comprende artículos seleccionados del "XII Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos y III Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos" de 2024 celebrado en Ensenada, Baja California, México.

Censos nocturnos revelan abundantes poblaciones de erizos de mar con alto potencial erosivo en Cayo Arenas, Banco de Campeche

[Elizabeth Cabrera-Rivera](#)^{1,2}, [Ana Molina-Hernández](#)², [Francisco Medellín-Maldonado](#)^{1,2}, [Sergio Guendulain-García](#)², [Esmeralda Pérez-Cervantes](#)², [Rodolfo Rioja-Nieto](#)³, [Alexis E Medina-Valmaseda](#)⁴, [Lorenzo Alvarez-Filip](#)^{2*}

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 17 de junio de 2024

Aceptado 20 de enero de 2025

Publicado 19 de febrero de 2025

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3508>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: lorenzo@cmarl.unam.mx

- 1 Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 Ciudad de México, México.
- 2 Laboratorio de Biodiversidad Arrecifal y Conservación, Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 77580 Puerto Morelos, Quintana Roo, México.
- 3 Laboratorio de Análisis Espacial de Zonas Costeras, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación-Sisal, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 97302 Mérida, Yucatán, México.
- 4 Investigador Posdoctoral, Instituto de Geociencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 76230 Juriquilla, Querétaro, México.

RESUMEN. Los erizos de mar son animales que ejercen funciones ecológicas clave en los arrecifes de coral, como la herbivoría y la erosión de estructuras calcáreas, las cuales se intensifican durante la noche. El arrecife Cayo Arenas, Banco de Campeche, México, se encuentra alejado de la costa y eso ha favorecido que se mantenga protegido de amenazas antropogénicas directas. Sin embargo, no se cuenta con información sobre el estado de las poblaciones de erizos y los procesos de bioerosión que cumplen en el arrecife. Por tal motivo, realizamos monitoreos diurnos y nocturnos de erizos para caracterizar la densidad poblacional en función del ciclo diurno y estimar su potencial bioerosivo. Los monitoreos se realizaron en 3 sitios a diferentes profundidades de muestreo (10-19 m) y con distinta heterogeneidad arrecifal relacionada con 2 componentes: cobertura coralina y cobertura de arena. Todos los monitoreos se realizaron en julio de 2023. En general, se observó una población abundante de erizos, principalmente de *Diadema antillarum*. Durante la noche la abundancia (14.5 ± 3.8 ind) y la tasa de bioerosión (1.55 ± 0.53 kg $\text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$) fueron mayores que en el día (2.6 ± 0.8 ind y 0.2 ± 0.06 kg $\text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$). Asimismo, observamos que la profundidad y la geomorfología del arrecife parecieron influir en el patrón de la densidad de los erizos. En sitios con alta heterogeneidad arrecifal, la densidad de erizos durante la noche fue mayor, lo que podría estar asociado con una mayor disponibilidad de refugios ante los depredadores. Nuestros resultados evidencian una subestimación de las densidades poblacionales de erizos en los muestreos diurnos y, por lo tanto, de su potencial impacto en el ecosistema como agentes bioerosionadores, ya que los erizos son mayormente de hábitos nocturnos, pero comúnmente son muestreados durante el día.

Palabras clave: equinodermos, funciones geocológicas, especies clave, balances de carbonato, *Diadema antillarum*, Banco de Campeche.

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral se caracterizan por presentar una compleja estructura tridimensional de carbonato de calcio (CaCO_3) desarrollada principalmente como resultado de la interacción de 2 procesos geo-ecológicos: (1) la producción bruta de CaCO_3 , impulsada principalmente por corales escleractinios, y (2) la bioerosión, derivada de la actividad de numerosos organismos que remueven el carbonato directamente de la matriz arrecifal (Chave et al. 1972, Perry 2011),

así como por la cementación, litificación y exportación física de materiales (Cornwall et al. 2021). Como mencionan Sheppard et al. (2018), en un arrecife en equilibrio ecológico los procesos de producción y erosión están presentes. Sin embargo, un balance positivo (i.e., tasa de producción superior a la tasa de erosión) es necesario para que el arrecife crezca. A pesar de la importancia de los procesos de erosión en los ecosistemas arrecifales, muchos trabajos se han dirigido principalmente a los procesos de producción de CaCO_3 de origen coralino (Perry y Lange 2019); mientras que, en

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3508>



Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](#), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

el caso de la bioerosión, el número de estudios especie-específico es mucho más reducido y limitado a pocos sitios y gradientes ambientales (Brown et al. 2020, Perry et al. 2023). Comprender el papel de los bioerosionadores es particularmente relevante en el contexto actual, donde las crecientes presiones humanas (e.g., incremento de temperatura, desarrollo costero y sobrepesca) no solo están afectando a los calcificadores, sino que también a los procesos de bioerosión, los cuales pueden variar en diversas escalas espaciales y temporales (Perry et al. 2014, Schönberg et al. 2017, Molina-Hernández et al. 2022). Actualmente, se observan escenarios como los reportados por Molina-Hernández et al. (2020), en los cuales los niveles bajos de bioerosión están determinando la dirección (i.e., acreción o erosión neta) y la velocidad con la que se modifican los balances de carbonatos hacia escenarios neutros ($\sim 1-0 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$) en diversos arrecifes del Caribe que se encuentran altamente degradados.

Los erizos de mar son importantes bioerosionadores en los arrecifes coralinos (Bak 1994, Glynn y Manzello 2015). Históricamente, el principal erizo erosionador del Océano Atlántico tropical ha sido *Diadema antillarum* (Bak 1994, Hutchings 2011). Sin embargo, dada la mortalidad masiva de esta especie como producto de un brote de enfermedad en la década de 1980, sus poblaciones se redujeron drásticamente a lo largo de la región (Lessios et al. 1984). En la actualidad, la mayoría de los arrecifes del Caribe se caracterizan por una baja abundancia de erizos (Hughes et al. 2010). Si bien *D. antillarum* ha mostrado una recuperación puntual en ciertos sitios (Jorgensen et al. 2008, Keller 2011, Johnston et al. 2021), brotes recientes de enfermedades han causado nuevos eventos de mortalidad (Levitan et al. 2023), lo cual podría estar revirtiendo las tendencias de recuperación en sus poblaciones (Tuohy et al. 2020). En el Golfo de México, las poblaciones actuales de erizos son más grandes que en el Caribe; sin embargo, están dominadas por erizos del género *Echinometra* spp. y las poblaciones de *D. antillarum* son bajas respecto a este género (González-Azcárraga 2009, Morales-Quijano et al. 2017, Johnston et al. 2021). Los eventos de mortalidad masiva no solo han mermado la población de *D. antillarum*, sino también su contribución a la bioerosión de los arrecifes de coral, pasando de valores de hasta $5.3 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ (Scoffin et al. 1980) hasta solo $0.1 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ (Perry et al. 2014). En la actualidad, los peces loros son considerados los agentes dominantes de la bioerosión en el Caribe (Perry et al. 2014, Molina-Hernández y Álvarez-Filip 2024).

Si bien las tasas de bioerosión por erizos han disminuido hasta un 90% debido a la baja densidad poblacional en el Caribe (Perry et al. 2014), es posible que las estimaciones de las poblaciones de erizos estén subestimadas, ya que la mayoría se realizan durante el día, cuando los erizos se encuentran retraídos en sus refugios (Mills et al. 2000, Tuya et al. 2004, Young y Bellwood 2011). Dado que la mayoría de las especies de erizos son de hábitos nocturnos, muchas de ellas presentan un pico en su patrón de movimiento

(desplazamiento en el sustrato) durante la noche cuando se alimentan. Su actividad disminuye conforme amanece y durante el día los erizos son cripticos (Smith et al. 2024). Así mismo, bajo condiciones experimentales, se ha reportado que el 90% de los erizos de mar muestran fototaxis negativa y buscan refugiarse cuando se exponen a luz ultravioleta (Adams 2001). Sin embargo, falta corroborar si este comportamiento en condiciones naturales mantiene relación con otras variables como la profundidad y la radiación solar (Adams 2001). Adicionalmente, la heterogeneidad estructural del arrecife puede influir sobre la densidad poblacional de los erizos de mar, ya que conforme aumenta la profundidad, las colonias tienden a tener morfologías más aplanadas (por la disminución de la luz) y la cantidad de arena se incrementa, por lo cual existe menos espacio disponible para refugiarse (Griffin et al. 2003). Esto es importante porque las especies erosionadoras (*D. antillarum*, *Echinometra* spp. y *Eucidaris tribuloides*) tienen preferencia por sustratos rocosos y coralinos (Celaya-Hernández et al. 2008, González-Azcárraga 2009), con picos de densidades poblacionales entre 3 m y 5 m de profundidad para *D. antillarum* (Sellers et al. 2010), entre 1 m y 6 m para *Echinometra viridis* (Griffin et al. 2003) y entre 1 m y 3 m para *E. tribuloides* (McPherson 2018).

En el Banco de Campeche, así como en la mayor parte del Golfo de México, la investigación de los erizos de mar se ha enfocado principalmente a la taxonomía (Durán-González et al. 2005, Solís-Marín et al. 2013), y a la distribución y composición de especies de todos los grupos de equinodermos (Vázquez-Bader et al. 2008). Han sido pocos los estudios que reportan información sobre la diversidad taxonómica, la descripción del hábitat de los erizos y las variaciones de densidad poblacional en *D. antillarum* entre el día y la noche, aunque este último se ha abordado de manera muy laxa (Celaya-Hernández et al. 2008, González-Azcárraga 2009). Casi toda la información disponible para el sureste del Golfo de México está restringida al Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) (Durán-González et al. 2005, Celaya-Hernández et al. 2008, González-Azcárraga 2009).

Para esta región, algunos autores han reportado que *Echinometra lucunter* es una de las especies más abundantes a profundidades someras, tanto en la zona de la cresta como en la laguna arrecifal, donde se encuentra asociada a sustrato rocoso-coralino (Lara et al. 1992, Celaya-Hernández et al. 2008). González-Azcárraga (2009) encontró que la densidad poblacional y la diversidad de especies son mayores en el Golfo de México que en el Caribe mexicano, y observó que estas 2 variables presentaron valores mayores a profundidades someras (1-10 m) que a mayores profundidades (10-15 m) en ambas regiones. Sin embargo, en los últimos años, *D. antillarum* ha presentado una baja densidad poblacional ($\sim 0.5 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$) en ambas regiones (Celaya-Hernández et al. 2008, González-Azcárraga 2009).

A partir de lo anterior, se puede observar que el estudio sobre la funcionalidad ecológica de los erizos de mar con potencial erosivo (i.e., *D. antillarum*, *E. viridis*, *E. lucunter*

y *E. tribuloides*) aún presenta vacíos, tanto ecológicos como geográficos, en el Golfo de México y, sobretodo, en el Banco de Campeche. Por lo que en este estudio se evaluó y comparó la abundancia de erizos y su potencial de bioerosión entre muestreos visuales diurnos y nocturnos en 3 sitios con diferentes características de heterogeneidad arrecifal. Debido a los hábitos nocturnos de los erizos de mar y su preferencia por refugiarse durante el día, esperamos encontrar una mayor variación en la abundancia de erizos entre el día y la noche en lugares con mayor heterogeneidad arrecifal y, por consecuencia, tasas de bioerosión más altas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona de estudio

Cayo Arenas (Fig. 1) pertenece a un conjunto de arrecifes del Banco de Campeche en el Golfo de México (Logan et al. 1969, Sanvicente-Añorve et al. 2014). El Banco de Campeche no presenta barreras arrecifales, lo cual deja a la plataforma desprovista de protección física ante la energía del oleaje y del viento, y abierta a la influencia de la Corriente de Lazo en la zona oeste del Golfo de México (Logan et al. 1969). Cayo Arenas es considerado un arrecife de plataforma con un complejo de estructuras arrecifales, también llamadas “paredes”, con profundidades de hasta 30 m (Tunnell y Chávez 2013). Asimismo, es un arrecife remoto de difícil acceso ya que se encuentra a ~200 km de la zona costera. Diversos autores han clasificado estas estructuras arrecifales con base en su ubicación: estructura noreste, que es la formación más grande y presenta 2 zonas emergentes, y estructura sureste, que es la más chica y tiene una pequeña zona emergente, y junto con la pared noreste, recibe el mayor impacto de energía del viento y del oleaje. La estructura este, presenta una laguna en la parte de barlovento y un cayo con vegetación sobre bloques de arena y esqueletos de coral; por su ubicación es una estructura protegida de la energía del oleaje y del viento (Logan et al. 1969, Chávez et al. 2007, Tunnell y Chávez 2013).

La zona de estudio abarcó 3 sitios (Bajo Tortugas, Cayo Arenas 1 [CA1] y Cayo Arenas 14 [CA14]), ubicados en la zona protegida del arrecife, con distintas profundidades de muestreo y cobertura de coral, arena y sustrato duro (i.e., matriz calcárea que no está cubierta por tejido de corales). Bajo Tortugas es un arrecife sumergido que se muestreó entre los 12 y 13 m de profundidad. Este sitio presentó una comunidad coralina bien desarrollada, con una cobertura de coral del 23%, ausencia de cobertura de arena (0%) y una cobertura de sustrato duro del 77%, lo que propició que fuera el sitio con mayor hábitat disponible y mayor heterogeneidad arrecifal. En Bajo Tortugas, la estructura arrecifal estuvo formada principalmente por cabezos continuos de corales con morfología masiva y de gran tamaño como *Orbicella* spp. y *Colpophyllia natans*. En cambio, CA1 se ubicó en el sotavento de la zona este y presentó parches de coral discontinuos

separados por grandes parches de arena. Además, este sitio mostró una cobertura de coral del 20%, cobertura de arena del 11.6% y una cobertura de sustrato duro del 68.4%. Por lo tanto, CA1 mostró una heterogeneidad arrecifal media. Cayo Arenas 14, un sitio profundo, se encontró en la laguna arrecifal de la zona de sotavento, y se muestreó hasta los 19 m. El sitio presentó una composición mixta de corales y algas, con una cobertura de coral de 12%, una cobertura de arena de 8.5% y una cobertura de sustrato duro del 79.5%. En comparación con CA1, CA14 mostró parches coralinos más continuos pero heterogeneidad arrecifal baja.

Trabajo en campo

Se realizaron censos visuales diurnos y nocturnos siguiendo la metodología *ReefBudget* propuesta por Perry y Lange (2019). Para los monitoreos diurnos y nocturnos, se desplegaron transectos de banda de 10×1 m. Sin embargo, para los monitoreos nocturnos se modificó a 20×0.5 m para enfocarnos en menos área y poder eficientizar la toma de datos utilizando las luces de buceo durante el muestreo. En todos los casos los transectos tuvieron 10 m^2 . En cada transecto se registró el número de erizos por especie y la talla de la testa siguiendo clases de tallas de 20 mm (i.e., 0-20, 21-40, 41-60, 61-80 y 81-100 mm). Los registros se realizaron a nivel de especie considerando solamente especies erosionadoras, incluidas *D. antillarum*, *E. viridis*, *E. lucunter* y *E. tribuloides*. Todos los monitoreos se realizaron con equipo de buceo autónomo en julio de 2023. Los buceos diurnos se realizaron entre las 08:00 h y 14:00 h, mientras que los buceos nocturnos se realizaron una hora después de la puesta de sol en todos los sitios (i.e., alrededor de las 20:00 h). En la Figura 2, se muestran los horarios exactos para cada sitio. Debido a la complejidad de los monitoreos por la intensidad de corriente y la profundidad del arrecife, el número de transectos varió entre cada sitio y entre los monitoreos diurnos y nocturnos. En CA1, se realizaron 5 transectos en el día a 8 m de profundidad y 7 transectos en la noche a 9.8-10 m de profundidad. En Bajo Tortugas, se realizaron 6 transectos durante el día a 7.5-11.2 m de profundidad y 5 transectos por la noche a 8.5-11 m de profundidad. Finalmente, en CA14, se realizaron 6 transectos para ambos momentos del día a 18.5 m de profundidad en el día y a 17 m de profundidad en la noche. Para todos los sitios, solo se realizaron los monitoreos una vez en el día y una vez en la noche. Las profundidades de muestreo fueron aleatorias, ya que se trató de desplegar los transectos sobre sustrato coralino.

Estimación de la abundancia y la tasa de bioerosión por erizos

A partir de los censos, se estimó la abundancia de erizos por sitio (número de individuos). La tasa de bioerosión de

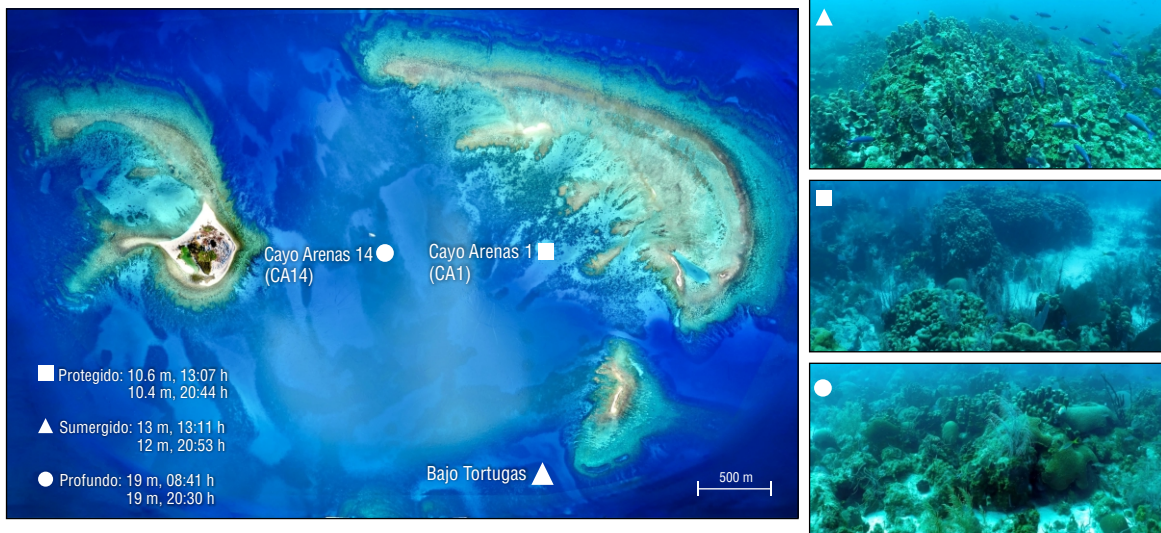


Figura 1. Ubicación de los 3 sitios de muestreo en Cayo Arenas, Banco de Campeche. En las fotos se muestran las características representativas de la comunidad coralina y también se muestran los datos de profundidad y el horario de muestreo para cada sitio. La foto de Cayo Arenas es un ortomosaico compuesto de fotos tomadas por dron; los vuelos y la construcción del ortomosaico fueron realizados por Lorenzo Alvarez-Filip. Las fotos del arrecife fueron tomadas por Lorenzo Alvarez-Filip y Esmeralda Pérez-Cervantes.

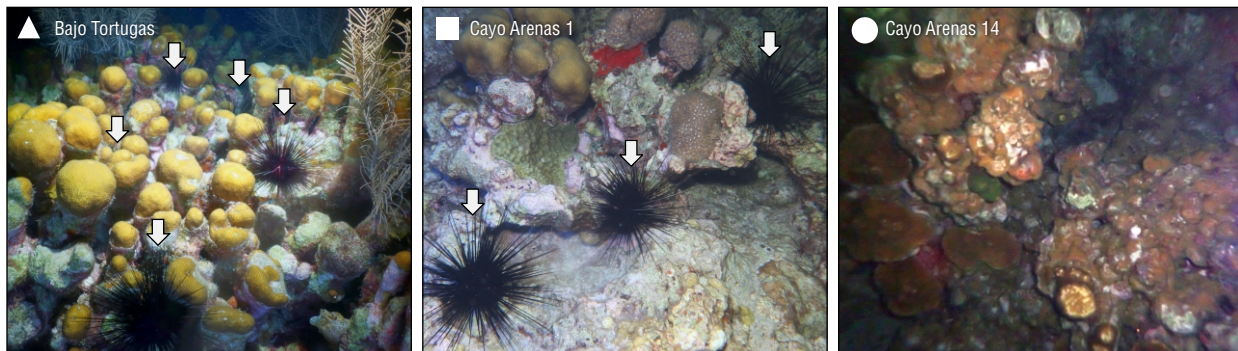


Figura 2. Representación gráfica de la cantidad de erizos de *Diadema antillarum* durante los muestreos nocturnos en los 3 sitios de muestreo. Se puede observar un gradiente en la abundancia de erizos que disminuye de izquierda a derecha: Bajo Tortugas (5 erizos), Cayo Arenas 1 (3 erizos) y Cayo Arenas 14 (ningún erizo). Las fotos de los erizos fueron tomadas por Lorenzo Alvarez-Filip y Esmeralda Pérez-Cervantes.

erizos se estimó a partir de la identidad de las especies, el número y tamaño de los erizos (con base en el diámetro de la testa) en cada transecto, y las constantes de las ecuaciones de regresión específicas para cada especie publicadas previamente y recopiladas en Perry y Lange (2019). Estas ecuaciones describen la relación entre el tamaño de la testa de los erizos y los valores de bioerosión ($\text{g erizo} \cdot \text{d}^{-1}$) a partir del análisis de contenido estomacal, reportadas para diferentes tamaños en la literatura (ver Perry y Lange 2019). La tasa anual se calculó a partir de la tasa diaria multiplicado por 365 (días del año), y se estandarizó a 1 m^2 ; los valores se reportan en $\text{kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ (Perry y Lange 2019). Esta aproximación asume tasas de bioerosión constantes a lo largo del año.

Descripción bentónica de los sitios

Los datos de cobertura de coral, de arena y de sustrato duro, se obtuvieron por medio de análisis de ortomosaicos. La información recabada ayudó a determinar la heterogeneidad arrecifal de los sitios a partir de la cantidad de cobertura de coralina, sustratos duros y arena. Se obtuvieron imágenes subacuáticas con equipo de buceo autónomo con 2 cámaras equipadas con carcasa impermeable. Para cada uno de los sitios se construyeron ortomosaicos mediante fotogrametría subacuática siguiendo la metodología propuesta por Hernández-Landa et al. (2020). Ésta consistió en delimitar parcelas de $\sim 400 \text{ m}^2$ con transectos y marcas de polivinilo ($6 \text{ m} \times 0.6 \text{ m}$). La parcela se dividió por en medio de la marca central y cada

mitad fue fotografiada por 2 buzos nadando a una velocidad aproximada de 5 m·min⁻¹. Las fotografías se tomaron a 2 m por encima de la profundidad media del fondo del arrecife. La profundidad se tomó al inicio y al final de cada transecto con una computadora de buceo estándar. Para cada sitio se obtuvieron ~4,000 imágenes con un alto nivel de solapamiento (>70%). Las imágenes se procesaron en AgiSoft *Metashape* v. 2.0.3 (AgiSoft 2024) con algoritmos *Structure from Motion*. Se siguieron 3 pasos para construir ortomosaicos y modelos digitales de elevación: (1) procesamiento inicial (orientación interna y externa de la cámara y la creación de nubes dispersas), (2) generación de nubes de puntos y mallas y (3) modelación de la superficie digital (MDS) y construcción de ortomosaicos. Debido a que las imágenes no contaban con geolocalización, se utilizaron las marcas de polivinilo como medida de contraste para transformar el modelo en medidas absolutas (Hernández-Landa et al. 2020).

Los ortomosaicos se analizaron en ArcMap v. 10.6 (ESRI 2017). Las secciones de cada parcela se unieron a lo largo de la marca central utilizando la extensión de ajuste espacial. De esta forma se construyó un ortomosaico por sitio, y se identificaron las colonias de corales escleractinios hasta nivel de especie (Human y Deloach 2002, Lang y Marks 2018). La cobertura coralina de tejido vivo de cada colonia se digitalizó manualmente siguiendo su contorno tomando en cuenta las colonias que median ≥ 5 cm². Se generaron matrices de datos para estimar la cobertura (cm²) de las colonias de cada sitio. Se generaron capas vectoriales de la cobertura de coral y cobertura de arena en un área de 380 m² para cada sitio. La cobertura de otros sustratos duros (i.e., matriz calcárea que no está cubierta por tejido de corales) se estimó mediante la resta del área digitalizada del área total analizada.

Análisis de datos

Para explorar las diferencias potenciales entre sitios y tiempo de muestreos (monitoreos diurnos y nocturnos), empleamos 2 modelos lineales generalizados (MLG). Optamos por MLG en lugar de modelos lineales debido a su capacidad para ajustar distribuciones de las variables de respuesta que no siguen una distribución normal. El primer modelo analizó la abundancia de erizos (número total de individuos observados [1]), mientras que el segundo evaluó las tasas de bioerosión (kg CaCO₃·m⁻²·año⁻¹ [2]). Para evaluar diferencias entre individuos entre día y noche utilizamos la abundancia en lugar de densidad (ind·m⁻²), ya que el modelo requiere de datos discretos en forma de conteos (Crawley 2005). Sin embargo, en la sección de discusión reportamos los resultados en unidades de densidad para facilitar la comparación con estudios previos. Ajustamos los modelos utilizando la función ‘glm()’. Las variables dependientes fueron la abundancia (Y1) y la tasa de bioerosión por erizos (Y2), mientras que las variables predictoras incluyeron el sitio (Bajo Tortugas, CA1 y CA14), el tiempo de monitoreo (diurno o nocturno) y la interacción entre ambas variables. Los datos

no fueron transformados para su análisis; sin embargo, se emplearon distribuciones diferentes para abordar la distribución no normal para las variables de respuesta: (1) una distribución Poisson con enlace logaritmo (log) para la abundancia y (2) una distribución Gaussiana con función de enlace identidad para la tasa de bioerosión por erizos. La validación de los modelos se realizó mediante gráficos de residuos generados con la función ‘simulateResiduals()’ del paquete ‘DHARMA’. Posteriormente, para cada modelo, realizamos un análisis de varianzas (ANDEVA) de 2 vías (pruebas de chi-cuadrado de Wald de Tipo II) empleando la función ‘Anova()’ del paquete ‘car’. Realizamos pruebas post hoc mediante los análisis de medias marginales ajustadas con la corrección de Bonferroni con la función ‘emmeans()’ del paquete del mismo nombre. Todos los análisis se realizaron en R v. 2023.12.0 (R Core Team 2023).

Los modelos empleados se representaron matemáticamente de la siguiente forma:

$$\log(Y_1) = \beta_0 + \beta_1 \cdot X_1 + \beta_2 \cdot X_2 + \beta_3 \cdot (X_1 \cdot X_2) \quad , \quad (1)$$

$$X_2 = \beta_0 + \beta_1 \cdot X_1 + \beta_2 \cdot X_2 + \beta_3 \cdot (X_1 \cdot X_2) + \epsilon \quad , \quad (2)$$

donde Y_1 y Y_2 representan las variables dependientes (abundancia de erizos y tasa de bioerosión, respectivamente); β_0 es el intercepto; β_1 y β_2 son los coeficientes asociados al tiempo de monitoreo (X_1) y al sitio (X_2), respectivamente; β_3 corresponde al coeficiente de interacción entre tiempo de muestreo y sitio ($X_1 \cdot X_2$); y ϵ es el término de error residual, el cual sigue una distribución normal.

RESULTADOS

Abundancia de erizos

En Cayo Arenas, la abundancia de erizos fue mayor durante la noche (14.5 ± 3.8 ind) que durante el día (2.6 ± 0.8 ind); este patrón se repitió en los sitios de Bajo Tortugas y CA1 (Fig. 3). La especie más abundante para los 3 sitios fue *D. antillarum*, tanto en los muestreos diurnos (1.4 ± 0.4 ind) como en los nocturnos (10.2 ± 3.3 ind), le siguieron *E. viridis* (0.18 ± 0.1 ind y 3.9 ± 1.2 ind, respectivamente) y *E. lucunter* (1 ± 0.4 ind y 0.16 ± 0.2 ind, respectivamente), mientras que *E. tribuloides* solo se observó durante la noche (0.2 ± 0.2 ind). La evaluación por sitio indicó que la abundancia de erizos en los censos diurnos en Bajo Tortugas fue menor (2.7 ± 0.95 ind) que en los nocturnos (28.4 ± 09.5 ind); lo mismo ocurrió para CA1 (día: 5.6 ± 1.9 ind; noche: 16.8 ± 3.2 ind). En el caso de CA14, solo hubo un registro de la especie *D. antillarum* en la noche (Tabla 1).

La prueba de ANDEVA de 2 vías mostró que hubo diferencias en la abundancia de erizos entre los sitios ($\chi^2_{(2)} = 33$, $P < 0.05$), entre los monitoreos diurnos y nocturnos ($\chi^2_{(1)} = 93.9$, $P < 0.05$), y entre la interacción de estas variables ($\chi^2_{(2)} = 14$, $P < 0.05$). La prueba post hoc mostró diferencias entre la abundancia durante el día y durante la noche en Bajo Tortugas ($P < 0.05$) y en CA1 ($P < 0.05$) (Fig. 3).

Potencial de bioerosión

El potencial de bioerosión para Cayo Arenas fue significativamente mayor en los muestreos nocturnos ($1.55 \pm 0.53 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$) que en los diurnos ($0.2 \pm 0.06 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$). La especie con mayor contribución al potencial de bioerosión, tanto en el día como en la noche en Cayo Arenas, fue *D. antillarum* ($0.19 \pm 0.06 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$; $1.5 \pm 0.53 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$, respectivamente), seguida de *E. viridis* ($0.002 \pm 0.001 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ y $0.05 \pm 0.014 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$, respectivamente), *E. lucunter* ($0.013 \pm 0.006 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ y $0.003 \pm 0.003 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$, respectivamente) y *E. tribuloides* ($0.003 \pm 0.002 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ en los muestreos nocturnos). En Bajo Tortugas, la tasa de bioerosión diurna fue de $0.29 \pm 0.1 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ y la tasa de bioerosión nocturna fue de $3.9 \pm 1.49 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$. En CA1 la tasa de bioerosión diurna y nocturna fue de $0.33 \pm 0.13 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ y $1.18 \pm 0.12 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$, respectivamente; mientras que, en CA14, la tasa de bioerosión nocturna fue de $0.02 \pm 0.02 \text{ kg CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ (Tabla 1).

A partir de los análisis estadísticos en los que se comparó la tasa de bioerosión entre sitios y entre los monitoreos diurnos y nocturnos, se encontró que la tasa de bioerosión fue diferente entre sitios ($\chi^2_{(2)} = 14.8, P < 0.05$) y entre los 2 tipos de muestreos ($\chi^2_{(1)} = 11.4, P < 0.05$). Además, se observó una interacción significativa entre ambas variables en la tasa de bioerosión por erizos en Cayo Arenas ($\chi^2_{(2)} = 12.7, P < 0.05$). La prueba post hoc arrojó diferencias entre sitios y entre los 2 tipos de monitoreo (Fig. 4); sin embargo, solo Bajo Tortugas

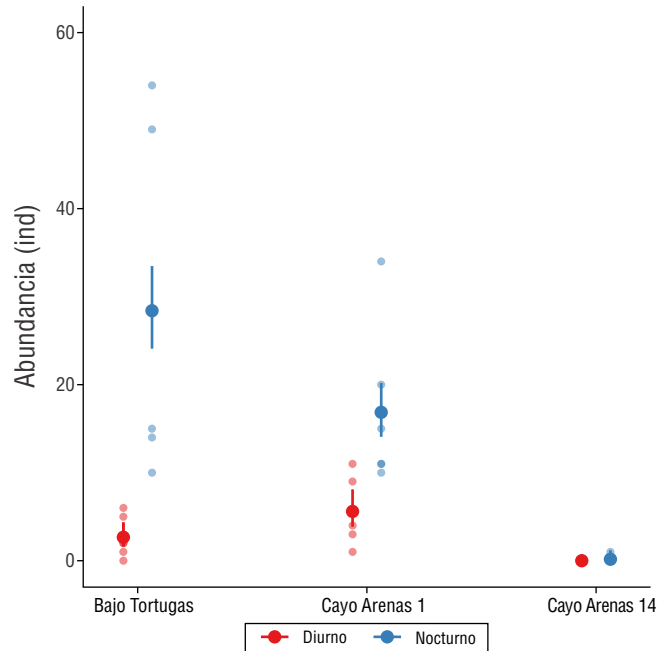


Figura 3. Abundancia (número de individuos) de erizos en el arrecife Cayo Arenas, Banco de Campeche. Los puntos indican las medias predichas para cada sitio y tipo de muestreo (diurno y nocturno) y las barras de error representan los intervalos de confianza (IC) del 95%. Ambos cálculos son provenientes de las medias marginales ajustadas basadas en el modelo lineal generalizado. Los IC del 95% que no se superponen; son significativamente diferentes.

Tabla 1. Abundancia y estimaciones de tasa de bioerosión diurna y nocturna de las especies de erizos erosionadores en Cayo Arenas.

Sitio	Especie	Tasa de bioerosión			
		Abundancia (ind)		(kg CaCO ₃ · m ⁻² · año ⁻¹)	
		Diurno	Nocturno	Diurno	Nocturno
	<i>Diadema antillarum</i>	2.2 ± 0.7 n = 13	24.6 ± 9.0 n = 123	0.28 ± 0.1	3.85 ± 1.5
	<i>Echinometra viridis</i>	0.17 ± 0.2 n = 1	03.6 ± 1.0 n = 18	0.003 ± 0.003	0.05 ± 0.01
Bajo Tortugas	<i>Echinometra lucunter</i>	0.33 ± 0.2 n = 2	-	0.005 ± 0.003	-
	<i>Eucidaris tribuloides</i>	-	0.2 ± 0.2 n = 1	-	0.008 ± 0.008
	Promedio sitio	2.7 ± 0.95 n = 16	28.4 ± 9.5 n = 142	0.29 ± 0.1	3.9 ± 1.49

(continua en la siguiente página)

Tabla 1 (continuación)

Sitio	Especie	Abundancia (ind)		Tasa de bioerosión (kg CaCO ₃ ·m ⁻² ·año ⁻¹)	
		Diurno	Nocturno	Diurno	Nocturno
Cayo Arenas 1	<i>Diadema antillarum</i>	2.2 ± 1.0 n = 11	8.4 ± 1.0 n = 59	0.29 ± 0.12	1.1 ± 0.13
	<i>Echinometra viridis</i>	0.4 ± 0.2 n = 2	7.6 ± 2.4 n = 53	0.003 ± 0.003	0.09 ± 0.03
	<i>Echinometra lucunter</i>	3.0 ± 1.0 n = 15	0.43 ± 0.4 n = 3	0.04 ± 0.013	0.007 ± 0.007
	<i>Eucidaris tribuloides</i>	-	0.43 ± 0.4 n = 3	-	0.003 ± 0.003
	Promedio sitio	5.6 ± 1.9 n = 28	16.8 ± 3.2 n = 118	0.33 ± 0.13	1.18 ± 0.12
Cayo Arenas 14	<i>Diadema antillarum</i>	-	0.17 ± 0.17 n = 1	-	0.02 ± 0.02
	Promedio sitio	-	0.17 ± 0.17 n = 1	-	0.02 ± 0.02
Especie	<i>Diadema antillarum</i>	1.4 ± 0.4 n = 24	10.2 ± 3.3 n = 183	0.2 ± 0.06	1.5 ± 0.5
	Promedio especie	5.9 ± 1.8 n = 207	-	0.86 ± 0.3	-
	<i>Echinometra viridis</i>	0.18 ± 0.1 n = 3	3.9 ± 1.2 n = 71	0.002 ± 0.001	0.05 ± 0.01
	Promedio especie	2.1 ± 0.7 n = 74	-	0.03 ± 0.008	-
	<i>Echinometra lucunter</i>	1.0 ± 0.4 n = 17	0.16 ± 0.2 n = 3	0.013 ± 0.006	0.003 ± 0.003
	Promedio especie	0.6 ± 0.2 n = 20	-	0.008 ± 0.003	-
	<i>Eucidaris tribuloides</i>	-	0.2 ± 0.2 n = 4	-	0.003 ± 0.002
Promedio especie	0.11 ± 0.1 n = 4	-	0.002 ± 0.001	-	
Cayo Arenas	Promedio	2.6 ± 0.8 n = 44	14.5 ± 3.8 n = 261	0.2 ± 0.06	1.55 ± 0.53

Los datos se muestran como promedio ± error estándar y número de individuos (*n*). La hora de los monitoreos diurnos fue entre las 08:00-13:00 h para los monitoreos diurnos y alrededor de las 20:00 h para los monitoreos nocturnos (ver Fig. 2). Individuos de la especie no encontrados en el transecto monitoreado (-).

presentó diferencias entre la tasa de bioerosión nocturna y diurna ($P < 0.05$) (Fig. 4).

DISCUSIÓN

En este estudio encontramos cambios significativos en la densidad poblacional y el potencial de bioerosión entre los muestreos diurnos y nocturnos en Cayo Arenas. Asimismo, encontramos que la especie más abundante y con los cambios más evidentes en su abundancia diurna y nocturna fue *D. antillarum*. Gracias a su alta abundancia nocturna, *D. antillarum* impulsó el potencial de bioerosión total, es decir, la sumatoria del efecto de las 4 especies de erizos erosionadores encontrados en los sitios de estudio. También pudimos observar que el sitio con mayores cambios entre el día y la noche para ambas variables fue el que tuvo un arrecife con mayor heterogeneidad arrecifal, es decir, con parches coralinos continuos y sin parches de arena (Bajo Tortugas). En el sitio con mayor profundidad y los parches de arena más grandes, solo se registró un erizo (CA14). En términos generales, los resultados indicaron que las tasas de bioerosión son proporcionales a la abundancia de erizos (Figs. 3, 4), por lo que, en sitios donde aún son abundantes, como en Cayo Arenas, los erizos tienen un rol importante en la dinámica de carbonatos en el arrecife.

Nuestros hallazgos son evidencia de que aún existen sitios dominados por *D. antillarum*, a pesar de los reportes históricos y actuales de la mortandad de esta especie (Lessios 2016, Levitan et al. 2023). Actualmente, la densidad de erizos en el Caribe continúa siendo nula en algunos sitios (Kuffner et al. 2019) y muy baja en otros, como los arrecifes posteriores en los Cayos de Florida donde la densidad promedio de erizos *D. antillarum* oscila entre 0.017 a 0.026 ind·m⁻² (Chiappone et al. 2013) o en los arrecifes frontales del norte del Caribe mexicano (Molina-Hernández et al. 2020). Por su parte, los estudios que han reportado la abundancia de erizos en el Golfo de México han registrado valores similares a los de Cayo Arenas. Por ejemplo, en SAV, se han estimado densidades promedio de erizos entre 0.646 (González-Azcárraga 2009) a 1.4 ind·m⁻² (Horta-Puga et al. 2017), mientras que los bancos arrecifales *Flower Gardens* y Banco Stetson en el norte del Golfo de México, se han reportado densidades promedio entre 0.28 a 1 ind·m⁻² (Nuttal et al. 2020, Johnston et al. 2021). En estos estudios, los datos fueron obtenidos durante censos diurnos, lo que sugiere que existe la posibilidad de que las densidades de erizos en SAV y *Flower Gardens* sean incluso mayores, por lo que, se recomienda confirmar esta observación en estos y otros sistemas del Golfo de México mediante censos nocturnos, particularmente en arrecifes de alta heterogeneidad estructural.

En cuanto a las especies reportadas para Cayo Arenas, la de mayor densidad fue *D. antillarum* (muestreos diurnos y nocturnos), lo que destaca la importancia de las poblaciones de esta especie en un contexto regional, ya que *D. antillarum* ha experimentado severas pérdidas poblacionales a lo largo de su distribución (Chiappone et al. 2002,

González-Azcárraga 2009, Levitan et al. 2023). Las 2 especies del género *Echinometra* registradas en este estudio presentaron densidades mucho más bajas en comparación con lo reportado en los sistemas arrecifales de Veracruz, México (González-Azcárraga 2009, Morales-Quijano et al. 2017). Por ejemplo, en el Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan, Veracruz, se ha reportado una densidad promedio para *E. viridis* de 6.8 ind·m⁻² y de 3.6 ind·m⁻² para *E. lucunther* (Morales-Quijano et al. 2017), mientras que en el SAV, se han registrado valores para estas especies de 2.5 y 0.34 ind·m⁻², respectivamente (González-Azcárraga 2009). Estos valores son superiores a las reportadas para *D. antillarum* en los mismos estudios (0.59 ± 0.18 ind·m⁻², Fig. 3) y a las registradas para todas las especies de erizos en este estudio en los muestreos diurnos y nocturnos. Esto es interesante, ya que sugiere que en los arrecifes con baja abundancia de *D. antillarum*, los erizos *E. viridis* y *E. lucunther* se han convertido en los principales erosionadores en los arrecifes al tener una mayor abundancia (Dunn et al. 2017, Morales-Quijano et al. 2017), lo que podría reflejarse en la disminución del potencial de bioerosión, como sucede actualmente en los arrecifes del Caribe (Perry et al. 2014). Desafortunadamente, existen pocos registros de las poblaciones de erizos, como la de *D. antillarum*, anteriores al evento de mortalidad masiva de la década de 1980. La

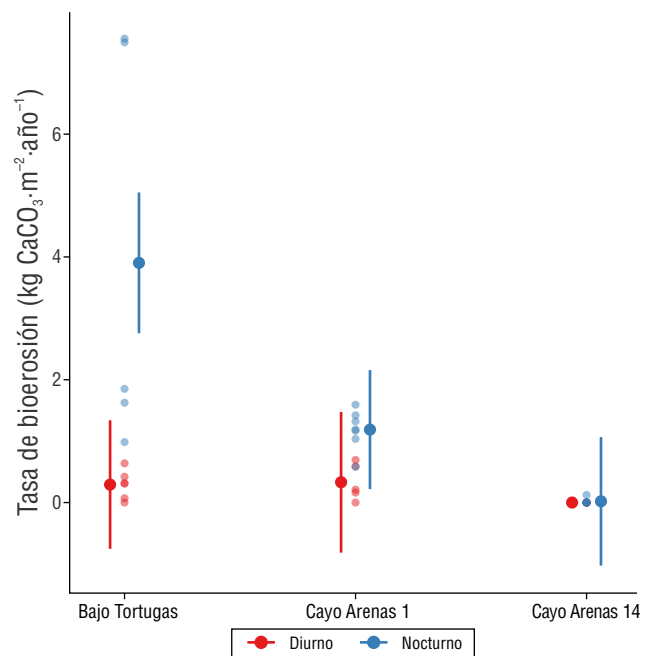


Figura 4. Contribución de los erizos de mar al potencial de bioerosión en el arrecife de Cayo Arenas, Banco de Campeche. Los puntos indican las medias predichas para cada sitio y el tipo de muestreo (diurno y nocturno) y las barras de error representan los intervalos de confianza (IC) del 95%. Ambos cálculos son provenientes de las medias marginales ajustadas basadas en el modelo lineal generalizado. Los IC del 95% que no se superponen; son significativamente diferentes

única fuente de evidencia que encontramos es para los arrecifes de *Flower Gardens*, donde se reportó que las densidades de *D. antillarum* oscilaban entre 0.5 a 1.40 ind·m⁻² antes del evento de mortalidad masiva (Johnston et al. 2021), lo cual es ligeramente superior a lo encontrado en el presente estudio.

Nuestra investigación muestra un patrón claro entre los muestreos realizados durante el día y la noche. Todas las especies de erizos presentaron mayores densidades durante la noche, cuando se encuentran más activos. Lo anterior puede deberse a que los erizos salen en la noche en búsqueda de alimento, ya que esto les confiere protección contra depredadores (Shulman 2020, Smith et al. 2024). Esto es particularmente importante en arrecifes con alta heterogeneidad estructural dado que una mayor heterogeneidad (González-Azcárraga 2009, Tuohy et al. 2020) proporciona más espacios de refugio para los erizos, reduciendo su gasto energético para evitar depredadores (Bodmer et al. 2021) e incluso modulando su funcionalidad en el arrecife (Lee y Hessen 2006), lo que podría implicar que la calidad del refugio puede minimizar los ataques de depredadores (Carpenter 1984). Los cambios más evidentes en *D. antillarum* entre el día y la noche podrían deberse a que son mayores las distancias recorridas por esta especie durante la noche (3.7 m; Tuya et al. 2004) en comparación con las recorridas por *E. viridis* y *E. lucunter* (10 y 5 cm, respectivamente; Shulman 2020). Esto fue más evidente en Bajo Tortugas, el sitio con alta heterogeneidad arrecifal, ya que no solo se encontraron las mayores densidades de erizos, sino que la diferencia entre la densidad diurna y nocturna fue más grande, probablemente debido a que las estructuras calcáreas les proveen mayor refugio contra los depredadores naturales durante el día. Por otro lado, en CA14, se presentó el caso contrario, ya que este sitio estaba mayormente cubierto por grandes parches de arena y tuvo la menor densidad poblacional. Mientras que en CA1, se observó un caso intermedio, ya que estaba cubierta por parches coralinos pequeños intercalados con parches de arena y presentó una densidad de erizos media, sin cambios significativos entre el día y la noche. Esto pone de manifiesto que la abundancia de los erizos en Cayo Arenas aún está sujeta a la heterogeneidad arrecifal.

La bioerosión es clave en los arrecifes coralinos, ya que modula otros procesos como la acreción arrecifal y la producción de sedimentos (Perry y Alvarez-Filip 2019). Nuestras observaciones muestran que en Cayo Arenas se encuentran poblaciones saludables de erizos, particularmente de *D. antillarum*, las cuales tienen el potencial de jugar un papel importante en la dinámica de carbonatos. Las tasas de bioerosión reportadas en este trabajo son las primeras para arrecifes del Banco de Campeche. Sin embargo, fue posible comparar las tasas con las de SAV, donde se ha reportado una tasa de bioerosión diurna por erizos, principalmente por *E. viridis*, de 0.43 kg CaCO₃·m⁻²·año⁻¹ (Cabrera-Rivera 2022). Este valor se triplica cuando se compara con la erosión nocturna de Cayo Arenas. Un hallazgo importante de nuestro estudio es que el potencial de bioerosión nocturna causada por los erizos en nuestra zona de estudio (1.55 ± 0.53 kg CaCO₃·m⁻²·año⁻¹)

puede superar la producción de CaCO₃ aportada por los corales, incluso en arrecifes con producciones brutas elevadas como en arrecifes de Bonaire (>5 kg CaCO₃·m⁻²·año⁻¹, Perry et al. 2018). Por ejemplo, Bajo Tortugas tendría que presentar una producción bruta excepcionalmente alta (~9 kg CaCO₃·m⁻²·año⁻¹) para mantenerse en un estado de acumulación neta. Por lo cual, los resultados aquí reportados nos sugieren que los censos realizados durante el día pudieran estar subestimando los valores de densidad y bioerosión; sin embargo, faltan más estudios en otros arrecifes para corroborarlo.

Aunque no se analizó en este estudio, es posible que las diferencias en las abundancias observadas entre los muestreos diurnos y nocturnos también se reflejen en la estimación de otras funciones clave que desempeñan los erizos, como la herbivoría, dado que esta función depende también de la especie, el tamaño y la abundancia (Ogden y Lobel 1978, Lange y Perry 2019, Williams 2022). Futuras investigaciones serán necesarias para caracterizar las posibles variaciones, no solo en las tasas de erosión por erizos, sino también de herbivoría a lo largo de diferentes gradientes ambientales. Considerando el espectro funcional tan relevante de los erizos en los sistemas arrecifales, esta información contribuirá, de manera integral, a la implementación de estrategias de conservación y manejo (Molina-Hernández y Álvarez-Filip 2024), especialmente en localidades que han reportado aumentos en la abundancia de erizos (Myhre y Acevedo-Gutiérrez 2007, Vermeij et al. 2010, Keller 2011, Johnston et al. 2021).

Aunque se ha observado que los arrecifes en buen estado pueden soportar tasas de erosión altas (Hoey y Bellwood 2008), cualquier impacto que afecte los procesos de calcificación tendrá graves implicaciones para el equilibrio delicado entre la erosión y producción de CaCO₃, pudiendo provocar una transición abrupta a estados erosivos netos (Cornwall et al. 2021). Esto es particularmente relevante en sistemas arrecifales como Cayo Arenas, donde a pesar de no haberse documentado eventos de blanqueamiento masivo o enfermedades coralinas, cualquier suceso que resulte en mortalidades significativas de corales aumentará el impacto de la bioerosión por erizos, que podría llevar a desbalances inmediatos en las tasas de producción neta con consecuencias negativas a escala arrecifal. Un ejemplo de esto fue lo observado en los arrecifes del Pacífico oriental tropical, donde se estimó un aumento de hasta un 42% en la tasa de bioerosión por erizos después de un evento de mortalidad masiva de corales, lo que provocó una degradación generalizada de los arrecifes de la región (Alvarado et al. 2016).

En términos generales, nuestro estudio evidenció que el tamaño de las poblaciones de erizos es más grande de lo previamente reconocido y que estas tienen un alto potencial erosivo en el sistema arrecifal de Cayo Arenas, Banco de Campeche. Aún es necesario explorar en más detalle los factores ecológicos que pueden influir en esta circunstancia, como las zonas arrecifales, la heterogeneidad del sustrato arrecifal, los gradientes de profundidad, la cobertura de macroalgas y la presencia de depredadores naturales. Sin

embargo, es probable que la lejanía de la costa haya proporcionado a Cayo Arenas un cierto nivel de protección ante las amenazas antropogénicas directas, contribuyendo a la conservación de los arrecifes de coral y beneficiado indirectamente el hábitat de *D. antillarum*, manteniéndolo como el erizo erosionador más abundante en comparación con los de otros arrecifes del Golfo de México y el Caribe. Además, dado que la presión por pesca es relativamente baja debido a la lejanía de la costa (Ocaña et al. 2019), es posible que las interacciones ecológicas de depredación puedan incluso controlar las explosiones demográficas de erizos y, de esta manera, la presión de erosión en estos arrecifes. Sin embargo, aún es poca la información que se tiene al respecto en este arrecife y del resto del Banco de Campeche, por lo que es sumamente importante continuar e incentivar la investigación de largo plazo en este sistema. Con esto se puede generar información importante que permita comprender los procesos ecológicos, las respuestas a amenazas antropogénicas, los posibles mecanismos de recuperación de las poblaciones de erizos y sus funciones arrecifales importantes en otros arrecifes del Océano Atlántico, donde sus poblaciones continúan diezmasadas.

CONCLUSIONES

Cayo Arenas es un arrecife con una alta densidad de erizos erosionadores, cuya densidad fue más evidente durante la noche, cuando los erizos salen de sus refugios y resultan más fáciles de observar. Este patrón se observó en el sitio con mayor heterogeneidad arrecifal, y sobre todo con la especie *D. antillarum*, la cual fue la de mayor densidad poblacional. En este sistema arrecifal, los erizos aún están sujetos a condiciones naturales como la heterogeneidad del sustrato, la profundidad y los cambios ambientales (i.e., entre el día y la noche). Así mismo, estos organismos siguen desempeñando funciones geo-ecológicas, ya que evidencian un alto potencial de bioerosión dominado por *D. antillarum*. Es importante seguir monitoreando el sitio para entender la dinámica de las poblaciones de erizos y su posible interacción con depredadores naturales y variables geo-ecológicas ante los efectos del cambio climático en estos arrecifes remotos.

DECLARACIONES FINALES

Material suplementario

Este trabajo no incluye material suplementario.

Agradecimientos

Al equipo de *Caribbean Kraken*, y especialmente a Manuel Victoria, por todo el apoyo durante los muestreos durante la expedición a Cayo Arenas.

Fondos

Este estudio fue financiado por Proyecto PAPIT IG201323: “Dinámica de los presupuestos de carbonato arrecifal, grado de perturbación y priorización sistemática en un sistema arrecifal remoto del Golfo de México”. Elizabeth Cabrera Rivera recibió una beca de maestría de la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI, CVU 1249631).

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Contribuciones de autor

Conceptualización: LA-F, EC-R; Curación de datos: EC-R, EP-C, AM-H; Análisis formal: LA-F, EC-R; Adquisición de financiamiento: LA-F, RR-N; Investigación: LA-F, EC-R, AM-H, FM-M; Metodología: LA-F, EP-C, AM-H, FM-M, SG-G, AEM-V; Administración del proyecto: LA-F, RR-N; Recursos: LA-F, RR-N; Validación: LA-F, RR-N; Redacción—borrador original: LA-F, EC-R, AM-H, FM-M, RR-N, SG-G, EP-C; Redacción—revisión y edición: LA-F, EC-R, AM-H, FM-M, RR-N, SG-G, EP-C.

Disponibilidad de datos

Se pueden obtener los datos para este estudio a través del autor correspondiente bajo petición razonable.

Uso de herramientas de IA

Los autores no emplearon herramientas de inteligencia artificial en este trabajo.

REFERENCIAS

- Adams NL. 2001. UV radiation evokes negative phototaxis and covering behavior in the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Mar Ecol Prog Ser.* 213:87-95.
- Agisoft. 2024. Agisoft Metashape. v. 2.0.3. St. Petersburg (Russia): Agisoft LLC. <https://www.agisoft.com/>
- Alvarado JJ, Cortés J, Guzman H, Reyes-Bonilla H. 2016. Bioerosion by the sea urchin *Diadema mexicanum* along Eastern Tropical Pacific coral reefs. *Mar Ecol.* 37(5):1088-1102. <https://doi.org/10.1111/MAEC.12372>
- Bak RPM. 1994. Sea urchin bioerosion on coral reefs: place in the carbonate budget and relevant variables. *Coral Reefs.* 13:99-103. <https://dare.uva.nl/search?identifier=c4b3a598-4dc4-4671-aca6-0c660e9f1e80>
- Bodmer MDV, Wheeler PM, Anand P, Cameron SE, Hintikka S, Cai W, Borsok AO, Exton DA. 2021. The ecological importance of habitat complexity to the Caribbean coral reef herbivore *Diadema antillarum*: three lines of evidence. *Sci Rep.* 11(1):1-13. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-87232-9>

- Brown KT, Bender-Champ D, Achlatis M, van der Zande RM, Kubicek A, Martin SB, Castro-Sanguino C, Dove SG, Hoegh-Guldberg O. 2020. Habitat-specific biogenic production and erosion influences net framework and sediment coral reef carbonate budgets. *Limnol Oceanogr.* 66(2):349-365. <https://doi.org/10.1002/LNO.11609>
- Cabrera-Rivera E. 2022. Tasas de calcificación, erosión y balance de carbonatos en arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano [dissertation]. [Mexico]: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Carpenter RC. 1984. Predator and population density control of homing behavior in the Caribbean echinoid *Diadema antillarum*. *Marine Biology.* 82(1): 101-108. <https://doi.org/10.1007/BF00392768>
- Celaya-Hernández EV, Solís-Marín FA, Laguarda-Figuera A, Durán-González A de la L, Ruiz-Rodríguez T. 2008. Asociación a sustratos de los erizos regulares (Echinodermata: Echinoidea) en la laguna arrecifal de Isla Verde, Veracruz, México. *Rev Biol Trop.* 56(3):281-295. <https://doi.org/10.15517/RBTV56I3.27144>
- Chave KE, Smith SV, Roy KJ. 1972. Carbonate production by coral reefs. *Mar Geol.* 12(2):123-140. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(72\)90024-2](https://doi.org/10.1016/0025-3227(72)90024-2)
- Chávez EA, Tunnell JW, Withers K. 2007. Reef zonation and ecology: Veracruz Shelf and Campeche Bank. In: JW Tunnell, Chávez EA, Withers K (eds.), *Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico*. Texas (USA): Texas A&M University Press. p. 88-129.
- Chiappone M, Rutten LM, Miller, SL, Swanson DW. 2013. Recent trends (1999–2011) in population density and size of the echinoid *Diadema antillarum* in the Florida Keys. *Florida Acad Sci, Inc.* 76(1):23-35. <https://www.jstor.org/stable/24321897>
- Chiappone M, Swanson DW, Miller SL. 2002. Density, spatial distribution and size structure of sea urchins in Florida Keys coral reef and hard-bottom habitats. *Mar Ecol Progr Ser.* 235:117-126. <https://doi.org/10.3354/MEPS235117>
- Cornwall CE, Comeau S, Kornder NA, Perry CT, van Hoooidonk R, DeCarlo TM, Pratchett MS, Anderson KD, Browne N, Carpenter R, et al. 2021. Global declines in coral reef calcium carbonate production under ocean acidification and warming. *Proc Natl Acad Sci USA.* 118(21):1-10. <https://doi.org/10.1073/pnas.2015265118>
- Crawley MJ. 2005. *Statistical Modelling*. In: Crawley MJ (ed.), *Statistics: An Introduction Using R*. West Sussex (England): John Wiley & Sons, Ltd. p. 103-124.
- Dunn RP, Altieri AH, Miller K, Yeager ME, Hovel KA. 2017. Coral identity and structural complexity drive habitat associations and demographic processes for an increasingly important Caribbean herbivore. *Mar Ecol Prog Ser.* 577:33-47. <https://doi.org/10.3354/MEPS12230>
- Durán-González A, Laguarda-Figuera A, Solís-Marín FA, Sánchez BEB, Ahearn CG, Torres-Vega J. 2005. Equinodermos (Echinodermata) de las aguas mexicanas del Golfo de México. *Rev Biol Trop.* 53(3):53-68. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/26666>
- [ESRI] Environmental Systems Research Institute. 2017. *ArcGIS* (10.6): ESRI.
- Glynn PW, Manzello DP. 2015. Bioerosion and coral reef growth: A dynamic balance. In: Birkeland C (ed.), *Coral Reefs in the Anthropocene*. Dordrecht (Netherlands): Springer. p. 67-97. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7249-5_4
- González-Azcárraga A. 2009. Estructura de las asociaciones y diversidad morfológica de erizos de mar (Echinoidea) en los parques nacionales Sistema Arrecifal Veracruzano y Arrecifes de Cozumel, México [dissertation]. [Mexico]: Universidad Nacional Autónoma de México. 87 p.
- Griffin SP, García RP, Weil E. 2003. Bioerosion in coral reef communities in southwest Puerto Rico by the sea urchin *Echinometra viridis*. *Mar Biol.* 143(1):79-84. <https://doi.org/10.1007/S00227-003-1056-1>
- Hernández-Landa RC, Barrera-Falcon E, Rioja-Nieto R. 2020. Size-frequency distribution of coral assemblages in insular shallow reefs of the Mexican Caribbean using underwater photogrammetry. *PeerJ.* 8(4):e8957. <https://doi.org/10.7717/peerj.8957>
- Hoey AS, Bellwood DR. 2008. Cross-shelf variation in the role of parrotfishes on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs.* 27(1): 37-47. <https://doi.org/10.1007/S00338-007-0287-X>
- Horta-Puga G, Tello-Musi JL, Córdova-Morales AD, Gutiérrez-Carrillo GA, Gutiérrez-Martínez JF, Morales-Aranda AA. 2017. Sistema Arrecifal Veracruzano: condición actual y programa permanente de monitoreo: Segunda etapa. Technical report, No 2.
- Hughes TP, Graham NAJ, Jackson JBC, Mumby PJ, Steneck RS. 2010. Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends Ecol Evol.* 25(11):633-642. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.07.011>
- Human P, Deloach N. 2002. *Reef fish identification, Florida, Caribbean, Bahamas*. Florida (USA): New World Publications Inc. 512 p.
- Hutchings P. 2011. Bioerosion. In: Hopley D. (ed.), *Encyclopedia of Modern Coral Reefs: Structure, Form and Process*. Dordrecht (The Netherlands): Springer Science & Business Media. p. 139-156.
- Johnston MA, O'Connell K, Blakeway RD, MacMillan J, Nuttall MF, Hu X, Embesi JA, Hickerson EL, Schmahl GP. 2021. Long-Term Monitoring at East and West Flower Garden Banks: 2019 Annual Report. Galveston (USA): National Oceanic and Atmospheric Administration. Technical report, No. 28744. <https://doi.org/10.25923/3Z81-Z829>
- Jorgensen P, Espinoza-Ávalos J, Bahena-Basave H. 2008. High population density survival of the sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi 1845) to a category 5 hurricane in southern Mexican Caribbean. *Hidrobiológica.* 18(3):257-260. <https://www.redalyc.org/pdf/578/57822408009.pdf>
- Keller J. 2011. Recovery of the long-spine sea urchin, *Diadema antillarum*, in Discovery Bay, Jamaica, 27 years after its mass mortality [dissertation]. [USA]: Coastal Carolina University. 20 p.
- Kuffner IB, Toth LT, Hudson JH, Goodwin WB, Stathakopoulos A, Bartlett LA, Whitcher EM. 2019. Improving estimates of coral reef construction and erosion with in situ measurements. *Limnol Oceanogr.* 64(5):2283-2294. <https://doi.org/10.1002/lno.11184>
- Lang, JC, Marks, K, Kramer, PA, Kramer, PR, Ginsburg, RN. (2010). *AGRA protocols v. 5.4* [accessed 2024 09 23]. https://www.researchgate.net/publication/265148106_Agrra_protocols_version_54.
- Lange ID, Perry CT. 2019. Bleaching impacts on carbonate production in the Chagos Archipelago: influence of functional coral groups on carbonate budget trajectories. *Coral Reefs.* 38(4):619-624. <https://doi.org/10.1007/S00338-019-01784-x>
- Lara M, Padilla C, García C, Espejel JJ. 1992. Coral Reef of Veracruz Mexico I. Zonation and Community. *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium*, 22–27 June 1992 vol. 1. Mangilao (Guam): ICRS. p. 535-544.
- Lee SC, Hessen D. 2006. Habitat Complexity and Consumer-Mediated Positive Feedbacks on a Caribbean Coral Reef. *Oikos:* 112(2):442-447. <https://www.jstor.org/stable/3548682>
- Lessios HA. 2016. The great *Diadema antillarum* die-off: 30 years later. *Annu Rev Mar Sci.* 8:267-283. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-122414-033857>

- Lessios HA, Robertson DR, Cubit JD. 1984. Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science*. 226(4672):335-337. <https://doi.org/10.1126/science.226.4672.335>
- Levitan DR, Best RM, Edmunds PJ. 2023. Sea urchin mass mortalities 40 y apart further threaten Caribbean coral reefs. *Proc Natl Acad Sci USA*. 120(10):e2218901120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2218901120>
- Logan BW, Bass MN, Cebulski DE, McBirney AR. 1969. Carbonate sediments and reefs, Yucatan shelf, Mexico. In: McBirney AR (ed.), *Tectonic Relations of Northern Central America and the Western Caribbean-The Bonacca Expedition and Other Papers on Florida and British Honduras*. Oklahoma (USA): American Association of Petroleum Geologists. p. 1-96
- McPherson BF. 2018. Contributions to the biology of the sea urchin *Euclidaris tribuloides* (Lamarck). *Bull Mar Sci*. 18(2):400-444. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/1968/00000018/00000002/art00008#>
- Mills SC, Peyrot-Clausade M, France Fontaine M. 2000. Ingestion and transformation of algal turf by *Echinometra mathaei* on Tiahura fringing reef (French Polynesia). *J Exp Mar Biol Ecol*. 254(1):71-84. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00264-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00264-1)
- Molina-Hernández A, Álvarez-Filip L. 2024. Incorporating parrotfish bioerosion into the herbivory paradigm of coral reef resilience. *Conserv Lett*. 17:e13058. <https://doi.org/10.1111/CONL.13058>
- Molina-Hernández A, González-Barríos FJ, Perry CT, Álvarez-Filip L. 2020. Two decades of carbonate budget change on shifted coral reef assemblages: are these reefs being locked into low net budget states? *Proc R Soc B*. 287:1-9. <https://doi.org/10.1098/RSPB.2020.2305>
- Molina-Hernández A, Medellín-Maldonado F, Lange ID, Perry CT, Álvarez-Filip L. 2022. Coral reef erosion: In situ measurement on different dead coral substrates on a Caribbean reef. *Limnol Oceanogr*. 67(12):2734-2749. <https://doi.org/10.1002/LNO.12234>
- Morales-Quijano I, Cruz-Francisco V de la, González-González M, Argüelles-Jiménez J. 2017. Diversidad y abundancia de los equinodermos y su relación con la cobertura bentónica del arrecife Enmedio, Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan, México. *Rev Cien Mar Cost*. 9(2):51-74. <https://doi.org/10.15359/revmar.9-2.3>
- Myhre S, Acevedo-Gutiérrez A. 2007. Recovery of sea urchin *Diadema antillarum* populations is correlated to increased coral and reduced macroalgal cover. *Mar Ecol Prog Ser*. 329:205-210. <https://doi.org/10.3354/MEPS329205>
- Nuttall MF, Somerfield PJ, Sterne TK, MacMillan JT, Embesi JA, Hickerson EL, Johnston MJ, Schmahl GP, Sinclair J. 2020. Stetson Bank Long-Term Monitoring: 1993-2015. Galveston (USA): National Oceanic and Atmospheric Administration [NOAA]. Technical report, No. 13934. <https://repository.library.noaa.gov/view/noaa/13934>
- Ocaña FA, Pech D, Simões N, Hernández-Ávila I. 2019. Spatial assessment of the vulnerability of benthic communities to multiple stressors in the Yucatan Continental Shelf, Gulf of Mexico. *Ocean Coast Manag*. 181:104900. <https://doi.org/10.1016/J.OCECOAMAN.2019.104900>
- Ogden JC, Lobel PS. 1978. The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Environ Biol Fishes*. 3(1):49-63. <https://doi.org/10.1007/BF00006308>
- Perry CT. 2011. Carbonate budgets and reef framework accumulation. In: Hopley D (ed.), *Encyclopedia of Earth Sciences Series: Vol. Part 2*. Dordrecht (Netherlands): Springer. p. 185-190. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2639-2_53
- Perry CT, Alvarez-Filip L, Graham NAJ, Mumby PJ, Wilson SK, Kench PS, Manzello DP, Morgan KM, Slangen ABA, Thomson DP, et al. 2018. Loss of coral reef growth capacity to track future increases in sea level. *Nature*. 558(7710): 396-400. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0194-z>
- Perry CT, Alvarez-Filip L. 2019. Changing geo-ecological functions of coral reefs in the Anthropocene. *Funct Ecol*. 33(6):976-988. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13247>
- Perry CT, Lange ID. 2019. ReefBudget: Methodology Caribbean v. 2: online resource and methodology. Exeter (UK): University of Exeter; [accessed 2024 09 23]. <http://geography.exeter.ac.uk/reefbudget/>
- Perry CT, Lange ID, Stuhler M. 2023. Quantifying reef-derived sediment generation: Introducing the SedBudget methodology to support tropical coastline and island vulnerability studies. *Cambridge Prisms: Coastal Futures*. 1:e26. <https://doi.org/10.1017/CFT.2023.14>
- Perry CT, Murphy GN, Kench PS, Edinger EN, Smithers SG, Steneck RS, Mumby PJ. 2014. Changing dynamics of Caribbean reef carbonate budgets: emergence of reef bioeroders as critical controls on present and future reef growth potential. *Proc R Soc B*. 281(1796). <https://doi.org/10.1098/RSPB.2014.2018>
- R Core Team. 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing v. 2023.12.0. R Foundation for Statistical Computing. Viena (Austria). <https://www.R-project.org/>
- Sanvicente-Añorve L, Zavala-Hidalgo J, Allende-Arandía ME, Hermoso-Salazar M. 2014. Connectivity patterns among coral reef systems in the southern Gulf of Mexico. *Mar Ecol Prog Ser*. 498:27-41. <https://doi.org/10.3354/MEPS10631>
- Schönberg CHL, Fang JKH, Carreiro-Silva M, Tribollet A, Wisshak M. 2017. Bioerosion: the other ocean acidification problem. *ICES J Mar Sci*. 74(4):895-925. <https://doi.org/10.1093/ICESJMS/FSW254>
- Scoffin T, Stearn C, Boucher D, Frydl P, Hawkins C, Hunter I, MacGeechay J. 1980. Calcium carbonate budget of a fringing reef on the west coast of Barbados. II. Erosion, sediments and internal structure. *Bull Mar Sci*. 30(2):475-580.
- Sellers AJ, Casey LO, Burge EJ, Koepfler ET. 2010. Population Growth and Distribution of *Diadema antillarum* at Discovery Bay, Jamaica. *Open Mar Biol J*. 3(1):105-111. <https://doi.org/10.2174/1874450800903010105>
- Sheppard CRC, Davy SK, Pilling GM, Graham NAJ. 2018. The main reef builders and space occupiers. In: Sheppard CRC, Davy SK, Pilling GM, Graham NAJ (eds.), *The Biology of Coral Reefs*. 2nd ed. Oxford (UK): Oxford University Press. p. 35-67. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198787341.003.0002>
- Shulman MJ. 2020. *Echinometra* sea urchins on Caribbean coral reefs: Diel and lunar cycles of movement and feeding, densities, and morphology. *J Exp Mar Biol Ecol*. 530-531:151430. <https://doi.org/10.1016/J.JEMBE.2020.151430>
- Smith JE, Flukes E, Keane JP. 2024. The risky nightlife of undersized sea urchins. *Mar Freshwater Res*. 75(3):1-7. <https://doi.org/10.1071/MF23189>
- Solis-Marín FA, Honey-Escandón MBI, Herrero-Perezrul MD, Benitez-Villalobos F, Díaz-Martínez JP, Buitrón-Sánchez BE, Palleiro-Nayar JS, Durán-González A. 2013. The echinoderms of Mexico: biodiversity, distribution and current state of knowledge. In: Alvarado J, Solis-Marín F (eds.), *Echinoderm Research and Diversity in Latin America*. Berlin (Germany): Springer. p. 11-65. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20051-9_2
- Tunnell Jr. JW, Chávez EA. 2013. Coral reef management and conservation in the southern Gulf of Mexico. In: Day JW, Yáñez-Arancibia A (eds.), *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota, Volume 4: Ecosystem-Based Management*. 1st ed. Texas (USA): Texas A&M University Press. p. 305-318.

- Tuohy E, Wade C, Weil E. 2020. Lack of recovery of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* Philippi in Puerto Rico 30 years after the Caribbean-wide mass mortality. *Aquat Biol.* <https://doi.org/10.7717/PEERJ.8428/SUPP-2>
- Tuya F, Martin JA, Luque A. 2004. Patterns of nocturnal movement of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi) in Gran Canaria (the Canary Islands, central East Atlantic Ocean). *Helgol Mar Res.* 58(1):26-31. <https://doi.org/10.1007/s10152-003-0164-0>
- Vázquez-Bader AR, Laguarda-Figueras A, Gracia A, Solís-Marín FA, Celaya-Hernández EV, Durán-González A. 2008. Seasonal changes in the density and species composition of the epifaunal echinoderms recorded from the southwestern Gulf of Mexico. *Rev Biol Trop.* 56(S3):297-310. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/27145>
- Vermeij MJA, van Moorselaar I, Engelhard S, Hörnlein C, Vonk SM, Visser PM. 2010. The effects of nutrient enrichment and herbivore abundance on the ability of turf algae to overgrow coral in the Caribbean. *PLOS ONE.* 5(12):e14312. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0014312>
- Williams SM. 2022. The reduction of harmful algae on Caribbean coral reefs through the reintroduction of a keystone herbivore, the long-spined sea urchin *Diadema antillarum*. *Restor Ecol.* 30(1):e13475. <https://doi.org/10.1111/REC.13475>
- Young MAL, Bellwood DR. 2011. Diel patterns in sea urchin activity and predation on sea urchins on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs.* 30(3):729-736. <https://doi.org/10.1007/S00338-011-0754-2>

Este artículo forma parte de un número especial de *Ciencias Marinas* que comprende artículos seleccionados del "XII Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos y III Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos" de 2024 celebrado en Ensenada, Baja California, México.

Aclimatación fisiológica de *Porites panamensis* (Scleractinia: Poritidae) en condiciones marginales de alta latitud

[Alexis E Trejo-Estrada](#)¹, [Clara E Galindo-Sánchez](#)^{1*}, [Alma P Rodríguez-Troncoso](#)², [Rafael A Cabral-Tena](#)³, [Luis E Calderón-Aguilera](#)³, [Lorena M Durán-Riveroll](#)^{4,5}, [Oscar E Juárez](#)⁶

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 17 de junio de 2024

Aceptado 12 de febrero de 2025

Publicado 11 de abril de 2025

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3507>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: cgalindo@cicese.mx

- Departamento de Biotecnología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, 22860 Ensenada, Baja California, México.
- Departamento de Ciencias Biológicas, Centro Universitario de la Costa-Universidad de Guadalajara, 48280 Puerto Vallarta, Guadalajara, México.
- Departamento de Ecología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, 22860 Ensenada, Baja California, México.
- Departamento de Biotecnología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, 22860 Ensenada, Baja California, México.
- Programa de Investigadoras e Investigadores por México, Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación, Ciudad de México, México.
- Programa de Acuicultura, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., Instituto Politécnico Nacional, 23096 La Paz, Baja California Sur, México.

RESUMEN. Los corales hermatípicos que habitan altas latitudes afrontan condiciones ambientales subóptimas asociadas con cambios estacionales. En el centro del Golfo de California habita el coral *Porites panamensis* que está aclimatado a la eutrofización, la baja disponibilidad de luz y a amplias fluctuaciones en la temperatura superficial del mar (TSM). Los cambios fisiológicos involucrados en su umbral de resistencia están asociados a su plasticidad fenotípica. En este estudio se evaluó la respuesta interanual de aclimatación de *P. panamensis* en las temporadas cálidas y frías del 2022 y 2023 utilizando los marcadores fisiológicos de la densidad de endosimbiontes, la concentración de clorofila *a* (Cl *a*), así como el contenido total de lípidos en el tejido coralino. Además, se compararon datos de TSM, Cl *a*, carbono orgánico particulado (COP) y el coeficiente de atenuación difusa (K_d490) entre temporadas. Los resultados indicaron una diferencia significativa en la densidad de endosimbiontes entre temporadas (temporada fría: $\sim 4 \times 10^6$ células \cdot cm⁻²; temporada cálida: $\sim 2 \times 10^6$ células \cdot cm⁻²) y un incremento en la concentración de Cl *a* durante la temporada cálida del 2023. Observamos un incremento significativo en el contenido total de lípidos en la temporada cálida del 2023, posiblemente debido a la alta concentración de Cl *a* y COP durante todo el año (2022: 4.47 ± 1.75 mg \cdot m⁻³; 2023: 403.3 ± 132.2 mg \cdot m⁻³), que sugiere la existencia de potencial alimento todo el año para *P. panamensis*. Nuestros resultados indican que *P. panamensis* se aclimata a los cambios de temperatura y turbidez. Sugerimos que la regulación de la mixotrofia podría ser una estrategia clave de *P. panamensis* para afrontar las condiciones ambientales fluctuantes. La habilidad de alternar entre diferentes vías nutricionales con base en los cambios ambientales estacionales podría permitirle a *P. panamensis* distribuirse a través del Pacífico Oriental Tropical y habitar regiones subóptimas para el desarrollo coralino.

Palabras clave: corales marginales, plasticidad fenotípica, heterotrofia coralina, aclimatación, cambios estacionales.

INTRODUCCIÓN

El estudio de los corales hermatípicos se ha enfocado en los ecosistemas tropicales, donde las condiciones son oligotróficas, sin turbidez y térmicamente estables

(Hoegh-Guldberg 2011, Soares 2020). Sin embargo, se han documentado comunidades coralinas que habitan en subóptimas condiciones en todo el mundo (e.g., alta turbidez y altas tasas de sedimentación, eutrofización, amplios cambios de temperatura y bajo pH), lo cual sugiere que estas comunidades

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3507>



Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](#), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

poseen una mayor capacidad para tolerar condiciones subóptimas (Camp et al. 2018, Burt et al. 2020, Soares 2020).

Las comunidades coralinas marginales son distintas ecológicamente en comparación con los arrecifes tropicales; en ellas se muestra una menor diversidad de especies, no existe formación de matriz arrecifal y la cobertura coralina está representada por especies con amplia tolerancia (Perry y Larcombe 2003, Browne y Bauman 2023, Schoepf et al. 2023). Con base en lo anterior, se ha generado la hipótesis de que estas comunidades tienen el potencial para enfrentar condiciones estresantes a nivel local y regional y, por consiguiente, afrontar los efectos del cambio climático (Perry y Larcombe 2003, Schoepf et al. 2023).

Se ha predicho que el cambio climático será multifactorial, lo cual podría afectar negativamente a los arrecifes de coral de diferentes maneras (Veron et al. 2009); por ejemplo, podría incrementar los eventos de blanqueamiento coralino (i.e., la pérdida del endosimbionte fotosintético) y, eventualmente, degradar los ecosistemas arrecifales. Lo anterior, podría provocar la pérdida de los servicios ecológicos y económicos que los arrecifes proveen a la humanidad (Veron et al. 2009, Oliver et al. 2018, Sully et al. 2019). Actualmente, existen comunidades coralinas marginales que habitan condiciones ambientales similares a las condiciones predichas de cambio climático, lo cual nos permitiría evaluar a priori cómo podrían responder los corales a los futuros cambios ambientales y como podrían afrontar condiciones subóptimas (Perry y Larcombe 2003, Camp et al. 2018, Schoepf et al. 2023).

El Golfo de California (GC) representa el límite de distribución nororiental de los corales hermatípicos en la región del Pacífico Oriental Tropical (Glynn y Ault 2000). Bahía de los Ángeles (BLA) se encuentra localizada en la región central del GC, cerca de la Región de las Grandes Islas, y es considerada como un ambiente de alta latitud para las comunidades coralinas (29° N). Se han reportado 13 especies coralinas en BLA, de las cuales 2 son hermatípicas (*Porites panamensis* y *Porites sverdrupi*), y 11 son ahermatípicas (Reyes-Bonilla et al. 2007). La comunidad coralina de BLA no es capaz de formar una matriz arrecifal debido a las extremas bajas temperaturas durante la temporada fría, la alta turbidez y la alta productividad (Reyes-Bonilla et al. 2007). Un estudio previo en BLA reportó que *P. panamensis* colonizó áreas rocosas con una cobertura media de 2.5% (Halfar et al. 2005).

La amplia distribución latitudinal de *P. panamensis* se extiende desde el ecuador (−0.26 °S) hasta el norte del GC (31° N) (Glynn et al. 1994, Reyes-Bonilla et al. 2007), e incluso esta especie está presente en condiciones subóptimas, tales como ventilas de CO₂, estuarios y altas latitudes (Norzagaray-López et al. 2015, Zapata y Lozano-Cortés 2015, Oporto-Guerrero et al. 2018). *Porites panamensis* muestra una menor susceptibilidad ante anomalías térmicas en comparación con otras especies coralinas distribuidas en el Pacífico Oriental Tropical. Por ejemplo, el evento de El Niño 1997-1998 desencadenó un evento de blanqueamiento masivo que causó una mortalidad del 90% de cobertura de

Pocillopora spp., pero en *P. panamensis* solamente fue el 50% (Carriquiry et al. 2001, Reyes-Bonilla 2001). Además, Reyes-Bonilla et al. (2002) reportaron un evento de blanqueamiento generalizado que fue causado por La Niña 1998-1999, el cual causó una mayor mortalidad de *Pocillopora* spp. que otros taxones coralinos, incluido *Porites* sp.

Los marcadores fisiológicos como la densidad de endosimbiontes, la concentración de pigmentos y el contenido total de lípidos son utilizados comúnmente para evaluar la salud coralina. Por ejemplo, cuantificar las reservas energéticas nos permite entender su aclimatación a una escala local y temporal, así como entender las respuestas ante eventos de estrés en diferentes taxones coralinos (Kemp et al. 2014, Nielsen et al. 2018, Martínez-Castillo et al. 2020, Chapron et al. 2022). *Porites panamensis* ha desarrollado diferentes estrategias fisiológicas que le permiten aclimatarse exitosamente a condiciones ambientales locales y regionales del Pacífico Oriental Tropical (Martínez-Castillo et al. 2020, Santiago-Valentín et al. 2023). Sin embargo, la respuesta fisiológica de *P. panamensis* ante las condiciones subóptimas de BLA permanece desconocida, a pesar de que en esta área se ha registrado una menor calcificación (Cabral-Tena et al. 2013, Norzagaray-López et al. 2015) y una alta tasa de reclutamiento, lo cual contrasta con su conespecífico tropical (Tejada-Begazo et al. 2022); lo anterior demuestra la habilidad de *P. panamensis* para afrontar con condiciones subóptimas.

El objetivo principal de este estudio es describir los cambios fisiológicos involucrados en la aclimatación de *P. panamensis* en condiciones ambientales subóptimas en BLA. Nuestra hipótesis es que presentará una aclimatación estacional con un alto contenido de lípidos, una alta densidad de endosimbiontes y baja concentración de clorofila *a* durante la temporada fría en contraste con la temporada cálida. Este estudio contribuye a los esfuerzos actuales por entender la plasticidad fisiológica de las comunidades coralinas marginales y los mecanismos fisiológicos responsables de la amplia tolerancia de *P. panamensis*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se encuentra en el sureste de Isla La Llave dentro de BLA, en la región central del GC (Fig. 1). Esta área se caracteriza por tener amplias fluctuaciones en la temperatura superficial del mar (TSM), que va desde ~14 °C a ~34 °C, y ser eutrófica debido a la mezcla vertical en el Canal de Ballenas, la cual es causada por cambios de marea y la compleja batimetría (Álvarez-Borrego 2007, Torres-Delgado et al. 2013). Además, los vientos provenientes del noroeste en invierno y del suroeste en verano generan condiciones de surgencia a lo largo de la costa este de la bahía (Martínez-Fuentes et al. 2022) que resultan en una alta productividad, agua eutrófica y condiciones turbias (Halfar et al. 2005, Ledesma-Vázquez et al. 2009, Torres-Delgado

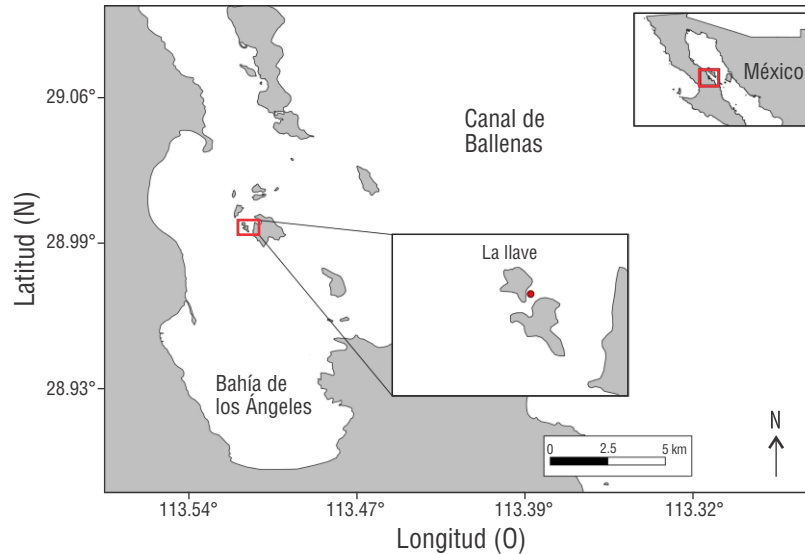


Figura 1. Área de estudio de Isla La Llave, Bahía de los Ángeles, el centro-oriental del Golfo de California. El sitio de recolecta está indicado con el punto rojo.

et al. 2013, Martínez-Fuentes et al. 2022). Las condiciones oceanográficas del Canal de Ballenas afectan fuertemente las condiciones fisicoquímicas de BLA, debido a canales que facilitan el transporte de agua eutrófica y acidificada a la bahía (Amador-Buenrostro et al. 1991, Martínez-Fuentes et al. 2022). Bahía de los Ángeles posee 2 temporadas bien definidas: la temporada fría, que abarca de diciembre a mayo, la cual está caracterizada por una baja TSM y una alta concentración de nitratos, y la temporada cálida, que abarca de junio a noviembre, que posee una alta TSM y baja concentración de nitratos (Martínez-Fuentes et al. 2022).

Muestreo en campo

Se realizaron 2 campañas de muestreo durante la temporada fría (marzo del 2022 y marzo del 2023) y 2 campañas de muestreo en la temporada cálida (octubre del 2022 y agosto del 2023). Se seleccionaron aleatoriamente colonias sanas en la zona de estudio, de las cuales se recolectaron (5-10 m de profundidad) fragmentos coralinos (2 cm de longitud [marzo 2022: $n = 15$; octubre 2022: $n = 30$; marzo 2023: $n = 30$; agosto: $n = 30$]). El muestreo de los fragmentos se realizó por triplicado. Todas las muestras fueron fijadas individualmente con una solución al 10% de formaldehído en agua de mar filtrada, transportadas al laboratorio y almacenadas a temperatura ambiente (~ 20 °C) hasta su procesamiento.

Caracterización ambiental

Para caracterizar las condiciones ambientales del agua en el área de estudio, se utilizaron la TSM, el coeficiente de atenuación difusa (K_d490), como indicador de turbidez, la clorofila *a* (*Chl a*), como un indicador de concentración de nutrientes y

producción primaria, y carbono orgánico particulado (COP) como indicador de productividad. Cada punto de los datos representa el promedio de mediciones de cada 8 días (resolución de 4 km²). Adicionalmente, obtuvimos datos históricos de TSM desde 2002 al 2024 para evaluar el efecto de El Niño en BLA. Todos los datos fueron descargados del satélite AquaMODIS Giovanni online data system (GIOVANNI 2024). Estos datos fueron utilizados para correlacionar las respuestas fisiológicas con las condiciones ambientales.

Marcadores fisiológicos

Densidad de endosimbiontes y concentración de clorofila a

Las muestras fueron lavadas con agua de mar filtrada (AMF) y descalcificadas con ácido acético 10% por ~ 16 h. El área exacta del tejido descalcificado fue calculada con el programa ImageJ (Abràmoff et al. 2004). El tejido fue homogeneizado en 1 mL de AMF a través de 2 ciclos de sonicación (15 s cada uno), con un tiempo intermedio de descanso de 15 s utilizando una amplitud de 70% (Q500, QSONICA, SONICATORS, Newtown, EE. UU.). Las muestras fueron diluidas (1:10) con AMF, teñida con Lugol y se realizaron conteos de los simbiontes con un hematocitómetro (8 conteos por muestra) utilizando un microscopio Motic BA310E (Motic, Hong Kong, China). Los conteos fueron normalizados a 1 cm² y reportados como células·cm⁻².

Los pigmentos de los endosimbiontes fueron extraídos de 200 μ L de tejido previamente homogeneizado con AMF. Antes de la extracción de pigmentos, las muestras fueron centrifugadas a $1,500 \times g$ durante 5 min para eliminar el sobrenadante. Los residuos de sal fueron limpiados agregando 1 mL de agua MiliQ a la muestra y fue centrifugada

con las mismas condiciones mencionadas anteriormente. Una vez que el tejido se centrifugó, se eliminó el sobrenadante e inmediatamente el tejido fue resuspendido con un pistilo de plástico en 1 mL de metanol 100% y se incubó a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ en oscuridad durante 24 h. La Cl *a* fue cuantificada con espectrofotometría y estimada siguiendo la ecuación de Parsons et al. (1984) con corrección del blanco de turbidez:

$$\text{Clorofila } a = 11.85(E_{664}) - 1.54(E_{647}) - (E_{630}), \quad (1)$$

donde E es el valor de absorbancia de cada longitud de onda corregido con el blanco. La concentración de Cl *a* fue normalizada por célula. Las estimaciones están expresadas en picogramos (pg) de Cl *a*·célula $^{-1}$.

Contenido de lípidos totales

Los lípidos se extrajeron siguiendo el método de Folch et al. (1956) con modificaciones realizadas por Rodríguez-Troncoso et al. (2010). En breve, 0.15 g de tejido coralino fue lavado con agua destilada y secados durante 24 h a $60\text{ }^{\circ}\text{C}$. Los lípidos fueron extraídos con una solución de cloroformo:metanol en proporción 2:1. La precipitación se realizó con KCl 8%; posteriormente, se realizaron lavados con una solución de metanol:agua en proporción 1:1, se mezcló con vórtex y se decantó el sobrenadante. El cloroformo se evaporó en una estufa a $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ durante 12 h. Finalmente, se pesaron los lípidos y se expresaron como gramos de lípidos por gramo de tejido seco (g de lípido·g $^{-1}$ TS). Todos los indicadores fisiológicos fueron expresados como media \pm desviación estándar (DE).

Análisis estadístico

Los datos fisiológicos y los datos ambientales no presentaron normalidad u homogeneidad de varianzas. Por lo anterior, se realizaron las pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis ($\alpha = 0.05$) y las pruebas pareadas de Dunn ($\alpha = 0.05$) y ajustes del valor de P de Bonferroni para evaluar las diferencias estadísticas entre los indicadores y las variables ambientales entre las temporadas. Debido a la alta variación del K_d490 , Cl *a* y COP, y por su falta una tendencia estacional clara (Fig. S1), sólo realizamos análisis de correlación de Spearman de la TSM con los indicadores fisiológicos. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el software estadístico R v. 4.1.3 (R Core Team 2022). Las pruebas pareadas de Dunn fueron llevadas a cabo con la paquetería 'FSA' (v. 0.9.5). Los gráficos fueron realizados en GraphPad Prism v. 5.00 (GraphPad Software, La Jolla, EE. UU.).

RESULTADOS

Caracterización ambiental

La TSM fluctuó alrededor de los $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ entre la temporada cálida y la fría (Fig. 2a). Las temperaturas más cálidas

se observaron entre julio y septiembre ($29.42 \pm 1.24\text{ }^{\circ}\text{C}$) y las temperaturas más frías entre diciembre y marzo ($16.1 \pm 1.04\text{ }^{\circ}\text{C}$). El análisis de Kruskal-Wallis indicó que las diferencias significativas en la TSM se presentaron entre temporadas ($H = 64.65$, $P = 0.003$) (Fig. S1a). Las comparaciones de Dunn revelaron diferencias significativas entre las temporadas frías y cálidas ($P < 0.001$) (Table S1). El K_d490 tuvo amplia variación durante todo el año, pero con picos máximos en febrero, abril y agosto del 2022 y febrero, marzo, abril y noviembre del 2023 (Fig. 2b). Sin embargo, no hubo diferencias significativas entre temporadas ($H = 6.3436$, $P = 0.09$) (Fig. S1b). La Cl *a* ambiental exhibió una alta variación en el tiempo (Fig. 2c) con picos más altos en febrero y abril del 2022 y un pico mayor en noviembre del 2023. El valor promedio de Cl *a* se encontró entre 3.7 a $6.6\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$, pero no se encontraron diferencias significativas ($H = 5.4722$, $P = 0.14$; Fig. S1c). El carbono orgánico particulado mostró, de igual forma, amplias fluctuaciones durante el año (Fig. 2d), con una mayor concentración en los meses de febrero, abril y agosto del 2022 y en enero, febrero, noviembre y diciembre del 2023. No obstante, las concentraciones de COP permanecieron por encima de $200\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ durante todos los meses. El análisis de Kruskal-Wallis indicó diferencias significativas entre las 2 temporadas, y la prueba de Dunn reveló una diferencia significativa entre la temporada cálida del 2023 y la temporada fría del 2023 ($H = 11.29$, $P = 0.01$) (Fig. S1d) y una diferencia significativa entre la temporada cálida del 2022 y la temporada fría del 2023 ($Z = -2.74$, $P = 0.03$) (Tabla S1).

Densidad de endosimbiontes y clorofila *a*

La densidad de endosimbiontes fue ~ 2 veces mayor en las temporadas frías ($3.6 \times 10^6 \pm 1.04 \times 10^6$ células·cm $^{-2}$) comparadas con las temporadas cálidas ($1.7 \times 10^6 \pm 0.7 \times 10^6$ células·cm $^{-2}$) en ambos años (Fig. 3a). La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas ($H = 55.3$, $P < 0.001$) en la densidad de endosimbiontes entre temporadas, y la comparación por pares reveló diferencias significativas ($P < 0.001$) (Table S2) entre las temporadas cálidas y frías. Se encontró que la concentración de Cl *a* de endosimbiontes (Fig. 3b) oscilaba entre $1.3\text{ pg}\cdot\text{célula}^{-1}$ (temporada cálida) y $2.6\text{ pg}\cdot\text{célula}^{-1}$ (temporada fría). Se observaron diferencias significativas en la Cl *a* entre temporadas ($H = 24.60$, $P < 0.001$) y se detectó un incremento significativo durante la temporada cálida del 2023 comparada con la temporada cálida del 2022 ($Z = -3.99$, $P < 0.001$) (Table S2) y la temporada fría del 2023 ($Z = 4.61$, $P < 0.001$).

Contenido de lípidos totales

El promedio del contenido total de lípidos en *P. panamensis* osciló entre $0.22 \pm 0.11\text{ g}$ de lípido·g $^{-1}$ TS y $0.41 \pm 0.16\text{ g}$ de lípido·g $^{-1}$ TS en la temporada cálida y fría, respectivamente. Se observaron diferencias significativas con la prueba de Kruskal-Wallis entre temporadas ($H = 17.66$, $P < 0.001$),

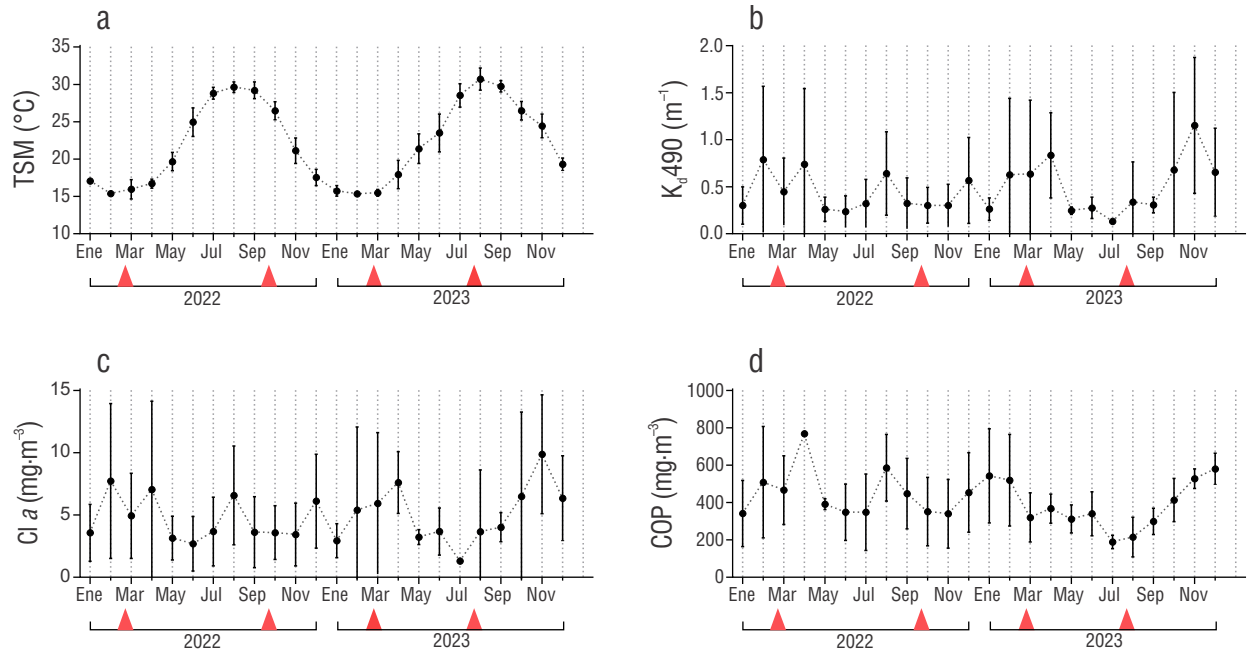


Figura 2. Caracterización ambiental de los años de muestreo. Temperatura superficial del mar (TSM) (a), coeficiente de atenuación difusa (K_d490) (b), concentración de clorofila *a* (Cl *a*) (c), carbono orgánico particulado (COP) (d). Los triángulos rojos indican los meses de muestreo. Los puntos en las gráficas representan el promedio mensual \pm desviación estándar.

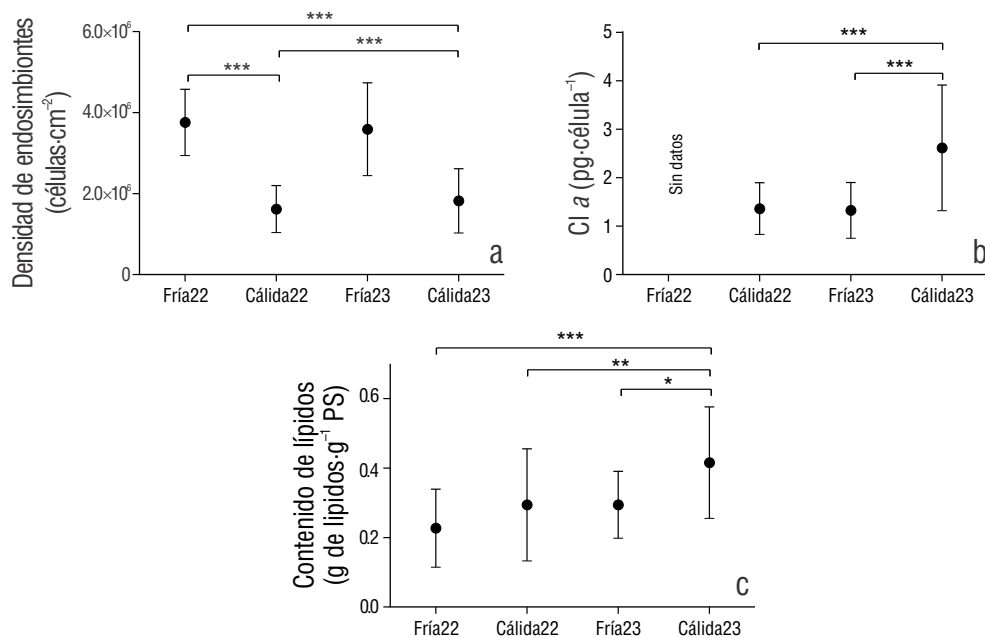


Figura 3. Indicadores fisiológicos de *Porites panamensis* utilizados en este estudio. Densidad de endosimbiontes (a), concentración de clorofila *a* (Cl *a*) del endosimbionte (b), contenido total de lípidos (c). Los valores representan la media \pm desviación estándar. Los asteriscos denotan el nivel de significancia de las comparaciones pareadas de Dunn: *** ($P < 0.001$), ** ($P < 0.01$) y * ($P < 0.05$).

y las pruebas pareadas indicaron un incremento significativo (Table S2) en el contenido total de lípidos en la temporada cálida del 2023 (Fig. 3c) comparado con la temporada cálida del 2022 ($Z = -2.92$, $P = 0.01$), la temporada fría del 2022 ($Z = 3.83$, $P < 0.001$) y la temporada fría del 2023 ($Z = 2.69$, $P = 0.02$). No se observaron cambios significativos entre temporadas frías.

Correlaciones de Spearman

La TSM y la densidad de endosimbiontes tuvieron una correlación negativa significativa ($r = -0.60$, $P < 0.001$). Por otro lado, la $Cl a$ de endosimbiontes y el contenido total de lípidos tuvieron una relación positiva significativa con la TSM ($r = 0.37$, $P < 0.001$ y $r = 0.51$, $P < 0.001$, respectivamente).

DISCUSIÓN

La regulación de endosimbiontes del hospedero en respuesta a los cambios de temperatura es un mecanismo de aclimatación ampliamente estudiado en corales ramificados, tales como *Pocillopora damicornis*, *Acropora humilis* y *Acropora formosa* (Stimson 1997, Fagoonee et al. 1999, Jandang et al. 2022) y con el conoespecífico tropical de *P. panamensis* (Martínez-Castillo et al. 2020, Santiago-Valentín et al. 2023). La TSM tiene un papel crucial en la regulación de la fisiología coralina (Saxby et al. 2003, Al-Sofyani 2013). Los periodos cálidos incrementan la respiración y las tasas de fotosíntesis (Coles y Jokiel 1977, Borell et al. 2008, Al-Sofyani 2013), mientras que la temperatura fría disminuye el metabolismo, la eficiencia fotosintética y la traslocación de fotosintetatos al hospedero (Saxby et al. 2003, Rodríguez-Troncoso et al. 2014). En ambos casos, si la TSM excede la termo-tolerancia del coral, se induce estrés oxidativo, lo cual resulta en la pérdida de endosimbiontes y, consecuentemente, en blanqueamiento coralino (Brown 1997, Saxby et al. 2003, Lesser 2011). En este sentido, a pesar de que colectamos en 3 diferentes regímenes de temperatura, no observamos blanqueamiento, lo cual confirma la amplia termotolerancia de *P. panamensis*.

Realizamos una recolecta en agosto del 2023, durante el evento El Niño Oscilación Sureña (ENOS) que causó el cuarto evento global de blanqueamiento (Reimer et al. 2024). En el Pacífico Sur Mexicano, este evento ENOS incrementó la TSM ~ 2 °C por encima de los registros históricos durante al menos 4 meses, lo cual causó un blanqueamiento generalizado y una mortalidad entre el 50-90% de cobertura coralina que afectó a los 3 géneros coralinos hermatípicos más importantes: *Porites* sp., *Pocillopora* sp. y *Pavona* sp. (López-Pérez et al. 2024). En este estudio, se observó una anomalía positiva de ~ 1.48 °C en agosto del 2023 (Fig. 4); sin embargo, estas condiciones no desencadenaron un evento de blanqueamiento en *P. panamensis*. Se ha reportado anteriormente que los procesos de mezcla que causan surgencias en la Región de las Grandes Islas podrían disminuir el efecto de eventos El

Niño (Santamaría-del-Angel et al. 1994, Álvarez-Borrego 2007), lo cual podría explicar los patrones de la TSM observados durante el 2023. Nuestros resultados, pueden interpretarse de 2 maneras: (1) la anomalía térmica durante agosto pudo ser un efecto de El Niño que resalta la termotolerancia de *P. panamensis*, o (2) el efecto de la anomalía térmica fue enmascarada por los procesos de surgencia, lo cual sugiere que BLA es un potencial refugio para los corales ante la tendencia actual del incremento de la TSM.

La variación estacional de endosimbiontes en poblaciones coralinas naturales ha sido ampliamente estudiada, con mayor densidad de endosimbiontes observada en invierno que en verano (Stimson 1997, Fagoonee et al. 1999, Martínez-Castillo et al. 2020, Jandang et al. 2022). La reducción de endosimbiontes durante las temporadas cálidas está asociada a una respuesta antioxidante del hospedero, una estrategia para afrontar el incremento de temperatura (Liñán-Cabello et al. 2010, Madeira et al. 2015), cuando la proliferación de dinoflagelados y la fotosíntesis se acelera (Coles y Jokiel 1977, Patthanasiri et al. 2022). Este efecto se observó con la reducción del 50% de las células de endosimbiontes durante las temperaturas cálidas (Fig. 5a), como una respuesta del hospedero para regular la actividad del endosimbionte. La temperatura fría reduce la fotosíntesis y la traslocación de fotosintetatos, debido a una reducción en el desarrollo del fotosistema II (Saxby et al. 2003), subsecuentemente asociada a una disminución de la concentración de $Cl a$ (Roth et al. 2012, Rodríguez-Troncoso et al. 2014). No observamos reducciones en la concentración de $Cl a$ durante las temperaturas más frías o cálidas registradas, lo cual muestra que tanto el hospedero como el endosimbionte poseen una alta termotolerancia (Fig. 5b). No obstante, la alta densidad de endosimbiontes en la temporada fría indica que el hospedero permite

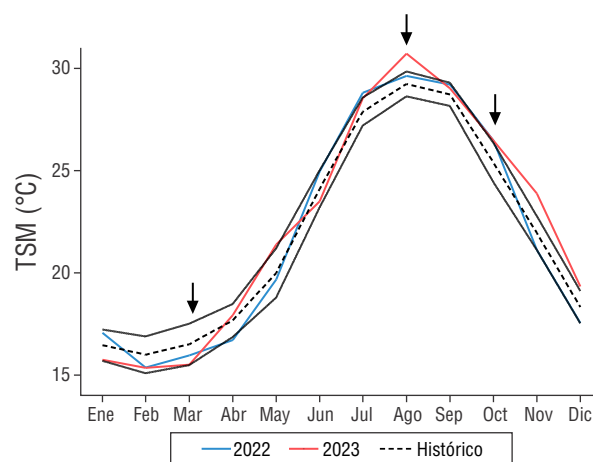
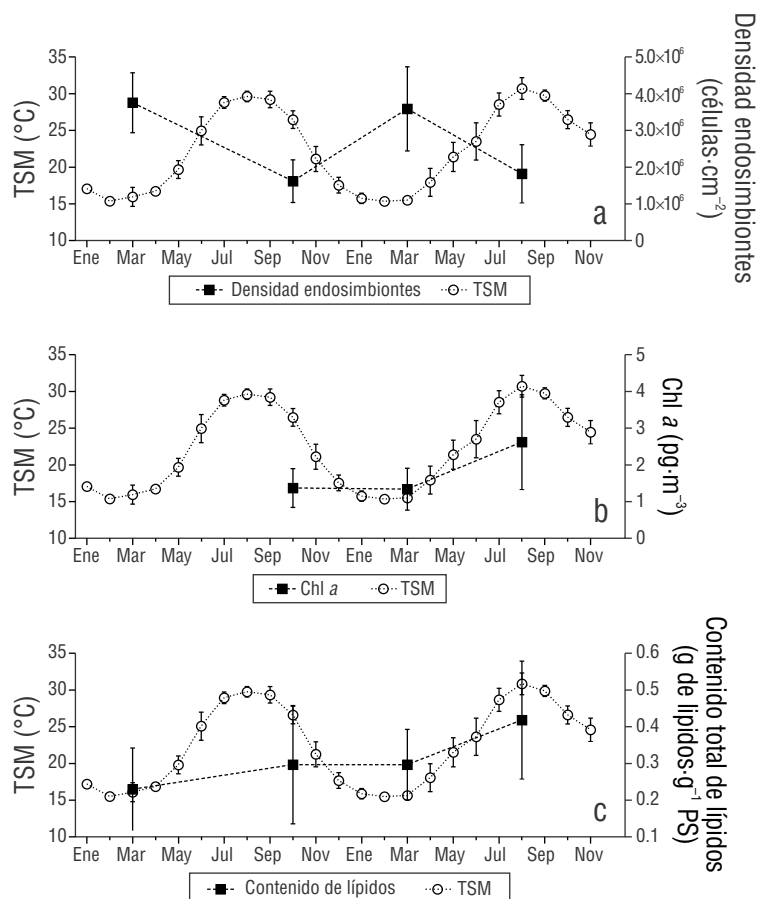


Figura 4. Promedio histórico \pm desviación estándar de los datos satelitales de la temperatura superficial del mar (2002-2024) en Bahía de los Ángeles, Golfo de California. Las líneas roja y anaranjada hacen referencia a los años de recolección. Las flechas negras denotan el mes en que se realizó el muestreo.



la proliferación de dinoflagelados para compensar la baja traslocación de fotosintetatos para suplir sus reservas energéticas. Esto es consistente con lo reportado para *Pocillopora verrucosa* del Pacífico Oriental sujeto a estrés por frío (Rodríguez-Troncoso et al. 2014). En poblaciones naturales, este patrón también fue observado en *Acropora damicornis* y *P. damicornis* en Tailandia (Jandang et al. 2022) y en el conoespecífico tropical de *P. panamensis* (Martínez-Castillo et al. 2020) en donde la Chl a de dinoflagelados disminuyó en temperaturas más frías, a pesar de que el número de células endosimbiontes incrementó en el hospedero.

Se ha documentado en diferentes estudios una correlación positiva entre la densidad de endosimbiontes y nutrientes, especialmente con el nitrógeno inorgánico (Marubini et al. 1996, Nalley et al. 2023, Zhang et al. 2023). Martínez-Fuentes et al. (2022) reportaron un incremento en la concentración de nitratos ($13 \pm 5 \mu\text{M}$) en comparación con la temporada cálida ($2 \pm 1.5 \mu\text{M}$) cerca de Isla La Llave durante la temporada fría durante un monitoreo de 2 años en BLA. Si consideramos la correlación positiva entre la densidad de endosimbiontes y los nutrientes en diferentes especies coralinas, otra explicación para las variaciones temporales de la densidad de endosimbiontes podría estar relacionada con la fluctuación natural de

nutrientes en BLA. No estimamos la concentración de nutrientes en la columna de agua durante los muestreos para evaluar lo anterior. Sin embargo, los datos de clorofila satelital (Fig. 2c) mostraron una alta variación y condiciones eutróficas en ambos años. El suministro continuo de nutrientes podría mejorar la proliferación de endosimbiontes en el hospedero.

En una escala local, observamos que la densidad de endosimbiontes ($\text{célula}\cdot\text{cm}^{-2}$) fue 5 veces mayor comparada con la reportada para el conoespecífico tropical de *P. panamensis* (Martínez-Castillo et al. 2020, Santiago-Valentín et al. 2023), pero con una menor concentración de Chl a (Table 1). Además, el K_d490 indica que BLA posee una turbidez 5 veces mayor en comparación con los sitios tropicales en donde se distribuye el conoespecífico tropical de *P. panamensis* (Rodríguez-Troncoso et al. 2023) debido a la alta concentración de materia orgánica particulada que rápidamente atenúa la luz (Devlin et al. 2008). Los corales responden de diferentes maneras a las condiciones de luz limitadas; por ejemplo, el hospedero puede inducir la proliferación celular del endosimbionte, el cual también puede incrementar sus pigmentos fotosintéticos (Hoegh-Guldberg y Smith 1989, Fagoonee et al. 1999, Titlyanov et al. 2001, Titlyanov et al. 2002). Los endosimbiontes dinoflagelados pueden absorber energía solar a diferentes longitudes de onda en el

espectro de luz. Mientras la *Cl a* absorbe luz a ~680 nm, otros pigmentos, como la peridina, absorben un rango más amplio del espectro (~450-550 nm) (Roth 2014). De esta forma, la turbidez persistente en el área de estudio y la baja penetración de ondas de longitud corta podrían explicar la ligera variación que se observó en la *Cl a* y resalta el papel de los pigmentos accesorios en la fotoaclimatación de los dinoflagelados. Asimismo, nuestros resultados revelaron que la regulación de endosimbiontes por parte del hospedero posee un papel importante en la fotoaclimatación de *P. panamensis* a condiciones turbias.

La fuente primaria de energía en los corales que habitan condiciones oligotróficas es la luz solar; la fotosíntesis es realizada por los endosimbiontes, los cuales traslocan por encima del 90% de los fotosintetatos al hospedero (Muscatine y Hand 1958, Trench 1971, Falkowski et al. 1984, Oku et al. 2003). Los cambios estacionales afectan los presupuestos energéticos de poblaciones coralinas naturales de *Goniastrea aspera*, *Acropora millepora* y el conoespecífico tropical de *P. panamensis* (Tabla 1), los cuales muestran un alto contenido de lípidos en los meses más fríos en comparación con los meses cálidos (Yamashiro et al. 2005, Conlan et al. 2020, Martínez-Castillo et al. 2020, Santiago-Valentín et al. 2023), debido a que el endosimbionte contribuye a más del 50% de los lípidos totales del holobionte, como se ha demostrado en *Acropora hyancithus* (Zhang et al. 2023). La contribución de lípidos del endosimbionte al coral podría ser un patrón general

en corales, puesto que se ha reportado una correlación positiva entre la densidad de células endosimbiontes y el contenido de lípidos en al menos 8 especies coralinas (Yamashiro et al. 2005). No obstante, no observamos una pérdida de lípidos en la temporada cálida, a pesar de que hubo una disminución del 50% de células endosimbióticas, lo cual sugiere una fuente de energía alterna que contribuyó a la biosíntesis de lípidos, tal como la heterotrofia, un mecanismo utilizado principalmente por corales en zonas templadas (Ferrier-Pagés et al. 2011).

Por otro lado, la actividad reproductiva puede reducir también el contenido de lípidos en corales, aproximadamente entre 10% y 40% debido a la maduración de los huevos que son ricos en lípidos (Oku et al. 2003, Viladrich et al. 2016, Viladrich et al. 2017, Conlan et al. 2020). *Porites panamensis* es un coral gonocórico incubador que tiene actividad reproductiva durante todo el año, con su mayor pico durante las temperaturas más cálidas (Glynn et al. 1994, Carpizo-Ituarte et al. 2011, Santiago-Valentín et al. 2023); sin embargo, las condiciones locales en donde habite pueden modificar sus patrones reproductivos (Santiago-Valentín et al. 2018). A pesar de que no hay datos de la maduración de gametos o la presencia de larvas de *P. panamensis* en BLA, se ha reportado una alta tasa de reclutamiento durante los meses de alta temperatura, principalmente, entre agosto y noviembre (Tejada-Begazo et al. 2022), lo que sugiere un incremento de la actividad reproductiva. Aunque colectamos en la temporada cálida en ambos años, cuando los lípidos presuntamente

Tabla 1. Comparación de las condiciones ambientales en tres sitios del Pacífico mexicano en donde habita *Porites panamensis* y los indicadores fisiológicos evaluados en este estudio. TSM: temperatura superficial del mar; K_d490 : coeficiente de atenuación difusa; *Cl a*: clorofila *a*; COP: carbono orgánico particulado; TS: tejido seco.

		Bahía de los Ángeles (29° N)	Islas Marietas (20° N)	Oaxaca (15° N)
Condiciones ambientales	TSM	22.2 ± 5.6*	28.7 ± 2.2	28.3 ± 2.1 [†]
	K_d490	0.4 ± 0.2*	0.08 ± 8.8 × 10 ⁻³⁸	0.13 ± 1.0 [†]
	<i>Cl a</i>	4.5 ± 5.2*	-	-
	Nitratos	4 ± 4.1 [†]	0.36 ± 0.6 [‡]	-
	COP	403.3 ± 132.2*	-	-
Indicador fisiológico	Densidad de endosimbiontes (células·cm ⁻²)	2.6 ± 1.3*	0.4 ± 0.04 [‡]	0.2 ± 0.1 [†]
	<i>Cl a</i>	1.7 ± 1.0 (pg·cell ⁻¹)*	33.4 ± 5.6 (ng·cell ⁻¹) [‡]	26.5 ± 12.5 (pg·cell ⁻¹) [†]
	Contenido total de lípidos (g de lípido·g ⁻¹ TS)	0.32 ± 0.15*	0.2 ± 0.03 [‡]	0.22 ± 0.1 [†]

*Este estudio, [†]Martínez-Fuentes et al. (2022), [‡]Martínez-Castillo et al. (2022), [§]Rodríguez-Troncoso et al. (2023), [¶]Santiago-Valentín et al. (2022).

son invertidos en la producción de gametos, no observamos una disminución del contenido total de lípidos (Fig. 5c).

Se ha revelado con análisis de isótopos estables que los corales (*Porites* spp., *Platygyra* spp. y *Pocillopora* spp.) incrementan la actividad heterotrófica en ambientes turbios (Fox et al. 2018, Travaglione et al. 2023) y que pueden alimentarse de plancton con tamaños desde picoplancton a mesoplancton (partículas de 0.2-1,000 μm de tamaño), que contribuye ~15-35% de los requerimientos metabólicos diarios que requiere una colonia sana (Houlbrèque y Ferrier-Pagès 2009). Además, Anthony (2006) observó que las colonias coralinas que habitan en agua turbia tienden a incrementar hasta 4 veces el contenido total de lípidos en contraste con sus contrapartes en agua clara. En este sentido, observamos una alta fluctuación de C18 y de COP en el tiempo (Fig. 2c, d), lo cual representa una fuente potencial de alimento para *P. panamensis* que podría contribuir a la biosíntesis de lípidos. Si el coral *P. panamensis* incrementa su alimentación heterotrófica, esto podría compensar las posibles pérdidas lipídicas causadas por la reducción de densidad de endosimbiontes o la inversión de lípidos a la actividad reproductiva durante la temporada cálida.

Los corales pueden ser autotróficos, heterotróficos o mixotróficos, cada estrategia está relacionada con su tolerancia térmica. La mixotrofia, la obtención de nutrientes de los fotosintetizadores y heterotrofia, está bien documentada en corales y se sugiere que es la estrategia nutricional más exitosa (Houlbrèque y Ferrier-Pagès 2009, Viladrich et al. 2017, Sturaro et al. 2021). Conti-Jerpe et al. (2020) observaron que la estrategia nutricional está altamente relacionada a la tolerancia coralina; por ejemplo, los corales autotróficos (e.g., *Acropora samoensis*, *A. pruinosa* y *Goniopora lobata*) fueron los menos tolerantes al estrés térmico, mientras que los corales mixotróficos y heterotróficos (e.g., *Porites* spp., *Pavona* spp., *Turbinaria* spp. y *Platygyra* spp.) fueron notablemente más termotolerantes (Conti-Jerpe et al. 2020). A pesar de que nosotros no establecimos las vías nutricionales de *P. panamensis* en BLA, nuestras observaciones de su tolerancia térmica nos permiten realizar la hipótesis de que esta especie es mixotrófica, lo cual podría explicar su habilidad para aclimatarse y su éxito en condiciones ambientales subóptimas.

CONCLUSIONES

Este estudio demuestra la alta plasticidad fenotípica de *P. panamensis* a través de la adaptación local a condiciones de luz limitadas y eutróficas, con amplias fluctuaciones de TSM. Nuestros resultados resaltan el papel del hospedero a través de una inducción para la proliferación de células endosimbióticas, lo cual representa un mecanismo de fotoaclimatación que mejora la obtención de energía. Asimismo, los resultados sugieren que *P. panamensis* exhibe una respuesta estacional a las condiciones limitadas de luz en BLA, lo cual resulta en el incremento de 5 veces más células endosimbióticas en general. Por otro lado, nuestras observaciones indican una prevalente condición de turbidez y productividad que

podría promover una estrategia mixotrófica en *P. panamensis*, la cual puede compensar las pérdidas lipídicas durante los meses más cálidos debido a la disminución de endosimbiontes y al incremento en la actividad reproductiva. Además, las áreas de surgencias presentes en la región podrían proveer un refugio ante los eventos de anomalías térmicas; sin embargo, son necesarios más estudios para poder confirmar esto. Asimismo, futuros estudios deben caracterizar otros pigmentos de los dinoflagelados simbiotes que podrían ser benéficos en ambientes turbios. Análisis isotópicos y moleculares, tales como RNA-seq, son necesarios ya que podrían permitirnos confirmar la mixotrofia del coral *P. panamensis* y descubrir los mecanismos celulares fundamentales que están involucrados en la aclimatación y resistencia de esta especie. Este estudio contribuye al entendimiento de la fisiología de *P. panamensis* bajo condiciones subóptimas, y sugiere que la mixotrofia es una estrategia fundamental para la amplia tolerancia de *P. panamensis*. Finalmente, resalta la importancia de estudiar el efecto de las estrategias nutricionales en otras especies coralinas para afrontar el efecto de impactos climáticos locales, regionales y globales.

Traducido al español por los autores.

DECLARACIONES FINALES

Material suplementario

El material suplementario de este trabajo se puede descargar del siguiente enlace: <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarinas/article/view/3507/420421160>

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) y la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) por el permiso de entrada a la Reserva de la Biosfera Zona Marina Bahía de los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes y por las facilidades para realizar este estudio. Agradecemos también a Ofir Molina-González, Evelyn López-García, Karla Elisa Martínez-Cota, Alejandro M. Delgadillo-Nuño y Leslie Jocelyn Loreto-Sánchez por su asistencia en campo y a Edna Sánchez-Castrejón por su asistencia en el laboratorio.

Fondos

Las campañas de muestreo fueron financiadas por el proyecto “FORDECYT-PRONACES 86397 Evaluación de la función geo-ecológica de los arrecifes coralinos del Pacífico mexicano” y los proyectos 682603 y 682136 del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. AETE recibió una beca doctoral de la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (CVU 901936).

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Contribuciones de autor

Conceptualización: AETE (igual), RACT (igual), CEGS (igual); Curación de datos: AETE (principal), RACT (igual), APRT (de apoyo), LECA (de apoyo); Análisis formal: AETE (igual), RACT (igual), APRT (igual), LECA (de apoyo), OEJ (de apoyo); Adquisición de financiamiento: RACT (igual), CEGS (igual); Investigación: AETE (principal), RACT (igual), APRT (igual); Metodología: AETE (principal); Administración del proyecto: RACT (igual), CEGS (igual); Recursos: RACT (igual), CEGS (igual); Software: AETE (principal); Supervisión: CEGS (igual), LMDR (igual), APRT (igual), RACT (igual), OEJ (igual), LECA (igual); Validación: APRT (igual), RACT (igual); Visualización: AETE (igual), APRT (igual), OEJ (igual); Redacción—borrador original: AETE (principal); Redacción—revisión y edición: AETE (igual), LMDR (igual), OEJ (igual), RACT (igual), CEGS (igual).

Disponibilidad de datos

Se pueden obtener los datos para este estudio a través del autor correspondiente bajo petición razonable.

Aprobaciones y permisos éticos para estudios con animales

Los fragmentos coralinos fueron recolectados con el permiso (Permiso Pesca de Fomento) PPF/DGOPA-085/22 de la Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca (CONAPESCA).

Uso de herramientas de IA

Los autores no utilizaron ninguna herramienta de inteligencia artificial para este trabajo.

Traducido al español por los autores.

REFERENCIAS

- Abràmoff MD, Magalhaes PJ, Ram SJR. 2004. Image Processing with ImageJ. *Biophotonics Internacional*. 11:36-42.
- Al-Sofyani AAF, Yahya AM. 2013. Effect of temperature on two reef-building corals *Pocillopora damicornis* and *P. verrucosa* in the Red Sea. *Oceanologia*. 55:917-935. <https://doi.org/10.5697/oc.55-4.917>
- Álvarez-Borrego S. 2007. Oceanografía de la región de las grandes islas. In: Danemann GD, Ezcurra E (eds.), Bahía de los Angeles: Recursos Naturales y Comunidad. Línea Base. Mexico City (Mexico): Instituto Nacional de Ecología. p. 45-65.
- Amador-Buenrostro A, Serrano-Guzmán SJ, Argote-Espinoza MA. 1991. Numerical model of the circulation induced by the wind at Bahía de Los Angeles, B.C., Mexico = Modelado numérico de la circulación inducida por el viento en Bahía de Los Angeles, B. C., México. *Cienc Mar*. 17:39-57. <https://doi.org/10.7773/cm.v17i3.822>
- Anthony KRN. 2006. Enhanced energy status of corals on coastal, high-turbidity reefs. *Mar Ecol Prog Ser*. 319:111-116. <https://doi.org/10.3354/meps319111>
- Borell EM, Yuliantri AR, Bischof K, Richter C. 2008. The effect of heterotrophy on photosynthesis and tissue composition of two scleractinian corals under elevated temperature. *J Exp Mar Biol Ecol*. 364(2):116-123. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.033>
- Brown BE. 1997. Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reefs*. 16:S129-S138. <https://doi.org/10.1007/s003380050249>
- Browne NK, Bauman AG. 2023. Marginal reef systems: resilience in a rapidly changing world. *Diversity*. 15(6):703. <https://doi.org/10.3390/d15060703>
- Burt JA, Camp EF, Enochs IC, Johansen JL, Morgan KM, Riegl B, Hoey AS. 2020. Insights from extreme coral reefs in a changing world. *Coral Reefs*. 39:495-507. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01966-y>
- Cabral-Tena RA, Reyes-Bonilla H, Lluch-Cota S, Paz-García DA, Calderón-Aguilera LE, Norzagaray-López O, Balart EF. 2013. Different calcification rates in males and females of the coral *Porites panamensis* in the Gulf of California. *Mar Ecol Prog Ser*. 476:1-8. <https://doi.org/10.3354/meps10269>
- Camp EF, Schoepf V, Mumby PJ, Hardtke LA, Rodolfo-Metalpa R, Smith DJ, Suggett DJ. 2018. The future of coral reefs subject to rapid climate change: Lessons from natural extreme environments. *Front Mar Sci*. 5. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00004>
- Carpizo-Ituarte E, Ochoa VV, Barragán GC, Vázquez OT, Magaña ALC, Rosas PM. 2011. Evidence of sexual reproduction in the hermatypic corals *Pocillopora damicornis*, *Porites panamensis*, and *Pavona gigantea* in Banderas Bay, Mexican Pacific = Evidencia de reproducción sexual en los corales hermatípicos *Pocillopora damicornis*, *Porites panamensis* y *Pavona gigantea* en Bahía de Banderas, Pacífico mexicano. *Cienc Mar*. 37(1):97-112. <https://doi.org/10.7773/cm.v37i1.1773>
- Carriquiry JD, Cupul-Magaña AL, Rodríguez-Zaragoza F, Medina-Rosas P. 2001. Coral bleaching and mortality in the Mexican Pacific during the 1997-98 El Niño and prediction from a remote sensing approach. *Bull Mar Sci*. 69:237-249.
- Chapron L, Schoepf V, Levas SJ, Aschaffenburg MD, Warner ME, Grotoli AG. 2022. Natural variability in Caribbean coral physiology and implications for coral bleaching resilience. *Front Mar Sci*. 8:811055. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.811055>
- Coles SL, Jokiel PL. 1977. Effects of temperature on photosynthesis and respiration in hermatypic corals. *Mar Biol*. 43:209-216. <https://doi.org/10.1007/BF00402313>
- Conlan JA, Bay LK, Jones A, Thompson A, Francis DS. 2020. Seasonal variation in the lipid profile of *Acropora millepora* at Halfway Island, Great Barrier Reef. *Coral Reefs*. 39(6):1753-1765. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-02001-w>
- Conti-Jerpe IE, Thompson PD, Wong CWM, Oliveira NL, Duprey NN, Moynihan MA, Baker DM. 2020. Trophic strategy and bleaching resistance in reef-building corals. *Sci Adv*. 6(15):eaaz5443. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz5443>
- Devlin MJ, Barry J, Mills DK, Gowen RJ, Foden J, Sivyer D, Tett P. 2008. Relationships between suspended particulate material, light attenuation and Secchi depth in UK marine waters. *Estuar Coast Shelf Sci*. 79(3):429-439. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.04.024>
- Fagoonee I, Wilson H, B., Hassell MP, Turner JR. 1999. The dynamics of zooxanthellae populations: a long-term study in the field. *Science*. 283:843-845. <https://doi.org/10.1126/science.283.5403.843>

- Falkowski PG, Dubinsky Z, Muscatine L, Porter JW. 1984. Light and the bioenergetics of a symbiotic coral. *BioScience*. 34(11):705-709.
<https://doi.org/10.2307/1309663>
- Ferrier-Pagés C, Peirano A, Abbate M, Cocito S, Negri A, Rottier C, Riera P, Rodolfo-Metalpa R, Reynauda S. 2011. Summer autotrophy and winter heterotrophy in the temperate symbiotic coral *Cladocora caespitosa*. *Limnol Oceanogr*. 56(4):1429-1438.
<https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.4.1429>
- Folch J, Lees M, Sloane GH. 1956. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *J Biol Chem*. 226(1):497-509.
[https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)64849-5](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)64849-5)
- Fox MD, Williams GJ, Johnson MD, Radice VZ, Zgliczynski BJ, Kelly EL, Rohwer FL, Sandin SA, Smith JE. 2018. Gradients in primary production predict trophic strategies of mixotrophic corals across spatial scales. *Curr Biol*. 28(21):3355-3363. e4.
- [GIOVANNI] GIOVANNI. 2024. GIOVANNI Earth Data: National Aeronautics and Space Administration–Goddard Earth Sciences Data; [accessed 2024 01 03]. <https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/>
- Glynn PW, Ault JS. 2000. A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs*. 19(1):1-23.
<https://doi.org/10.1007/s003380050220>
- Glynn PW, Colley SB, Eakin CM, Smith D, Cortés J, Gassman N, Guzman HM, Del Rosario J, Feingold JS. 1994. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá, and Galápagos Islands (Ecuador). II. Poritidae. *Mar Biol*. 118:191-208.
- Halfar J, Godínez-Orta L, Riegl B, Valdez-Holguín JE, Borges JM. 2005. Living on the edge: high-latitude *Porites* carbonate production under temperate eutrophic conditions. *Coral Reefs*. 24(4):582-592.
<https://doi.org/10.1007/s00338-005-0029-x>
- Hoegh-Guldberg O. 2011. The impact of climate change on coral reef ecosystems. In: Dubinsky Z, Stambler N (eds.), *Coral Reefs: Ecosystem in Transition*. Dordrecht (Germany): Springer. 391-403.
- Hoegh-Guldberg O, Smith GJ. 1989. The effect of sudden changes in temperature, light and salinity on the population density and export of zooxanthellae from the reef corals *Stilophora pistillata* Esper and *Seriatopora hystrix* Dana. *J Exp Mar Biol Ecol*. 129:279-303.
[https://doi.org/10.1016/0022-0981\(89\)90109-3](https://doi.org/10.1016/0022-0981(89)90109-3)
- Houlbrèque F, Ferrier-Pagès C. 2009. Heterotrophy in tropical scleractinian corals. *Biol Rev Camb Philos Soc*. 84(1):1-17.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00058.x>
- Jandang S, Viyakarn V, Yoshioka Y, Shinzato C, Chavanich S. 2022. The seasonal investigation of Symbiodiniaceae in broadcast spawning, *Acropora humilis* and brooding, *Pocillopora* cf. *damicornis* corals. *PeerJ*: 10.
<https://doi.org/10.7717/peerj.13114>
- Kemp DW, Hernandez-Pech X, Iglesias-Prieto R, Fitt WK, Schmidt GW. 2014. Community dynamics and physiology of *Symbiodinium* spp. before, during, and after a coral bleaching event. *Limnol Oceanogr*. 59(3):788-797.
<https://doi.org/10.4319/LO.2014.59.3.0788>
- Ledesma-Vázquez J, Johnson M, Gonzalez-Yajimovich O, Santamaría-del-Angel E. 2009. Gulf of California geography, geological origins, oceanography, and sedimentation patterns. In: Johnson ME, Ledesma-Vázquez J (eds.), *Atlas of Coastal Ecosystems in the Western Gulf of California: Tracking Limestone Deposits on the Margin of a Young Sea*. Tucson (USA): The University of Arizona Press. p. 1-10.
- Lesser MP. 2011. Coral bleaching: causes and mechanisms. In: Dubinsky Z, Stambler N (eds.), *Coral Reefs: Ecosystem in Transition*. Heidelberg (Netherlands): Springer. 405-419.
- Liñán-Cabello MA, Flores-Ramírez LA, Zenteno-Savín T, Olguín-Monroy NO, Sosa-Avalos R, Patiño-Barragan M, Olivos-Ortiz A. 2010. Seasonal changes of antioxidant and oxidative parameters in the coral *Pocillopora capitata* on the Pacific coast of Mexico. *Mar. Ecol*. 31(3):407-417.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2009.00349.x>
- Madeira C, Madeira D, Vinagre C, Diniz M. 2015. Octocorals in a changing environment: Seasonal response of stress biomarkers in natural populations of *Veretillum cynomorium*. *J Sea Res*. 103:120-128.
- Martínez-Castillo V, Rodríguez-Troncoso AP, Santiago-Valentín JD, Cupul-Magaña AL. 2020. The influence of urban pressures on coral physiology on marginal coral reefs of the Mexican Pacific. *Coral Reefs*. 39(3):625-637.
<https://doi.org/10.1007/s00338-020-01957-z>
- Martínez-Fuentes LM, Norzagaray-López CO, Hernández-Ayón JM, Solana-Arellano ME, Uribe-López CO, Valdivieso-Ojeda JA, Camacho-Ibar V, Mejía-Trejo A, Delgadillo-Hinojosa F, Cabral-Tena RA. 2022. Influence of the advection of water masses in the Ballenas Channel on the CO₂ system in Bahía de los Angeles (Mexico). *Reg Stud Mar*. 55.
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102505>
- Marubini F, Davies PS, Thorpe JP, Marubini EF, Davies PS. 1996. Nitrate increases zooxanthellae population density and reduces skeletogenesis in corals. *Mar Biol*. 127:319-328.
<https://doi.org/10.1007/BF00942117>
- Muscatine L, Hand C. 1958. Direct evidence for the transfer of materials from symbiotic algae to the tissues of a coelenterate. *PNAS*. 44(12):1259-1263.
<https://doi.org/10.1073/pnas.44.12.1259>
- Nalley EM, Tuttle LJ, Conklin EE, Barkman AL, Wulstein DM, Schmidbauer MC, Donahue MJ. 2023. A systematic review and meta-analysis of the direct effects of nutrients on corals. *Sci Total Environ*. 856:159093.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159093>
- Nielsen DA, Petrou K, Gates RD. 2018. Coral bleaching from a single cell perspective. *ISME J*. 12(6):1558-1567.
<https://doi.org/10.1038/s41396-018-0080-6>
- Norzagaray-López CO, Calderon-Aguilera LE, Hernández-Ayón JM, Reyes-Bonilla H, Carricart-Ganivet JP, Cabral-Tena RA, Balart EF. 2015. Low calcification rates and calcium carbonate production in *Porites panamensis* at its northernmost geographic distribution. *Mar Ecol*. 36(4):1244-1255.
<https://doi.org/10.1111/maec.12227>
- Oku H, Yamashiro H, Onaga K, Sakai K, Iwasaki H. 2003. Seasonal changes in the content and composition of lipids in the coral *Goniastrea aspera*. *Coral Reefs*. 22(1):83-85.
<https://doi.org/10.1007/s00338-003-0279-4>
- Oliver JK, Berkelmans R, Eakin CM. 2018. Coral bleaching in space and time. In: van Oppen M, Lough J (eds.), *Coral Bleaching: Patterns, Processes, Causes, and Consequences*. Berlin (Germany): Springer. p. 27-49.
- Oporto-Guerrero T, Reyes-Bonilla H, Ladah LB. 2018. Presence of the reef-building coral, *Porites panamensis*, in a shallow hydrothermal field in the Gulf of California. *Mar Biodivers*. 48(1):703-708.
<https://doi.org/10.1007/s12526-016-0546-6>
- Parsons TR, Maita Y, Lalli CM. 1984. Determination of chlorophylls and total carotenoids: spectrophotometric method. In: Parsons TR, Maita Y, Lalli CM (eds.), *A Manual of Chemical & Biological Methods for Seawater Analysis*. Oxford (UK): Pergamon Press. p. 101-104
- Patthanasi K, Lirtwitayaprasit T, Yeemin T. 2022. Comparative growth rates of cultured zooxanthellae and the effects of temperature and salinity. *J Fish Environ*. 46(2):136-144.

- Perry CT, Larcombe P. 2003. Marginal and non-reef-building coral environments. *Coral Reefs*. 22:427-432.
<https://doi.org/10.1007/s00338-003-0330-5>
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Reimer JD, Peixoto RS, Davies SW, Traylor-Knowles N, Short ML, Cabral-Tena RA, Burt JA, Pessoa I, Banaszak AT, Winters S, et al. 2024. The fourth global coral bleaching event: where do we go from here? *Coral Reefs*. 43(4):1121-1125.
<https://doi.org/10.1007/s00338-024-02504-w>
- Reyes-Bonilla H. 2001. Effects of the 1997-1998 El Niño-Southern Oscillation on coral communities of the Gulf of California, Mexico. *Bull Mar Sci*. 69(1):251-266.
- Reyes-Bonilla H, Carriquiry JD, Leyte-Morales GE, Cupul-Magaña AL. 2002. Effects of the El Niño-Southern Oscillation and the anti-El Niño event (1997-1999) on coral reefs of the western coast of México. *Coral Reefs*. 21(4):368-372.
<https://doi.org/10.1007/s00338-002-0255-4>
- Reyes-Bonilla H, González-Romero S, Cruz-Piñón G, Calderón-Aguilera LE. 2007. Corales pétreos. In: Danemann GD, Ezcurra E (eds.), Bahía de los Ángeles: Recursos Naturales y Comunidad. Línea Base. Mexico City (Mexico): Instituto Nacional de Ecología. p. 291-318.
- Rodríguez-Troncoso AP, Carpizo-Ituarte E, Cupul-Magaña AL. 2010. Differential response to cold and warm water conditions in *Pocillopora* colonies from the Central Mexican Pacific. *J Exp Mar Biol Ecol*. 391(1-2):57-64.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.06.006>
- Rodríguez-Troncoso AP, Carpizo-Ituarte E, Pettay DT, Warner ME, Cupul-Magaña AL. 2014. The effects of an abnormal decrease in temperature on the Eastern Pacific reef-building coral *Pocillopora verrucosa*. *Mar Biol*. 161(1):131-139.
<https://doi.org/10.1007/s00227-013-2322-5>
- Rodríguez-Troncoso AP, Tortolero-Langarica JdJA, Medellín-López PC, Canizales-Flores HM, Godínez-Domínguez E, Cupul Magaña AL. 2023. Evaluación de los indicadores demográficos de *Pocillopora* (Scleractinia: Pocilloporidae) en sitios insulares vs. costeros: implicaciones para un programa de restauración regional = Evaluation of demographic indicators of *Pocillopora* (Scleractinia: Pocilloporidae) in island vs. coastal sites: Implications for a regional restoration program. *Rev Biol Trop*. 71:e54790.
<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v71is1.54790>
- Roth MS. 2014. The engine of the reef: photobiology of the coral-algal symbiosis. *Frontiers in microbiology*. 5:97199.
- Roth MS, Goericke R, Deheyn DD. 2012. Cold induces acute stress but heat is ultimately more deleterious for the reef-building coral *Acropora yongei*. *Sci Rep*. 2(1):240.
- Santamaría-del-Angel E, Alvarez-Borrego S, Müller-Karger FE. 1994. The 1982–1984 El Niño in the Gulf of California as seen in coastal zone color scanner imagery. *J Geophys Res: Oceans*. 99(C4):7423-7431.
<https://doi.org/10.1029/93JC02147>
- Santiago-Valentín JD, Zavala-Casas DA, Hernández-Penagos LE, Rodríguez-Troncoso AP, Torres-Hernández P, Benítez-Villalobos F, López-Pérez A. 2023. Reproductive and physiological plasticity of scleractinian corals in response to changes in environmental conditions. *Hydrobiologia*. 850(3):577-590.
<https://doi.org/10.1007/s10750-022-05101-6>
- Santiago-Valentín JD, Colley SB, Glynn PW, Cupul-Magaña AL, López-Pérez RA, Rodríguez-Zaragoza FA, Benítez-Villalobos F, Bautista-Guerrero E, Zavala-Casas DA, Rodríguez-Troncoso AP. 2018. Regional and species specific sexual reproductive patterns of three zooxanthellate scleractinian corals across the Eastern Tropical Pacific. *Mar Ecol*. 39(2):e12497.
<https://doi.org/10.1111/maec.12497>
- Saxby T, Dennison WC, Hoegh-Guldberg O. 2003. Photosynthetic responses of the coral *Montipora digitata* to cold temperature stress. *Mar Ecol Prog Ser*. 248:85-97.
<https://doi.org/10.3354/meps248085>
- Schoepf V, Baumann JH, Barshis DJ, Browne NK, Camp EF, Comeau S, et al. Sommer B. 2023. Corals at the edge of environmental limits: A new conceptual framework to re-define marginal and extreme coral communities. *Sci Total Environ*. 884:163688.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.163688>
- Soares MdO. 2020. Marginal reef paradox: A possible refuge from environmental changes? *Ocean Coast Manag*. 185:105063.
<https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.105063>
- Stimson J. 1997. The annual cycle of density of zooxanthellae in the tissues of field and laboratory-held *Pocillopora damicornis* (Linnaeus). *J Exp Mar Biol Ecol*. 214(1-2):35-48.
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(96\)02753-0](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(96)02753-0)
- Sturaro N, Hsieh YE, Chen Q, Wang PL, Denis V. 2021. Trophic plasticity of mixotrophic corals under contrasting environments. *Funct Ecol*. 35(12):2841-2855.
- Sully S, Burkepile DE, Donovan MK, Hodgson G, van Woesik R. 2019. A global analysis of coral bleaching over the past two decades. *Nat Commun*. 10(1):1-5.
<https://doi.org/10.1038/s41467-019-09238-2>
- Tejada-Begazo CL, Calderon-Aguilera LE, López-Pérez A, Cabral-Tena RA. 2022. High latitude coral larval recruitment: spatiotemporal process variability in the Gulf of California. *Pac Sci*. 76(2):229-246.
<https://doi.org/10.2984/76.2.10>
- Titlyanov EA, Titlyanova TV, Yamazato K. 2002. Acclimation of symbiotic reef-building corals to extremely low light. *Symbiosis*. 33:125-143.
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00309-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00309-4)
- Titlyanov EA, Titlyanova TV, Yamazato K, Van Woesik R. 2001. Photo-acclimation dynamics of the coral *Stylophora pistillata* to low and extremely low light. *J Exp Mar Biol Ecol*. 263:211-225.
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00309-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00309-4)
- Torres-Delgado EV, Delgadillo-Hinojosa F, Camacho-Ibar VF, Huerta-Díaz MA, Segovia-Zavala JA, Hernández-Ayón JM, Galindo-Bect S. 2013. Enriquecimiento invernal de nutrientes inorgánicos en el canal de Ballenas, golfo de California = Wintertime enrichment of inorganic nutrients in the Ballenas Channel, Gulf of California. *Cienc Mar*. 39(2):165-182.
<https://doi.org/10.7773/cm.v39i2.2236>
- Travaglione N, Evans R, Moustaka M, Cuttler M, Thomson DP, Tweedley J, Wilson S. 2023. Scleractinian corals rely on heterotrophy in highly turbid environments. *Coral Reefs*. 45(5):1-14.
<https://doi.org/10.1007/s00338-023-02407-2>
- Trench R. 1971. The physiology and biochemistry of zooxanthellae symbiotic with marine coelenterates I. The assimilation of photosynthetic products of zooxanthellae by two marine coelenterates. *Proc Biol Sci*. 177(1047):225-235.
- Veron JEN, Hoegh-Guldberg O, Lenton TM, Lough JM, Obura DO, Pearce-Kelly P, Sheppard CRC, Spalding M, Stafford-Smith MG, Rogers AD. 2009. The coral reef crisis: The critical importance of <350 ppm CO₂. *Mar Pollut Bull*. 58(10):1428-1436.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.09.009>
- Viladrich N, Bramanti L, Tsounis G, Chocarro B, Martínez-Quitana A, Ambroso S, Madurell T, Rossi S. 2016. Variation in lipid and free fatty acid content during spawning in two

- temperate octocorals with different reproductive strategies: surface versus internal brooder. *Coral Reefs*. 35:1033-1045.
- Viladrich N, Bramanti L, Tsounis G, Martínez-Quintana A, Ferrer-Pagès C, Rossi S. 2017. Variation of lipid and free fatty acid contents during larval release in two temperate octocorals according to their trophic strategy. *Mar Ecol Prog Ser*. 573:117-128.
- Yamashiro H, Oku H, Onaga K. 2005. Effect of bleaching on lipid content and composition of Okinawan corals. *Fish Sci*. 71:448-453.
<https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2005.00983.x>
- Zapata FA, Lozano-Cortés DF. 2015. Occurrence of the coral *Porites panamensis* (Cnidaria: Scleractinia) in an estuarine environment of the Colombian Pacific. *Mar Biodivers Rec*. 8:e138.
- Zhang J, Huang Z, Yuanchao L, Fu D, Pei L, Song Y, Chen L, Zhao H, Kao S-J. 2023. Synergistic/antagonistic effects of nitrate/ammonium enrichment on fatty acid biosynthesis and translocation in coral under heat stress. *Sci Total Environ*. 876:162834.

Este artículo forma parte de un número especial de *Ciencias Marinas* que comprende artículos seleccionados del "XII Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos y III Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos" de 2024 celebrado en Ensenada, Baja California, México.

Estado de salud de los arrecifes coralinos del suroeste del Golfo de México y Caribe mexicano

[Dariel Correa](#)¹, [Carmen Amelia Villegas-Sánchez](#)^{1*}, [Horacio Pérez-España](#)², [Lorenzo Alvarez-Filip](#)³

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 16 de junio de 2024

Aceptado 10 de abril de 2025

Publicado 18 de junio de 2025

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.y2025.3501>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: carmen.vs@chetumal.tecnm.mx

¹ División de Estudios de Posgrado e Investigación, Tecnológico Nacional de México, Instituto Tecnológico de Chetumal, 77013 Chetumal, Quintana Roo, México.

² Laboratorio de Ecosistemas de Arrecifes, Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana, 94293 Boca del Río, Veracruz, México.

³ Laboratorio de Biodiversidad y Conservación de Arrecifes, Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 77580 Puerto Morelos, Quintana Roo, México.

RESUMEN. Los arrecifes son ecosistemas con una alta biodiversidad que proveen una gran cantidad de servicios ambientales; sin embargo, enfrentan graves amenazas. Conocer su estado y tendencias es esencial para desarrollar estrategias de manejo que contribuyan a su conservación y recuperación. Una forma de aportar a este objetivo es a través del monitoreo mediante indicadores de salud arrecifal. En este contexto, el presente estudio se centró en evaluar la salud de 4 sistemas arrecifales ubicados en 2 extensas regiones de México: el suroeste del Golfo de México (SGM) y el Caribe mexicano (CM), empleando el índice de salud arrecifal (ISA). Los muestreos se llevaron a cabo en octubre de 2022 en el SGM y en mayo de 2023 en el CM en 11 sitios arrecifales. Para la recolecta de datos se realizaron censos visuales de peces mediante 5 o 6 transectos de 50 × 2 m por sitio, seguidos por video-transectos de 50 × 0.50 m, para registrar los organismos bentónicos a lo largo de cada transecto. Se obtuvo una calificación promedio del ISA de 3.50 (considerada como bueno) para los arrecifes del SGM, mientras que, para los arrecifes del CM, la calificación promedio fue de 2.50 (considerada como mal). Esta diferencia estuvo influenciada principalmente por la menor cobertura coralina y el mayor porcentaje de macroalgas que se registraron en el CM, probablemente vinculada al cambio de fase propiciado por el rápido desarrollo costero que ha tenido lugar en las costas del CM. Para el caso del SGM, esta evaluación representa la primera para el Área de Protección de Flora y Fauna Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan utilizando un sistema de calificaciones con indicadores ecológicos como es el ISA.

Palabras clave: Caribe mexicano, suroeste del Golfo de México, salud arrecifal, cambio de fase, monitoreo arrecifal.

INTRODUCCIÓN

Se estima que, en los últimos 30 años, se han perdido más de la mitad de los arrecifes del mundo, y actualmente se encuentran en estado de crisis (Downs et al. 2005, Souter et al. 2021). Los principales factores que contribuyen a la degradación de los arrecifes de coral incluyen el desarrollo urbano e industrial en zonas costeras, la actividad agrícola, la sedimentación, la sobrepesca, la contaminación marina y el cambio climático, que conlleva al calentamiento y la acidificación de los océanos (Bindoff et al. 2019, Obura et al. 2019, Souter et al. 2021, Feng et al. 2023). Además, el cambio climático ha incrementado la incidencia de enfermedades coralinas

(Gil-Agudelo et al. 2009; Alvarez-Filip et al. 2019, 2022), y a diferencia de eventos climáticos pasados como los del Paleoceno, el ritmo acelerado del calentamiento global actual (Zeebe et al. 2016) está afectando la capacidad adaptativa y de resiliencia de los corales.

El año 2023 se destacó como el más caluroso registrado posiblemente en los últimos 100,000 años en la historia de la Tierra, desencadenando el evento más severo de blanqueamiento y mortalidad coralina reportado en el hemisferio norte y la región del Caribe (Goreau y Hayes 2024, Schmidt 2024). No obstante, en 2024 se registraron las temperaturas oceánicas más altas en la Gran Barrera de Coral en Australia, lo que representó una amenaza para las comunidades coralinas

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.y2025.3501>



Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](#), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

de esta región (Henley et al. 2024, Tollefson 2024). Por lo anterior, se han observado cambios en la biodiversidad de los arrecifes y las comunidades asociadas. Ante esta situación, surge la necesidad de contar con evaluaciones de referencia, así como realizar seguimientos continuos para determinar el estado de salud de estos ecosistemas, lo que permitirá diseñar estrategias efectivas de manejo y conservación (Downs et al. 2005, Obura et al. 2019).

Para México, las evaluaciones de salud arrecifal se han llevado a cabo a lo largo del tiempo, tanto para los arrecifes del suroeste del Golfo de México (SGM) (Horta-Puga 2003, López-Padierna 2017, Arguelles et al. 2019, Pérez-España et al. 2021) como para los arrecifes del Caribe mexicano (CM) (Ruiz-Zárate 2003; HRI 2008; Caballero-Aragón et al. 2020a; McField et al. 2022, 2024) empleando diferentes metodologías. El índice de salud arrecifal (ISA o RHI, por sus siglas en inglés) ha sido ampliamente utilizado en los arrecifes del CM. Este índice fue implementado por la Iniciativa Arrecifes Saludables (HRI, por sus siglas en inglés), y se encuentra entre los primeros esfuerzos regionales para desarrollar criterios e indicadores de salud arrecifal.

Desde 2008, HRI ha producido informes bienales sobre la salud de los arrecifes en la región (HRI 2008; Kramer et al. 2015; McField et al. 2022, 2024), lo cual ha permitido conocer el estado y las tendencias de los arrecifes a través del tiempo, así como el avance de los esfuerzos de restauración y conservación en el CM y, en mayor escala, en el Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM). Sin embargo, se ha señalado la necesidad de emplear el ISA en más sitios del CM (Díaz-Pérez et al. 2016); además, se ha propuesto extender su uso a los arrecifes del SGM ya que las evaluaciones de salud arrecifal basadas en sistemas de calificaciones son aún limitadas en esta región, destacándose las realizadas por Simoes et al. (2020) y Pérez-España et al. (2021).

En México, los arrecifes más importantes, en términos de tamaño y diversidad, son los que se encuentran en el Golfo de México y Caribe (Horta-Puga et al. 2019). Estos arrecifes proporcionan servicios ecológicos, ambientales y económicos (SENER 2016), además de ser la conexión con el resto de los ecosistemas coralinos del Gran Caribe (Tunnell et al. 2007). Los arrecifes de Veracruz han sido considerados entre los más amenazados en el Gran Caribe (Horta-Puga 2003, Pérez-España et al. 2015), ya que han sido explotados por siglos (López-Padierna 2017). A pesar de no ser abundantes, la singularidad, aislamiento y buen estado de conservación de estos arrecifes los convierten en elementos de gran importancia para su investigación y preservación (Gil-Agudelo et al. 2020).

Por otro lado, el CM alberga la formación arrecifal más extensa de México, principalmente compuesta por arrecifes bordeantes que se extienden más de 350 km a lo largo de la costa del estado de Quintana Roo (Ruiz-Zárate et al. 2003, Ardisson et al. 2011, Blanchon 2011). Estos arrecifes han experimentado devastaciones continuas desde los principios de la década de 1980, como resultado de la actividad antropogénica en la región (Pérez-Cervantes et al. 2017).

Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue evaluar el estado de salud de 11 sitios arrecifales en el SGM y el CM, con el fin de comprender su situación actual y explorar la eficacia y aplicabilidad del ISA en estas 2 regiones. También permitió analizar los principales factores que podrían influir en su estado de salud, como la historia natural y la demografía de ambas regiones. Por último, los resultados para cada uno de los indicadores empleados, junto con la calificación ISA, servirá como punto de referencia previo al severo evento de blanqueamiento del 2023.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los sitios de muestreo de esta investigación abarcaron 2 regiones del Atlántico mexicano: el SGM y el CM. Los arrecifes del SGM se encuentran frente a las costas del estado de Veracruz (Tunnell et al. 2007). Uno de los sistemas arrecifales de esta región es el Área de Protección de Flora y Fauna Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (APSALT), situado al norte de Veracruz, que abarca 6 formaciones coralinas de tipo emergente y de plataforma divididas en 2 subsistemas o polígonos: norte y sur (González-Gándara et al. 2013, Ortiz-Lozano et al. 2013, Cancino-Guzmán 2018).

El Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), por su parte, es el complejo arrecifal más grande del SGM (Chávez et al. 2007), situado al sur de Veracruz (SEMARNAT 2017). Este sistema incluye aproximadamente 50 arrecifes coralinos, de los cuales la mitad son de tipo emergente (bordeantes o de plataforma; Ortiz-Lozano et al. 2013, Robertson et al. 2019) y el resto de tipo sumergido (Ortiz-Lozano et al. 2019), distribuidos en 2 grupos: norte y sur (Horta-Puga et al. 2015, Pérez-España et al. 2015).

La región del CM forma parte del SAM y se extiende 400 km a lo largo de la costa del estado de Quintana Roo (Rioja-Nieto y Álvarez-Filip 2019), desde Isla Contoy y Cabo Catoche en el norte, hasta Xcalak y Banco Chinchorro en el sur (Carricart-Ganivet y Horta-Puga 1993, Chávez-Hidalgo 2009). En esta región se encuentran, entre otros, los sistemas Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC) y Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (PNAX), ubicados en las zonas norte y sur, respectivamente.

Para el caso del APSALT se seleccionaron los arrecifes Tuxpan y Enmedio (Fig. 1), ambos ubicados dentro del subsistema Tuxpan en la porción sur, los cuales son de tipo emergente y de plataforma, respectivamente (González-Gándara et al. 2013, Ortiz-Lozano et al. 2013). En el PNSAV se eligieron los arrecifes Blanca, De Enmedio y Santiaguillo (Fig. 1), todos ubicados en el grupo sur (Horta-Puga y Tello-Musi 2009), y al igual que los del APSALT, todos fueron de tipo emergente y de plataforma (Ortiz-Lozano et al. 2013).

Para el PNAC se seleccionaron los arrecifes Caracolillo, Paraíso Norte y Colombia Somero, ubicados tanto en el extremo norte como en el sur del Parque Nacional (Fig. 1).

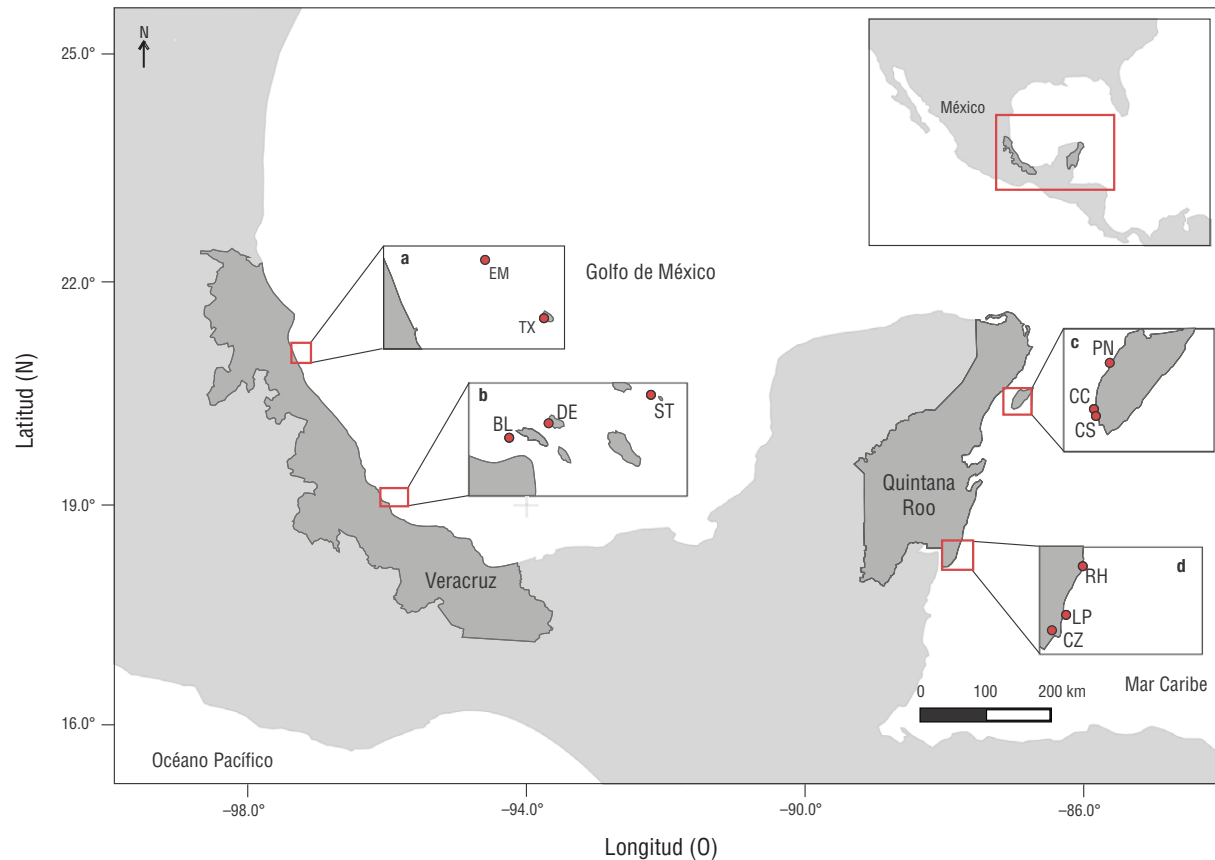


Figura 1. Mapa ilustrando el área de estudio en el suroeste del Golfo de México (SGM) y Caribe mexicano (CM). Área de Protección de Flora y Fauna Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (APSALT) (a), Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) (b), Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC) (c) y Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (PNAX) (d). Sitios de muestreo: Tuxpan (TX), Enmedio (EM), Blanca (BL), De Enmedio (DE), Santiaguillo (ST), Paraíso Norte (PN), Caracolillo (CC), Colombia Somero (CS), Río Huach (RH), La Poza (LP) y Canal de Zaragoza (CZ).

Estos arrecifes son clasificados como bordeantes (Fenner 1988, Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 2003) e insulares (Rioja-Nieto y Álvarez-Filip 2019). Para el PNAX, los arrecifes Río Huach, La Poza y Canal de Zaragoza fueron escogidos como sitios de estudio (Fig. 1) para abarcar los extremos del Parque Nacional. Río Huach, en la zona norte, es considerado un área de crianza de peces e invertebrados marinos de importancia ecológica y comercial, mientras que el Canal de Zaragoza, en el sur, se identifica como una zona de entrada de embarcaciones (Villegas-Sánchez et al. 2023). Todos estos arrecifes son considerados de tipo bordeante (Weidie 1985, Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 2003, Arias-González et al. 2008).

Se optó por muestrear la zona de sotavento en todos los arrecifes del SGM y CM (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 2003, Hongo y Kayanne 2009) para asegurar condiciones de exposición similares. Esta zona se ha registrado con el mayor desarrollo coralino en el APSALT y PNSAV (Lara et al. 1992, Escobar-Vásquez y Chávez 2012, Horta-Puga et al.

2015, González-González et al. 2016), así como en el PNAC y PNAX (Fenner 1988). Todos los muestreos se realizaron a profundidades de entre 7 y 12 m para minimizar variaciones en condiciones ambientales como lo son la iluminación y temperatura, las cuales influyen en la cobertura coralina.

La composición de estos arrecifes desde una escala geográfica amplia, como lo es el Atlántico mexicano, es considerada como similar y con 3 zonas estructurales principales: arrecife frontal, cresta arrecifal y arrecife posterior (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 2003). Esta zonación está determinada principalmente por el impacto de las olas, la iluminación y la profundidad (Escobar-Vásquez y Chávez 2012, Rioja-Nieto y Álvarez-Filip 2019).

Trabajo de campo

Los muestreos se realizaron en octubre de 2022 en el SGM y mayo de 2023 en el CM. En cada sitio de muestreo se establecieron 5 o 6 réplicas para evaluar cada indicador de

interés (peces y organismos bentónicos). Para el muestreo de peces se empleó el método de censos visuales con equipo de buceo autónomo y transectos de 50×2 m (Díaz-Pérez et al. 2016). En cada transecto se anotó la especie, la talla y la abundancia de todos los peces observados. Para la caracterización de la estructura bentónica, se grabaron video-transectos de 50×0.50 m con la ayuda de una cámara subacuática sobre los mismos transectos de los peces (Díaz-Pérez et al. 2016). Se utilizó una cámara GoPro Hero8 (GoPro, San Mateo, EE. UU.) en modo estándar y resolución 4K 4:3.

Estimación de los indicadores de salud

Las coberturas de corales y algas se calcularon a partir de los videos obtenidos en el campo, de los cuales se seleccionaron 40 fotografías por transecto para su análisis mediante 13 puntos fijos (Villegas-Sánchez et al. 2015, Barrera-Falcón et al. 2021). Las fotografías de cada video se obtuvieron de forma automatizada utilizando el reproductor VLC v. 3.0.18 Vetinari (VLC Media Player Inc., París, Francia), estableciendo intervalos de tiempo de acuerdo con la duración de cada video. El análisis de fotografías se llevó a cabo usando el software AEFEBE v. 1.1 (Lara-Arenas y Villegas-Sánchez 2016) en el sistema operativo de Linux. Bajo cada punto fijo, predeterminado por el software, se identificó el tipo de sustrato, incluyendo la cobertura coralina y de macroalgas carnosas, siguiendo una modificación al método descrito por Aronson et al. (1994). Las especies de corales duros fueron identificadas usando las guías de Humann y Deloach (2013) y Vargas-Hernández et al. (2017).

Las biomásas de peces herbívoros de las familias Scaridae y Acanthuridae y de peces comerciales de las familias Lutjanidae y Serranidae se calcularon empleando la ecuación de relación longitud-peso (Ecuación 1):

$$P = aL^b, \quad (1)$$

donde P es el peso total del pez, L es la longitud total, a es la escala de coeficiente y b es el parámetro que determina la forma del cuerpo del pez (Kuriakose 2014). Los parámetros a y b fueron obtenidos de FishBase (Froese y Pauly 2023).

Índice de salud arrecifal (ISA)

Por último, se estimó el ISA, el cual considera 4 indicadores: cobertura de coral duro vivo, cobertura de macroalgas carnosas, biomasa de peces herbívoros y biomasa de peces comerciales (HRI 2012; McField et al. 2022, 2024). Para la cobertura de corales vivos se consideraron corales duros formadores de arrecifes. Este es un indicador importante ya que estos corales son responsables de la complejidad estructural de los arrecifes, la abundancia de peces y la diversidad total en los ecosistemas arrecifales (Graham y Nash 2013).

La cobertura de macroalgas incluyó las algas grandes y suaves, como las especies de los géneros *Dictyota*,

Lobophora, *Halimeda* y *Sargassum* (Delgado-Pech 2016). Estas macroalgas carnosas están asociadas a la degradación de los arrecifes de coral, ya que compiten con los corales por espacio, impactando negativamente el asentamiento de larvas y la supervivencia de corales adultos (Adam et al. 2015, Ceccarelli et al. 2020, Quezada-Pérez et al. 2023).

Para la biomasa de peces herbívoros, el ISA considera a las familias Scaridae y Acanthuridae ya que reducen la cantidad de macroalgas carnosas. En cuanto a la biomasa de peces comerciales, se incluyen las familias Lutjanidae y Serranidae por su importancia comercial y su rol trófico como carnívoros (McField y Kramer 2007). Las calificaciones y puntajes de los indicadores se basaron en los criterios y umbrales establecidos por McField et al. (2024) (Tabla 1) para el SAM. Esta evaluación estandarizada permitió evaluar el estado de salud del SGM y CM, y conocer el desempeño de dichos criterios en el SGM.

El valor promedio de los indicadores se convirtió a una escala ordinal con valores entre 1 y 5, dando como resultado 5 valores de salud: crítico (1), mal (2), regular (3), bueno (4) y muy bueno (5). Los valores finales de cada indicador fueron promediados para obtener la calificación ISA (McField et al. 2022, 2024); posteriormente se calculó el error estándar para conocer su variación por región, sistema y sitio arrecifal.

Análisis estadísticos

Para identificar interacciones o factores con un efecto significativo en la estructura comunitaria de los corales duros, se realizó un análisis multivariado permutado de la varianza (PERMANOVA) tipo II con 1,000 permutaciones (Anderson y Walsh 2013), considerando 3 factores: cobertura de macroalgas carnosas, biomasa de peces herbívoros y biomasa de peces comerciales. Previo al análisis, la matriz de cobertura coralina se transformó mediante raíz cuadrada y se calculó el índice de similitud Bray-Curtis. Este análisis se realizó en el paquete estadístico PRIMER con PERMANOVA V7 (Clarke y Gorley 2015).

RESULTADOS

Suroeste del Golfo de México: cobertura de corales y macroalgas carnosas

Se registraron 26 especies de corales duros en el SGM de los cuales *Siderastrea siderea*, *Siderastrea radians*, *Montastraea cavernosa*, *Pseudodiploria strigosa*, *Colpophyllia natans*, *Porites colonensis*, *Orbicella annularis*, *Orbicella faveolata*, *Porites astreoides* y *Acropora cervicornis* presentaron las mayores coberturas. El APSALT presentó mayor cobertura coralina (55.66%) que el PNSAV (22.14%; Fig. 2). Los arrecifes Tuxpan (68.46%) y De Enmedio (23.92%) presentaron las mayores coberturas en cada sistema, respectivamente (Tabla 2, Fig. 3).

Se observó una mayor cobertura de macroalgas carnosas en el APSALT (1.68%) que en el PNSAV (1.13%; Fig. 2).

Tabla 1. Criterios y umbrales establecidos para cada uno de los 4 indicadores del índice de salud arrecifal (ISA). Valores tomados de McField et al. (2024). Cobertura de corales y macroalgas carnosas en porcentaje y biomasa de peces herbívoros y comerciales en gramos por cada 100 m².

Calificación	Cobertura coralina (%)	Cobertura de macroalgas carnosas (%)	Biomasa de peces herbívoros (g·100 m ⁻²)	Biomasa de peces comerciales (g·100 m ⁻²)
Muy Bueno (5)	40	1	3,290	1,620
Bueno (4)	20	5	2,740	1,210
Regular (3)	10	12	1,860	800
Mal (2)	5	25	990	390
Crítico (1)	<5	>25	<990	<390

Las mayores coberturas se observaron en el arrecife Enmedio (2.73%), en el APSALT, y Blanca (1.86%), en el PNSAV. Las menores coberturas se observaron en los arrecifes Tuxpan (0.61%) y Santiaguillo (0.42%) para el APSALT y PNSAV, respectivamente (Tabla 2, Fig. 3). Cabe destacar que las coberturas de macroalgas no superaron el 3% en todos los arrecifes del SGM.

Suroeste del Golfo de México: biomasa de peces herbívoros y comerciales

Se registraron 11 especies de peces herbívoros en el SGM. Las mayores biomásas estuvieron representadas por las especies *Scarus guacamaia*, *Acanthurus chirurgus*, *Scarus iseri*, *Scarus vetula* y *Sparisoma viride*, las cuales constituyeron el 91% de la biomasa total. Las familias Acanthuridae y Scaridae presentaron su mayor biomasa en el APSALT (3,258.95 g·100 m⁻²; Tabla 2, Fig. 2). En este sistema, el arrecife Enmedio (4,916.64 g·100 m⁻²) presentó los mayores valores de este indicador, mientras que para el PNSAV (1,337.62 g·100 m⁻²), los mayores valores se observaron en el arrecife Santiaguillo (2,512.18 g·100 m⁻²; Tabla 2, Fig. 3). Cabe destacar que la biomasa de escáridos superó a la de los acantúridos en ambos arrecifes.

Se registraron 19 especies de peces de importancia comercial en el SGM. Las mayores biomásas estuvieron representadas por las especies *Ocyurus chrysurus*, *Lutjanus griseus*, *Epinephelus adscensionis*, *Cephalopholis cruentata*, *Mycteroperca bonaci*, *Lutjanus cyanopterus*, *Lutjanus analis*, *Lutjanus synagris* y *Mycteroperca phenax*, las cuales constituyeron el 90% de la biomasa total. Las familias Lutjanidae y Serranidae presentaron su mayor biomasa en el APSALT (808.59 g·100 m⁻²; Tabla 2, Fig. 2), en donde el arrecife Enmedio (944.54 g·100 m⁻²) presentó los mayores valores de este indicador. En este arrecife, la biomasa de los lujánidos

fue superior al de los serránidos. Para el caso del PNSAV (500.66 g·100 m⁻²), los mayores valores se observaron en el arrecife Blanca (666.44 g·100 m⁻²; Tabla 2, Fig. 3), en donde la biomasa de los serránidos fue mayor a la de los lujánidos.

Caribe mexicano: cobertura de corales y macroalgas carnosas

Se registraron 24 especies de corales duros en el CM de las cuales *S. siderea*, *O. faveolata*, *P. astreoides*, *Agaricia tenuifolia*, *Agaricia agaricites*, *Porites porites*, *Porites furcata* y *Porites divaricata* presentaron las mayores coberturas. El PNAC mostró mayor cobertura coralina (14.96%) en comparación con el PNAX (6.02%; Fig. 2). Dentro de estos sistemas, los arrecifes Caracolillo (24.27%) y Río Huach (8.85%) presentaron las coberturas más altas, respectivamente (Tabla 2, Fig. 3).

Se observó una cobertura similar de macroalgas carnosas en el PNAC (37.13%) y en el PNAX (37.20%; Fig. 2). Las mayores coberturas se registraron en el arrecife Colombia Somero (55.35%) ubicado en el PNAC y en Canal de Zaragoza (46.03%) situado dentro del PNAX (Tabla 2, Fig. 3). Las menores coberturas se observaron en los arrecifes Paraíso Norte (24.33%) y Río Huach (29.76%) para el PNAC y PNAX, respectivamente (Tabla 2, Fig. 3).

Caribe mexicano: biomasa de peces herbívoros y comerciales

En el CM se registraron 10 especies de peces herbívoros. Las mayores biomásas fueron aportadas por *S. viride*, *Sparisoma aurofrenatum*, *Acanthurus coeruleus*, *Sparisoma chrysopterus*, *S. iseri* y *S. vetula*, las cuales representaron el 90% de la biomasa total. Las familias Acanthuridae y Scaridae alcanzaron los mayores valores de biomasa en

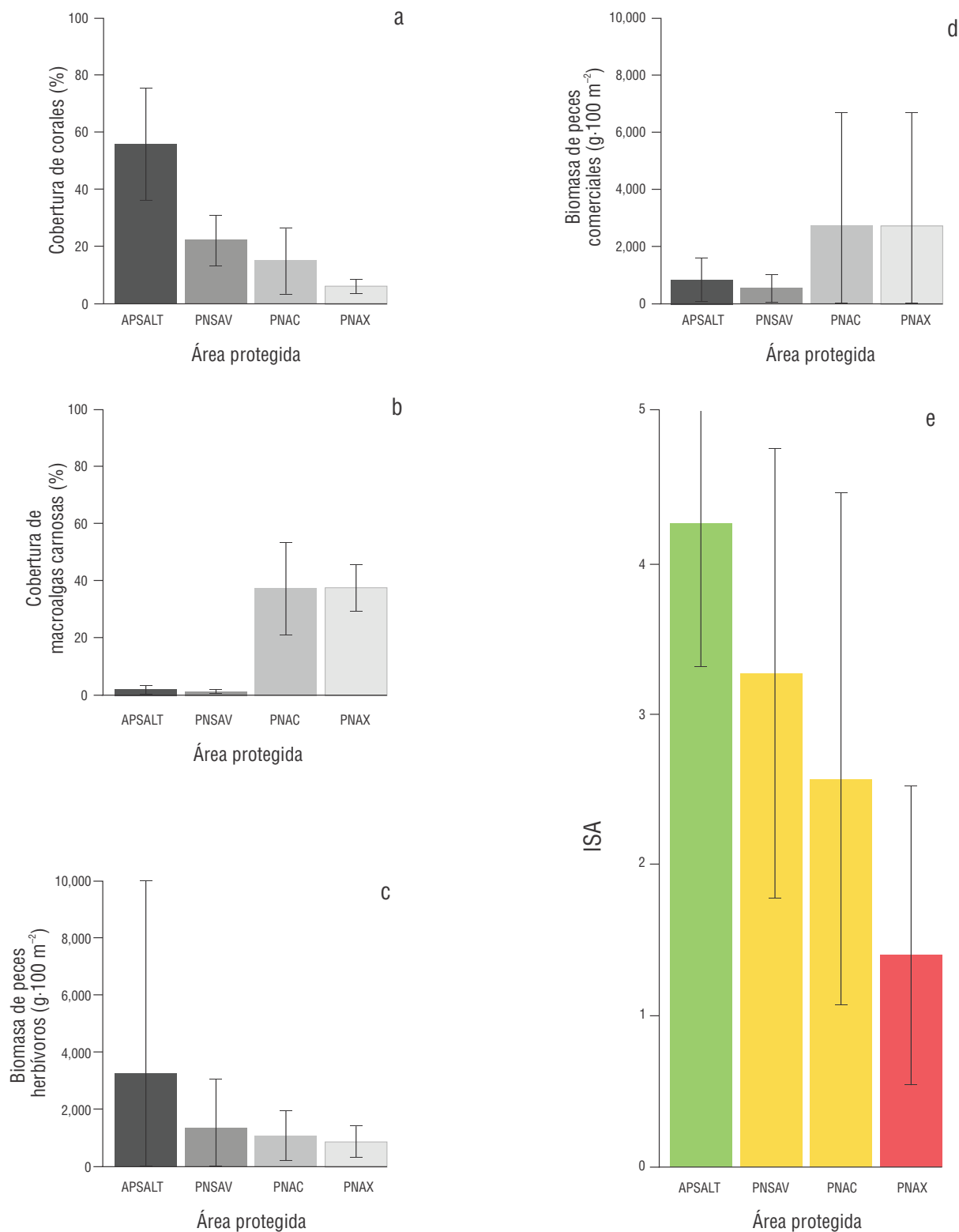


Figura 2. Valores obtenidos para cada indicador y calificación del índice de salud arrecifal (ISA) para el Área de Protección de Flora y Fauna Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (APSALT), Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC) y Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (PNAX). Cobertura promedio de corales duros (a), cobertura promedio de macroalgas carnosas (b), biomasa promedio de peces herbívoros (c), biomasa promedio de peces comerciales (d) y calificación ISA (e). Los colores verde, amarillo y rojo indican la calificación cualitativa ISA: verde (bueno), amarillo (regular) y rojo (crítico). Los tonos grises representan los sistemas arrecifales. Las barras de error corresponden a los valores de desviación estándar.

Tabla 2. Resultados del índice de salud arrecifal (ISA) para cada región, sistema y arrecife de estudio. Suroeste del Golfo de México (SGM); Área de Protección de Flora y Fauna Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (APSALT); Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV); Caribe mexicano (CM); Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC); Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (PNAX).

Región/Sistema/ Arrecife	ISA	Corales (%)	Macroalgas carnosas (%)	Peces herbívoros (g·100 m ⁻²)	Peces comerciales (g·100 m ⁻²)
SGM	3.50 ●	38.90 ●	1.41 ●	2,298.28 ●	654.62 ●
APSALT	4.25 ●	55.66 ●	1.68 ●	3,258.95 ●	808.59 ●
Tuxpan	3.50 ●	68.46 ●	0.61 ●	1,601.25 ●	672.64 ●
Enmedio	4.50 ●	42.85 ●	2.73 ●	4,916.64 ●	944.54 ●
PNSAV	3.25 ●	22.14 ●	1.13 ●	1,337.62 ●	500.66 ●
Blanca	3.25 ●	22.02 ●	1.86 ●	383.32 ●	666.44 ●
De Enmedio	3.00 ●	23.92 ●	1.11 ●	1,117.36 ●	266.26 ●
Santiagoullo	3.50 ●	20.48 ●	0.42 ●	2,512.18 ●	569.28 ●
CM	2.50 ●	10.49 ●	37.16 ●	962.00 ●	1,908.50 ●
PNAC	2.75 ●	14.96 ●	37.13 ●	1,073.85 ●	2,709.45 ●
Caracolillo	2.50 ●	24.27 ●	31.72 ●	1,023.94 ●	1,043.08 ●
Colombia Somero	2.75 ●	16.00 ●	55.35 ●	1,074.62 ●	4,507.27 ●
Paraíso Norte	2.25 ●	4.60 ●	24.33 ●	1,123.00 ●	2,578.01 ●
PNAX	1.50 ●	6.02 ●	37.20 ●	851.41 ●	1,108.91 ●
La Poza	2.25 ●	4.43 ●	35.79 ●	1,134.54 ●	2,340.58 ●
Río Huach	1.25 ●	8.85 ●	29.76 ●	721.32 ●	196.71 ●
Canal de Zaragoza	1.25 ●	4.78 ●	46.03 ●	698.37 ●	789.45 ●

● muy bueno, ● bueno, ● regular, ● mal, ● crítico.

el PNAC (1,073.85 g·100 m⁻²; Tabla 2, Fig. 2). En el arrecife Paraíso Norte del PNAC, se registró la biomasa más alta (1,123.00 g·100 m⁻²), mientras que en el PNAX (851.41 g·100 m⁻²), el arrecife La Poza presentó los mayores valores (1,134.54 g·100 m⁻²; Tabla 2, Fig. 3). En ambos arrecifes, la biomasa de escáridos superó a la de los acantúridos.

En el CM se registraron 13 especies de peces de importancia comercial. Las mayores biomásas fueron aportadas por *L. griseus*, *Lutjanus apodus*, *O. chrysurus*, *Lutjanus mahogoni*, *L. synagris* y *Lutjanus jocu*, las cuales representaron el 90% de la biomasa total. Las familias Lutjanidae y Serranidae alcanzaron los mayores valores de biomasa en el PNAC (2,709.45 g·100 m⁻²; Tabla 2, Fig. 2). En el arrecife Colombia Somero del PNAC, se registró la biomasa más alta (4,507.27 g·100 m⁻²) mientras que en el PNAX (1,108.91 g·100 m⁻²), el arrecife La Poza alcanzó los mayores valores (2,340.58 g·100 m⁻²; Tabla 2, Fig. 3). En

ambos arrecifes la biomasa de lujánidos superó a la de los serránidos.

Índice de salud arrecifal (ISA)

El SGM obtuvo una calificación de salud general buena (3.50). El APSALT alcanzó una calificación ISA de 4.25, clasificando su estado como bueno, al igual que el arrecife Tuxpan (3.50). El arrecife Enmedio fue el único con un estado de salud muy bueno (4.50; Tabla 2). El PNSAV, con una calificación ISA de 3.25, se clasificó en estado de salud regular. En este sistema, solo el arrecife Santiagoullo (3.50) mostró un estado bueno, mientras que Blanca (3.25) y De Enmedio (3.00) se clasificaron como regulares (Tabla 2).

En contraste, el CM presentó un mal estado de salud (2.50), inferior al del SGM. El PNAC obtuvo una calificación ISA de 2.75, resultando en un estado regular. Los

arrecifes Caracolillo (2.50) y Paraíso Norte (2.25) en este sistema se clasificaron como mal, mientras que Colombia Somero (2.75) fue considerado regular. El PNAX presentó un estado crítico (1.50). En este sistema, los arrecifes Río Huach (1.25) y Canal de Zaragoza (1.25) también presentaron estados críticos. La Poza, por su parte, registró un mal estado (2.25; Tabla 2).

Con respecto a los indicadores ISA, la cobertura coralina para el SGM fue buena (38.90%). En este contexto destaca el APSALT y el arrecife Tuxpan con coberturas por arriba del 55%. En el CM la cobertura fue regular (10.49%; Fig. 4), pero en esta región destacó el arrecife Caracolillo con una cobertura buena (24.27%). Cabe destacar que la cobertura del PNAX (6.02%), así como para los arrecifes La Poza (4.43%) y Canal de Zaragoza (4.78%) dentro de este sistema, presentó valores críticos. La cobertura de macroalgas para todos los arrecifes del SGM fue muy buena, no superando el 3%. Por el contrario, la cobertura de macroalgas para los arrecifes del CM fue crítica, con coberturas mayores a 24% en todos los casos. Particularmente en esta región, en el arrecife Colombia Somero la cobertura de macroalgas superó el 50% (Tabla 2), indicando un arrecife dominado por macroalgas carnosas.

Con respecto a la biomasa de peces herbívoros, el SGM presentó una biomasa regular (2,298.28 g·100 m⁻²), en donde Blanca fue el único arrecife con un estado crítico (383.32 g·100 m⁻²). Para el CM la biomasa de peces herbívoros fue crítica (962 g·100 m⁻²), ya que todos los arrecifes presentaron biomasa en un mal estado, a excepción de Río Huach (721.32 g·100 m⁻²) y Canal de Zaragoza (698.37 g·100 m⁻²) que presentaron biomasa en estado crítico (Tabla 2).

La biomasa de peces comerciales para el CM fue muy buena (1,908.50 g·100 m⁻²), en donde destacaron los arrecifes Colombia Somero, Paraíso Norte y La Poza con calificaciones de muy bueno. Río Huach fue el único arrecife que presentó una biomasa en estado crítico (196.71 g·100 m⁻²). Por otra parte, el SGM presentó una calificación considerada como mal (654.62 g·100 m⁻²), en donde el arrecife De Enmedio fue el único que presentó una biomasa en estado crítico (266.26 g·100 m⁻²).

El PERMANOVA tipo II mostró que solamente el factor cobertura de macroalgas carnosas presentó una relación significativa con la estructura comunitaria de los corales ($P < 0.05$, $P = 0.001$; Tabla 3), indicando que las zonas con baja cobertura de macroalgas carnosas (ISA = bueno y muy bueno) difieren significativamente de las que tienen altas coberturas de macroalgas (ISA = mal y crítico), en términos de la estructura comunitaria de corales. Por último, las interacciones entre los 3 factores (cobertura de macroalgas carnosas, biomasa de peces herbívoros y biomasa de peces comerciales) no fueron significativas ($P > 0.05$).

DISCUSIÓN

El estado de salud de los arrecifes del SGM, evaluado mediante el ISA, presentó un promedio de cobertura coralina

del 38.90% (Tabla 2). Este indicador podría estar reflejando la interacción de procesos que han ocurrido durante aproximadamente 220 millones de años (Tunnell et al. 2007), junto con alteraciones antropogénicas que han afectado la resiliencia y capacidad de adaptación de los corales en esta región. Estudios previos ya habían resaltado la importancia y el desarrollo coralino de estos arrecifes (Horta-Puga 2003, Escobar-Vásquez y Chávez 2012), lo que sugiere que, a pesar de las presiones ambientales, estos ecosistemas han mantenido una extensión y cobertura significativa (Gil-Agudelo et al. 2020).

Los arrecifes del SGM se encuentran sobre una plataforma continental terrígena (Morelock y Koenig 1967, Tunnell et al. 2007) y están expuestos a condiciones turbias (Tunnell 1988, 1992) debido a su proximidad a la costa (Horta-Puga et al. 2015). Esta turbidez es resultado de la descarga de sedimentos siliciclásticos transportados por numerosas cuencas hidrológicas durante la temporada de lluvias (Carriquiry y Horta-Puga 2010, Mateos-Jasso et al. 2012, CONABIO 2013), así como de la resuspensión de sedimentos generada por frentes fríos (Avenidaño-Álvarez et al. 2017). A pesar de estas condiciones adversas, los arrecifes del SGM han demostrado una notable capacidad de adaptación a lo largo de escalas geológicas (Roche et al. 2018, Dee et al. 2019).

En Singapur, por ejemplo, se ha observado que los arrecifes que persisten en ambientes perturbados, urbanizados y en condiciones crónicas de turbidez han experimentado una transición a especies más tolerantes, para poder resistir las perturbaciones actuales y futuras (Januchowski-Hartley et al. 2020).

También se ha constatado que los arrecifes de coral en ambientes con condiciones naturales de turbidez tienden a ser más resilientes que aquellos con condiciones de turbidez de origen antropogénico, debido a que estos últimos únicamente han tenido periodos cortos para aclimatarse y adaptarse (Roche et al. 2018). Por ejemplo, en la Gran Barrera de coral australiana se ha observado que arrecifes como Middle Reef, han podido subsistir y mantener altas tasas de crecimiento en los últimos 9,000 años, a pesar de presentar alta sedimentación terrígena. Los autores sugieren que este rápido crecimiento se debe a la preservación del esqueleto coralino al morirse, propiciado por los altos niveles de sedimento terrígeno. Este sedimento terrígeno tiende a recubrir los esqueletos, protegiéndolos de la bioerosión y acción de las olas por más tiempo y manteniéndolos intactos y, por ende, convirtiéndolos en sustratos estables para el asentamiento de nuevos corales. A través del tiempo, este proceso ha contribuido al crecimiento del arrecife a pesar de las condiciones adversas de turbidez (Perry et al. 2012).

No obstante, aunque algunos sistemas arrecifales, como los del SGM, pueden persistir en ambientes con alta turbidez, es importante conocer su límite de tolerancia a la sedimentación (Browne et al. 2012). Esto es especialmente relevante, dado que en estos arrecifes los sedimentos provienen tanto de fuentes naturales como de actividades antropogénicas (Tuttle y Donahue 2022).

El PNSAV se ubica frente a la ciudad de Veracruz, una de las más antiguas de América, fundada en 1519 (Melgarejo-Vivanco 1960). Desde entonces, los arrecifes han sido explotados para la extracción de coral utilizado en la construcción (Heilprin 1890, Tunnell et al. 2007, Gil-Agudelo et al. 2020) y han estado expuestos al impacto de actividades portuarias (Horta-Puga y Tello-Musi 2009, Horta-Puga et al. 2015, Argüelles et al. 2019). Estas condiciones han sometido

a los corales a un estado continuo de estrés durante aproximadamente 500 años.

De manera similar, los arrecifes del APSALT, frente a las ciudades de Tuxpan y Tamiahua, han estado bajo presión desde la creación del puerto de Tuxpan en 1580, y han sido afectados por las actividades portuarias y derrames de combustible (Ortiz-Lozano et al. 2013, Lozano-Nathal y Ponce-Jiménez 2018). De esta manera, los eventos naturales que caracterizan

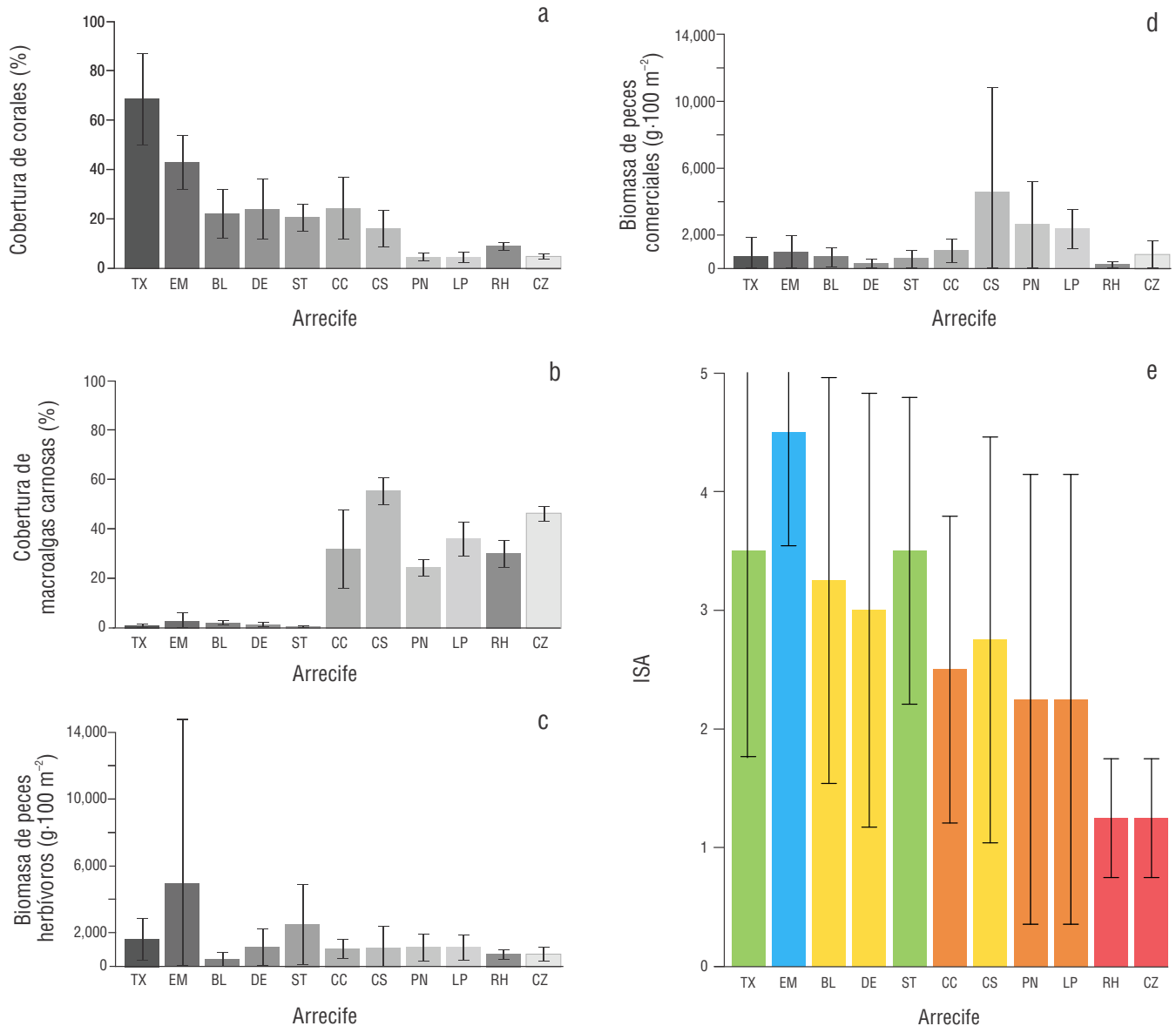


Figura 3. Valores obtenidos para cada indicador y calificación ISA para cada arrecife. Cobertura promedio de corales duros (a), cobertura promedio de macroalgas carnosas (b), biomasa promedio de peces herbívoros (c), biomasa promedio de peces comerciales (d) y calificación del índice de salud arrecifal (ISA) (e). Arrecifes: Tuxpan (TX); Enmedio (EM); Blanca (BL); De Enmedio (DE); Santiaguillo (ST); Caracolillo (CC); Colombia Somero (CS); Paraíso Norte (PN); La Poza (LP); Río Huach (RH); Canal de Zaragoza (CZ). Los colores azul, verde, amarillo, anaranjado y rojo indican la calificación cualitativa ISA: azul (muy bueno), verde (bueno), amarillo (regular), anaranjado (mal), rojo (crítico). Los tonos grises representan los sistemas arrecifales. Las barras de error corresponden a los valores de desviación estándar.

esta zona, así como las afectaciones a los sistemas arrecifales del APSALT y PNSAV que se han suscitado de manera progresiva y a través de la historia, pueden estar favoreciendo el potencial de adaptación de estos sistemas arrecifales.

Otro factor natural que podría estar contribuyendo a la buena salud de los arrecifes del SGM, es la surgencia de agua oceánica del giro ciclónico de Campeche (Salas-Pérez et al. 2012, Guerrero et al. 2020), la cual limita el blanqueamiento coralino gracias a las aguas frías (<22 °C) y favorece el desarrollo coralino por el aporte de nitrógeno utilizado por las zooxantelas (Carrasco 2022, Salas-Monreal et al. 2022).

Adicionalmente, la variabilidad natural de la temperatura en el SGM, donde las aguas se enfrían en invierno (Escobar-Vásquez y Chávez 2012), podría aumentar la resiliencia de los arrecifes, ya que se ha demostrado que las zonas arrecifales con mayor variabilidad en la temperatura del agua son más resistentes al estrés térmico y al blanqueamiento (Safaie et al. 2018, Lachs et al. 2023). Esta capacidad de resistencia también podría estar relacionada con el hecho de que los arrecifes del Golfo de México han experimentado episodios de estrés térmico desde al menos 1878 (Kuffner et al. 2015). Además, la naturaleza siliciclástica

del sustrato en esta región podría conferir a los corales una resiliencia adicional en comparación con aquellos que habitan ambientes carbonatados (Dee et al. 2019). Estos factores combinados podrían explicar la alta resistencia y resiliencia de los arrecifes en la región, especialmente en especies como *C. natans*, *M. cavernosa* y *P. strigosa*, las cuales toleran altas tasas de sedimentación (Horta-Puga et al. 2015) y, de hecho, se encontraron entre las de mayor cobertura en la región.

En la Península de Yucatán, los arrecifes del CM se desarrollaron en aguas oligotróficas sobre una plataforma de carbonato, con escasa influencia de corrientes fluviales debido a la naturaleza kárstica de la región (Weidie 1985, Merino et al. 1990, Merino 1997, Tunnell et al. 2007). La alta permeabilidad del suelo permite la infiltración del agua hacia acuíferos, donde los suelos actúan como filtros naturales de contaminantes (Carballo-Para 2016, Estrada-Medina et al. 2019).

Aunque la región no ha presentado históricamente altas tasas de sedimentación (Horta-Puga et al. 2019), en las últimas décadas se ha registrado un aumento en nutrientes y sedimentos debido a actividades humanas (Arias-González et al. 2017, Rogers y Ramos-Scharrón 2022), y recientemente

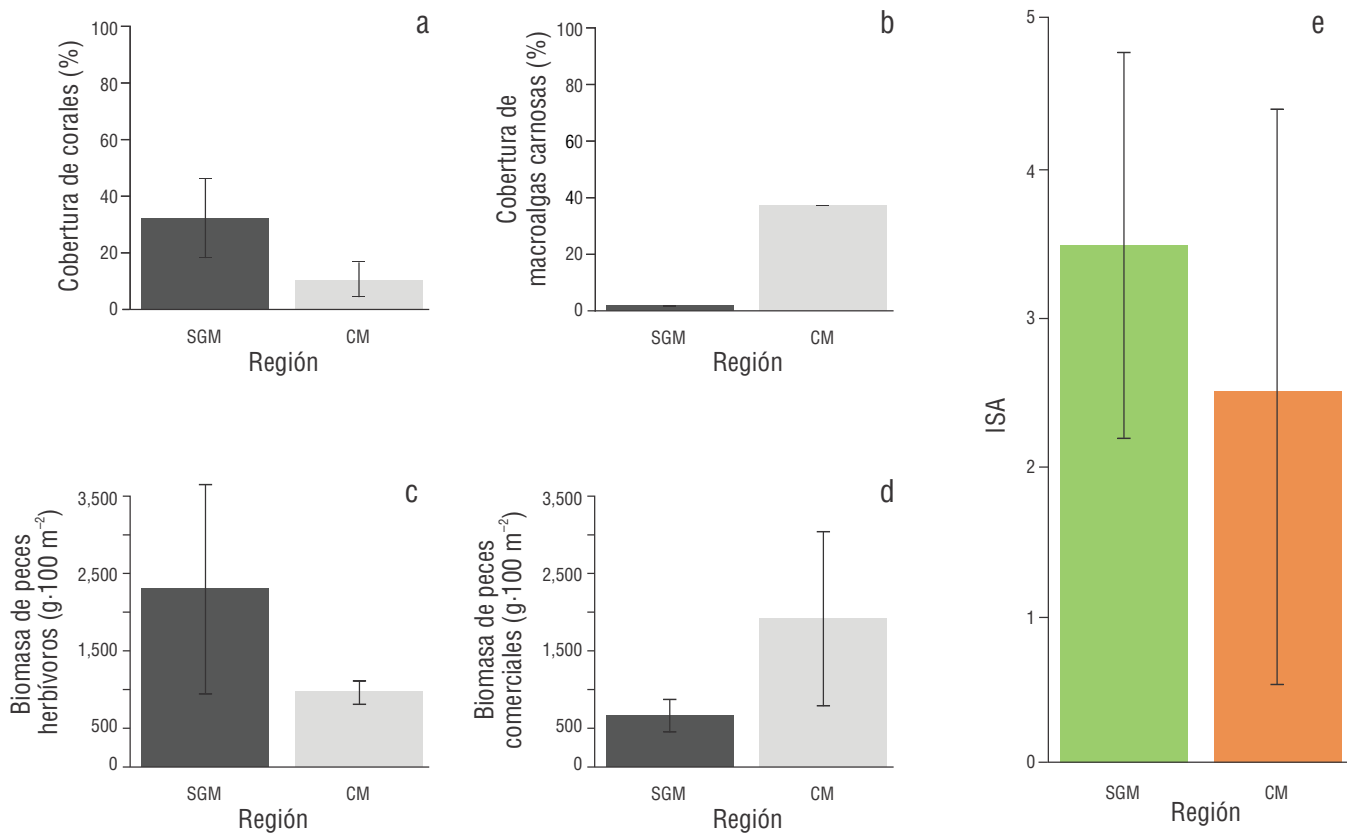


Figura 4. Valores obtenidos para cada indicador y calificación ISA para el suroeste del Golfo de México (SGM) y Caribe mexicano (CM). Cobertura promedio de corales duros (a), cobertura promedio de macroalgas carnosas (b), biomasa promedio de peces herbívoros (c), biomasa promedio de peces comerciales (d) y calificación ISA (e). Los colores verde y anaranjado indican la calificación cualitativa ISA: verde (bueno) y anaranjado (mal). Los tonos grises representan las regiones. Las barras de error corresponden a los valores de desviación estándar.

Tabla 3. Resumen de los resultados del PERMANOVA tipo II con 3 factores.

Factor	Pseudo- <i>F</i>	p(perm)
Cobertura de macroalgas carnosas	7.1975	0.001
Biomasa de peces herbívoros	1.0246	0.455
Biomasa de peces comerciales	1.3092	0.185

*Los resultados que presentaron relación significativa ($P < 0.05$) están indicados en negritas

las aguas se han llegado a considerar como no oligotróficas (Velázquez-Ochoa y Enríquez 2023). Dado esto, es probable que, por la falta de sedimentación natural a lo largo de su historia, las especies de coral duro del CM no hayan tenido tiempo suficiente para adaptarse a los efectos de la sedimentación de origen antropogénico (Roche et al. 2018).

El estado de Quintana Roo es aún joven (fundado en 1974; Congreso del Estado 2001); sin embargo, las tasas de desarrollo costero en el CM en los últimos 14 años han sido muy elevadas (Arias-González et al. 2017), pasando de 88,000 habitantes en 1975 a 1.5 millones en 2015 (Suchley y Álvarez-Filip 2018). Este hecho podría asociarse a un impacto más intenso y abrupto en los arrecifes del CM comparado con el SGM, lo que potencialmente repercute en la capacidad adaptativa de las especies coralinas (Roche et al. 2018), y genera afectaciones negativas en la resiliencia de dichos ecosistemas (Sandín et al. 2008, Graham et al. 2013, Anthony et al. 2015).

En los arrecifes del CM, se ha documentado un cambio de fase acelerado, impulsado por la eutrofización y la sedimentación derivadas del inadecuado tratamiento de aguas residuales (Martínez-Rendis et al. 2015, Suchley et al. 2016, Arias-González et al. 2017, Rioja-Nieto y Álvarez-Filip 2019, Randazzo-Eisemann et al. 2021). Estos impactos están estrechamente vinculados al desarrollo costero (Arias-González et al. 2017, Suchley y Álvarez-Filip 2018, Rioja-Nieto y Álvarez-Filip 2019).

Los datos generados permitieron confirmar que la estructura comunitaria de los corales duros está determinada por la presencia de macroalgas carnosas (Tabla 3). Aunque las macroalgas son productores primarios y parte fundamental de las cadenas tróficas (Pereira 2021), su alta cobertura puede afectar negativamente a los arrecifes al competir con los corales por espacio, inhibir el asentamiento de larvas y dificultar su recuperación (Díaz-Pulido et al. 2010). Esto resalta la importancia de considerar este indicador en las evaluaciones de salud arrecifal en la región.

Lo anterior podría estar relacionado con el cambio de especies constructoras de arrecifes en el CM, pasando de géneros dominantes como *Orbicella*, *Montastraea* y *Acropora*, a

géneros oportunistas y más tolerantes como *Porites* y *Agaricia* (Fig. 5), que además contribuyen muy poco a la acumulación de carbonato de calcio y a la complejidad estructural arrecifal. Además, de forma general, esta tendencia también se ha observado en otros arrecifes del Caribe (Barranco et al. 2016, Caballero-Aragón et al. 2020b, Dahlgren et al. 2020, Lima et al. 2022, McField et al. 2022, CCMI 2023, Eagleson et al. 2023).

Estos resultados son preocupantes, debido a que no solo es importante conservar altas coberturas coralinas, sino también mantener coberturas de corales constructores de arrecifes (e.g., *Acropora* spp., *Orbicella* spp.; Álvarez-Filip et al. 2013, González-Barrios 2019, Guendulain-García et al. 2024). La pérdida de complejidad estructural no solamente afecta la estructura tridimensional de los arrecifes, sino también impacta su función como protectores de la costa, al perder la capacidad de reducir la energía del oleaje (Carlot et al. 2023). Esto incrementa el riesgo de erosión costera y afecta a ecosistemas cercanos, como los manglares y los pastos marinos (Zepeda-Centeno et al. 2018).

La baja cobertura de macroalgas carnosas (1.41%) reflejó un estado muy bueno para este indicador en el SGM (Tabla 2), lo que influyó positivamente en el puntaje ISA de la región (3.50). Este valor contrasta con el del CM, donde este indicador se encuentra en estado crítico (Tabla 2). En el PNSAV, la comunidad bentónica está dominada por algas césped, mientras que las macroalgas carnosas tienen menor presencia (Horta-Puga et al. 2020). Esto sugiere que las bajas coberturas de macroalgas carnosas en los arrecifes del SGM no necesariamente implican altas biomasa de herbívoros, sino que podrían estar relacionadas con la dominancia de algas césped, como se ha observado en esta región (Dee et al. 2019).

De acuerdo con Horta-Puga et al. (2020), no es posible establecer que los arrecifes del PNSAV se encuentran en un estado estable como en el CM, si no en un estado inestable o intermedio. Esto debido a que un estado estable se caracteriza por cambios en elementos clave del sistema que resultan en un impacto dramático y duradero en la composición de especies y el funcionamiento del ecosistema (Simenstad et

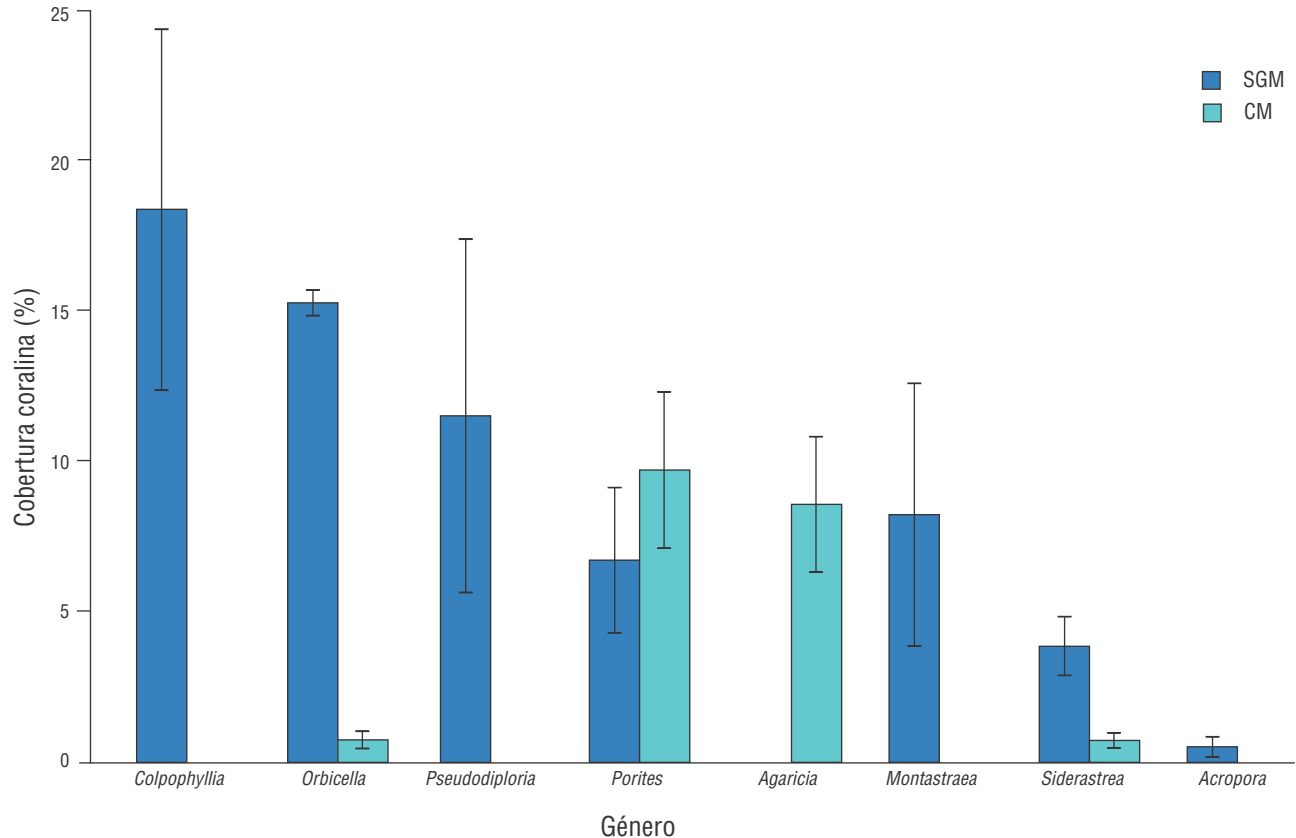


Figura 5. Cobertura promedio para los 8 géneros de coral duro con mayores coberturas para el suroeste del Golfo de México (SGM) y el Caribe mexicano (CM). Las barras de error corresponden a los valores de desviación estándar.

al. 1978), mientras que un estado inestable o intermedio, se caracteriza por presentar alta variabilidad espacial y temporal de los elementos clave, y no necesariamente dominancia de alguno de ellos (Bellwood y Fulton 2008, Goatley et al. 2016). En arrecifes de coral existen 2 estados estables, uno dominado por corales y otro dominado por macroalgas carnosas (Mumby y Steneck 2008, Mumby 2009).

Un cambio de estado estable de arrecife coralino a un estado estable dominado por macroalgas carnosas ya ha sido reportado en el CM (Randazzo-Eisemann et al. 2021). Así mismo, estos eventos se han reportado en otros ecosistemas, como el cambio de estado estable de bosques de macroalgas hacia ambientes marinos rocosos, estériles y de baja biodiversidad, como consecuencia de altas abundancias de erizos (Ling et al. 2015, McPherson et al. 2021, Eger et al. 2024). No obstante, en arrecifes de coral también se han registrado estados inestables o intermedios, donde otros organismos bentónicos, además de las macroalgas carnosas, se vuelven dominantes (e.g., esponjas, gorgóneos, algas césped; Norström et al. 2009, Graham et al. 2014) como respuesta a las perturbaciones constantes de origen antropogénico (Norström et al. 2009). Dichos estados intermedios tienden a volverse estables cuando existe una mortalidad coralina a

gran escala y se generan ciclos de retroalimentación positiva, los cuales amplifican y refuerzan el proceso, impidiendo la recuperación del arrecife a su estado original (Norström et al. 2009, Van de Leemput et al. 2016).

Por lo tanto, los arrecifes del PNSAV, probablemente pudieran dirigirse hacia un estado inestable o intermedio dominado por algas césped (Horta-Puga et al. 2020). Similarmente, esto podría ser el caso para los arrecifes del APSALT, ya que también se ha reportado un aumento en la cobertura de las algas césped en el área (Escobar-Vasquez y Chávez 2012, Cancino-Guzmán 2018, González-Gándara y Salas-Pérez 2019), lo que consecuentemente tendría implicaciones en la cobertura coralina de los arrecifes.

Aunque no reflejado en nuestros resultados reportados, las algas césped presentaron mayores coberturas que las macroalgas carnosas durante el análisis de fotogramas del SGM (SGM: 17.81%; APSALT: 14.38%; PNSAV: 20.11%; Enmedio: 14.90%; Tuxpan: 13.85%; Blanca: 27.70%; De Enmedio: 19.50%; Santiaguillo: 13.17%). Lo anterior podría ser alentador para los arrecifes de esta región, ya que se ha visto que los reclutas coralinos son capaces de establecerse y crecer, aunque lentamente, en los tapetes densos de algas césped (Birrell et al. 2005, 2008). Por el contrario, este proceso

de asentamiento de reclutas coralinos no ocurre cuando el suelo marino es dominado por macroalgas carnosas.

De esta manera, si el reclutamiento continúa, los corales podrían superar a las algas césped (Birrell et al. 2005, 2008; Swierts y Vermeij 2016). Sin embargo, es importante tener en cuenta que las algas césped también pueden ser desplazadas por las macroalgas carnosas (Fung et al. 2011), donde la herbivoría de peces y erizos jugarían un papel importante en la competencia entre estos 2 grupos algales (Arias-González et al. 2017).

Los resultados anteriores sugieren que se debe prestar atención especial y monitorear la cobertura de ambos grupos algales en el SGM, ya que el estado observado actualmente podría seguir 2 rumbos: (1) un escenario ideal, con arrecifes dominados por corales o (2) un escenario menos deseado, con predominio de algas césped, lo que implicaría un cambio de fase, similar a lo experimentado en el CM con las macroalgas carnosas. Esto es especialmente relevante considerando que algunos autores, como Harris et al. (2015), han señalado que se prevé un aumento en la abundancia de algas césped en el futuro, dado que estas pueden sobrevivir en condiciones desfavorables para los corales.

El mejor estado de salud del APSALT (bueno) en comparación con el PNSAV (regular) (Tabla 2), coincide con la idea de que los arrecifes del norte de Veracruz (APSALT) están en mejores condiciones de conservación que los del sur (PNSAV; Chávez et al. 2007). Sin embargo, es necesario prestar atención a las comunidades de peces, especialmente en el PNSAV y el arrecife Tuxpan del APSALT, cuyas calificaciones variaron entre crítico y regular (Tabla 2).

Esto podría reflejar la presión pesquera artesanal en la costa veracruzana (Ortiz-Lozano et al. 2019). Además, otro factor a considerar es que solo se muestrearon arrecifes del grupo sur en ambos sistemas, lo que podría haber influido en los resultados, ya que se ha reportado que los arrecifes del grupo sur del PNSAV están en mejor estado de conservación que los del grupo norte (Chávez et al. 2007).

Con respecto a las calificaciones obtenidas, el trabajo de Simoes et al. (2020) clasifica el estado de salud del SGM, APSALT y PNSAV como regular, utilizando indicadores y criterios distintos a los del ISA. Sin embargo, este estudio permite comparar los resultados con los obtenidos en el presente trabajo (Tabla 2), donde las calificaciones para el SGM y APSALT fueron bueno y para el PNSAV fue regular.

Por su parte, el estudio de Pérez-España et al. (2021) utilizó el ISA para evaluar el estado de salud de 15 arrecifes del PNSAV. Aunque las calificaciones individuales de cada indicador difieren de las presentadas en este trabajo, probablemente debido a un ajuste realizado por dichos autores en los criterios ISA, basado en estudios recientes en el PNSAV (últimos 10 años), la calificación promedio obtenida (regular) coincide con la de este estudio. En la presente investigación no se emplearon los criterios ajustados de Pérez-España et al. (2021), ya que se optó por utilizar los criterios ISA establecidos por la HRI para una evaluación estandarizada. Es importante destacar que no existen estudios previos para el

APSALT basados en el ISA, lo que limita la comparación con los resultados presentados aquí.

El PNAC mostró el mejor estado de salud dentro del CM (regular), lo que coincide con lo reportado por McField et al. (2022), donde el PNAC fue identificado como uno de los sitios mejor conservados del CM y SAM, con un 35% de sus arrecifes bajo protección total, más que en cualquier otro lugar de la región. Investigaciones previas en el PNAC, utilizando el ISA, también indican biomasa de peces herbívoros y comerciales en buen estado de salud (Pérez-Cervantes et al. 2017), siendo estos valores los más altos para el SAM (McField et al. 2022).

Este mejor estado de salud del PNAC podría deberse a la estrategia de conservación implementada por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) en 2019, que incluyó la suspensión temporal de actividades turísticas en ciertas áreas del Parque Nacional para favorecer la recuperación tras el impacto del síndrome blanco (CONANP 2019). Además, la circulación de corrientes en la zona podría mitigar los efectos de la sedimentación y residuos continentales (Contreras-Silva et al. 2020).

Los corales del PNAC se consideran entre los más resilientes del CM, con altas coberturas coralinas (Barranco et al. 2016, Contreras-Silva et al. 2020), en donde los arrecifes de sotavento presentan mayor desarrollo al estar protegidos de vientos y tormentas (Fenner 1988). Por otra parte, el estado crítico del PNAX concuerda con lo observado por HRI (2012) y más recientemente por Díaz-Pérez et al. (2016) quienes reportaron condiciones muy degradadas y críticas para el PNAX.

Esto probablemente debido a la presión antropogénica local derivada de las actividades turísticas y la agricultura, así como al manejo inadecuado de los arrecifes en la zona sur del CM (Contreras-Silva et al. 2020). Por lo tanto, nuestros resultados reflejan la intensidad y presión ejercida por el desarrollo costero explosivo de los últimos 14 años en el CM, en donde los arrecifes del PNAC aún presentan las mejores condiciones.

Los arrecifes del SGM y los del PNAC, al ser los más resilientes del CM (Contreras-Silva et al. 2020), podrían actuar como puntos calientes de resiliencia, es decir, zonas donde los corales han demostrado una mayor capacidad para resistir y recuperarse de perturbaciones ambientales y antropogénicas, como el cambio climático y la actividad humana (Nyström et al. 2008; McClanahan et al. 2012; McLeod et al. 2019, 2021). Estas áreas se caracterizan por su estabilidad ecológica y su potencial para servir como refugios naturales, lo que las convierte en sitios clave para la conservación de los arrecifes en la región (McClanahan et al. 2014, McLeod et al. 2019, Bang et al. 2021, Moritsch y Foley 2023). Sin embargo, lo más probable es que la velocidad del cambio climático exceda la velocidad a la que los corales se pueden adaptar (Frieler et al. 2013).

Por lo anterior, es necesario realizar más estudios para los arrecifes del SGM que ayuden a profundizar y comprender los procesos ecológicos y ambientales que hacen posible la

persistencia de estos arrecifes en un entorno de alta sedimentación y turbidez, tal como lo han sugerido Salas-Pérez y Granados-Barba (2008) para el PNSAV. Así como conocer su umbral de tolerancia, ya que la tendencia a futuro es hacia un mayor depósito de sedimentos antropogénicos y estrés termal, el cual además será catastrófico para los arrecifes menos resilientes del CM.

Por último, es necesario mencionar que los resultados de biomásas deben ser tomados con precaución debido que los muestreos se realizaron en periodos diferentes en las 2 regiones, y las abundancias de peces pueden presentar fluctuaciones de acuerdo a la estacionalidad. También es importante considerar que las especies de peces comerciales tienden a ser altamente móviles, recorriendo amplias distancias, por lo que los muestreos de este indicador deben ser realizados con mayor frecuencia para obtener resultados representativos del estado actual de este indicador (McField y Kramer 2007).

El ISA ha demostrado ser clave para conocer la condición de arrecifes a nivel de una región como el SAM. Sin embargo, para obtener un conocimiento más detallado de otras regiones, es fundamental considerar otros indicadores locales como la calidad de agua como lo han sugerido Horta-Puga y Tello Musi (2009), y Simoes et al. (2020) para el Golfo de México, ya que se ha observado que las coberturas de los grupos algales están influenciadas por condiciones ambientales como es la calidad de agua (Horta-Puga et al. 2020).

Es esencial implementar un programa continuo de evaluaciones de salud arrecifal para los arrecifes del SGM y CM. La evaluación periódica permite comparar tendencias a lo largo del tiempo, proporcionando una medida real de la salud arrecifal. Estas evaluaciones, junto con estrategias de manejo basadas en la resiliencia (McLeod et al. 2019, Obura et al. 2019, Vardi 2021, Moritsch y Foley 2023), serán clave para la gestión y conservación de los arrecifes en el Atlántico mexicano.

CONCLUSIONES

De los resultados obtenidos en este estudio empleando el ISA, sobresalen las siguientes conclusiones: (a) los arrecifes del SGM presentaron mayor cobertura de corales que los del CM; (b) un cambio de fase ya es evidente en el CM, mientras que para el SGM las bajas coberturas de macroalgas carnosas indicarían que aún se encuentra en una etapa intermedia; (c) las altas coberturas de macroalgas carnosas en el CM afectaron el estado de salud negativamente; (d) las menores biomásas de peces herbívoros reportadas en el CM podrían corroborar su relación con las altas coberturas de macroalgas observadas; (e) las mayores biomásas de peces comerciales registradas en el CM, particularmente en el PNAC, sugieren la eficacia e importancia de las estrategias de conservación; y por último, (f) los arrecifes del SGM presentaron mejor estado de salud que los del CM, lo cual podría estar relacionado con la historia natural y antropogénica propia de ambas regiones.

DECLARACIONES FINALES

Material suplementario

Este trabajo incluye el siguiente material suplementario: (1) base de datos con la cobertura de corales, (2) base de datos con la cobertura de algas césped y (3) fotografías de los arrecifes muestreados. El material suplementario de este trabajo se puede descargar de los enlaces: (1) <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarinas/article/view/3501/420421182>, (2) <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarinas/article/view/3501/420421183> y (3) <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarinas/article/view/3501/420421185>.

Agradecimientos

Agradecemos a los estudiantes de la Universidad Veracruzana, al M.M.Z.C Mateo Sabidos Itzá y al M.C. José Héctor Lara Arenas por su apoyo en el trabajo de campo, y en especial a este último por su valiosa asesoría en los análisis estadísticos.

Fondos

Este estudio fue financiado por el Tecnológico Nacional de México a través del proyecto “Variables indicativas del estado de salud de ecosistemas costeros II” (clave. 16976.23-P) y el SECIHTI con número de beca 456078 al primer autor.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Contribuciones de autor

Conceptualización: DC, CAVS; Curación de datos: DC, CAVS; Análisis formal: DC, CAVS; Adquisición de financiamiento: DC, CAVS; Investigación: DC, CAVS; Metodología: DC, CAVS, HPE; Administración del proyecto: CAVS; Recursos: DC, CAVS; Software: DC, CAVS; Supervisión: CAVS, HPE, LAF; Validación: CAVS, HPE, LAF; Visualización: DC, CAVS, HPE, LAF; Redacción—borrador original: DC, CAVS; Redacción—revisión y edición: CAVS, HPE, LAF.

Disponibilidad de datos

Los datos están disponibles como Material Suplementario.

Aprobaciones y permisos éticos para estudios con animales

Este estudio se realizó con la aprobación ética de la CONANP y con todos los permisos necesarios F00.9.DPNAC/174/2023, F00.9.DPNAX/210/2023; el estudio

cumplió con todas las normas correspondientes para el uso justificado de animales en investigación y su bienestar.

Uso de herramientas de IA

Los autores no utilizaron ninguna herramienta de inteligencia artificial para este trabajo.

REFERENCIAS

- Adam TC, Burkepile DE, Ruttenberg BI, Paddock MJ. 2015. Herbivory and the resilience of Caribbean coral reefs: knowledge gaps and implications for management. *Mar Ecol Prog Ser.* 520:1-20. <https://doi.org/10.3354/meps11170>
- Alvarez-Filip L, Carricart-Ganivet J, Horta-Puga G, Iglesias-Prieto R. 2013. Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Sci Rep.* 3:3486. <https://doi.org/10.1038/srep03486>
- Alvarez-Filip L, Estrada-Saldivar N, Pérez-Cervantes E, Molina-Hernández A, González-Barrios FJ. 2019. A rapid spread of the stony coral tissue loss disease outbreak in the Mexican Caribbean. *PeerJ Preprints.* 7:e8069. <https://doi.org/10.7717/peerj.8069>
- Alvarez-Filip L, González-Barrios FJ, Pérez-Cervantes E, Molina-Hernández A, Estrada-Saldivar N. 2022. Stony coral loss decimated Caribbean coral populations and reshaped reef functionality. *Commun Biol.* 5(1):440. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03398-6>
- Anderson MJ, Walsh DCI. 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecol Monogr.* 83(4):557-574. <https://doi.org/10.1890/12-2010.1>
- Anthony KRN, Marshall PA, Abdulla A, Beeden R, Bergh C, Black R, Eakin CM, Game ET, Gooch M, Graham NAJ, et al. 2015. Operationalizing resilience for adaptive coral reef management under global environmental change. *Glob Chang Biol.* 21(1):48-61. <https://doi.org/10.1111/gcb.12700>
- Ardissou PL, May-Ku MA, Herrera-Dorantes MT, Arellano-Guillermo A. 2011. El Sistema Arrecifal Mesoamericano-México: consideraciones para su designación como Zona Marítima Especialmente Sensible = The Mesoamerican Barrier Reef System-Mexico: considerations for its designation as a Particularly Sensitive Sea Area. *Hidrobiológica.* 21(3):261-280.
- Argüelles J, Brenner J, Pérez-España H. 2019. Línea base para el monitoreo de los arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) a través de la metodología AGRRA (Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment): Universidad Veracruzana, The Nature Conservancy, Sea & Reef. Technical Report. 26 p. <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.2.35372.92807>
- Arias-González JE, Fung T, Seymour RM, Garza-Pérez JR, Acosta-González G, Bozec Y-M, Johnson CR. 2017. A coral-algal phase shift in Mesoamerica not driven by changes in herbivorous fish abundance. *PLoS ONE.* 12(4):e0174855. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174855>
- Arias-González JE, Legendre P, Rodríguez-Zaragoza FA. 2008. Scaling up beta diversity on Caribbean coral reefs. *J Exp Mar Bio Eco.* 366(1-2):28-36. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.035>
- Aronson RB, Edmunds PJ, Precht WF, Swanson DW, Levitan DR. 1994. Large-scale, long-term monitoring of Caribbean coral reefs: Simple, quick, inexpensive techniques. *Atoll Res Bull.* 421(421):1-19. <https://doi.org/10.5479/si.00775630.421.1>
- Avendaño-Álvarez O, Salas-Monreal D, Marín-Hernández M, Salas de-León DA, Monreal-Gómez MA. 2017. Annual hydrological variation and hypoxic zone in a tropical reef system. *Reg Stud Mar Sci.* 9:145-155. <http://doi.org/10.1016/j.rsma.2016.12.007>
- Bang AHY, Kuo C-Y, Wen CK-C, Cherh K-L, Ho M-J, Cheng N-Y, Chen Y-C, Chen CA. 2021. Quantifying coral reef resilience to climate change and human development: An evaluation of multiple empirical frameworks. *Front Mar Sci.* 7:610306. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.610306>
- Barranco LM, Carriquiry JD, Rodríguez-Zaragoza FA, Cupul-Magaña AL, Villaescusa JA, Calderón-Aguilera LE. 2016. Spatiotemporal variations of live coral cover in the northern Mesoamerican Reef System, Yucatan Peninsula, Mexico. *Sci Mar.* 80(2):143-150. <http://dx.doi.org/10.3989/scimar.04294.23A>
- Barrera-Falcon E, Rioja-Nieto R, Hernández-Landa RC, Torres-Irineo E. 2021. Comparison of standard Caribbean coral reef monitoring protocols and underwater digital photogrammetry to characterize hard coral species composition, abundance and cover. *Front Mar Sci.* (8):722569. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.722569>
- Bellwood DR, Fulton CJ. 2008. Sediment-mediated suppression of herbivory on coral reefs: Decreasing resilience to rising sea levels and climate change? *Limnol Oceanogr.* 53(6):2695-2701. <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.6.2695>
- Bindoff NL, Cheung WWL, Kairo JG, Aristegui J, Guinder VA, Hallberg R, Hilmi N, Jiao N, Karim MS, Levin L, et al. 2019. Changing ocean, marine ecosystems, and dependent communities. In: Pörtner HO, Roberts DC, MassonDelmotte V, Zhai P, Tignor M, Poloczanska E, Mintenbeck K, Alegría A, Nicolai M, Okem A, Petzold J, Rama B, Weyer NM (eds.), IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate. Cambridge (UK) and New York (USA): Cambridge University Press. p. 447-587.
- Birrell CL, McCook LJ, Willis BL. 2005. Effects of algal turfs and sediment on coral settlement. *Mar Pollut Bull.* 51(1-4):408-414. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.10.022>
- Birrell CL, McCook LJ, Willis BL, Diaz-Pulido GA. 2008. Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs. In: Gibson RN, Atkinson RJA, Gordon JDM (eds.), *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review.* 1st ed. Boca Raton (USA): Taylor and Francis. p. 25-63.
- Blanchon P. 2011. Geomorphic Zonation. In: Hopley D. (ed.), *Encyclopedia of Modern Coral Reefs.* Encyclopedia of Earth Sciences Series. Dordrecht (Netherlands): Springer. p. 469-486. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2639-2_33
- Browne NK, Smithers SG, Perry CT, Ridd PV. 2012. A field-based technique for measuring sediment flux on coral reefs: application to turbid reefs on the Great Barrier Reef. *J Coastal Res.* 28(5):1247-1262. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-11-00171.1>
- Caballero-Aragón H, Perera Valderrama S, Cerdeira-Estrada S, Martell-Dubois R, Rosique-de la Cruz L, Álvarez-Filip L, Pérez-Cervantes E, Estrada-Zaldivar N, Ressler R. 2020a. Coral Reef Status Report Card Arrecife de Puerto Morelos National Park, México, 2019. Puerto Morelos (Mexico): CONABIO. Technical Report, No. 1. 29 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.31957.91362>
- Caballero-Aragón H, Perera-Valderrama S, Cerdeira-Estrada S, Martell-Dubois R, Rosique-de la Cruz L, Álvarez-Filip L, Pérez-Cervantes E, Estrada-Saldivar N, Ressler R. 2020b. Puerto Morelos coral reefs, their current state and classification by a scoring system. *Diversity.* 12(7):272. <https://doi.org/10.3390/d12070272>

- Cancino-Guzmán HE. 2018. Propuesta de monitoreo para detectar cambios en la cobertura coralina de los arrecifes del norte de Veracruz, México [dissertation]. [Mexico]: Universidad Veracruzana. 52 p.
- Carballo-Para RM. 2016. Identificación del flujo subterráneo como consecuencia de la incidencia de plaguicidas y de cargas hidráulicas en una zona de campo de golf de la Riviera Maya [dissertation]. [Mexico]: Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. 120 p.
- Carlot J, Vousdoukas M, Rovere A, Karambas T, Lenihan HS, Kayal M, Adjeroud M, Pérez-Rosales G, Hedouin L, Parravicini V. 2023. Coral reef structural complexity loss exposes coastlines to waves. *Sci Rep.* 13:1683. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-28945-x>
- Carrasco DE. 2022. Impacts of Nitrogen Enrichment on Corals-A Remote Sensing Approach [dissertation]. [USA]: University of San Francisco. 84 p.
- Carriart-Ganivet JP, Horta-Puga G. 1993. Arrecifes de coral en México. In: Salazar-Vallejo SI, González NE (eds.), Biodiversidad Marina y Costera de México. Mexico (Mexico): Comisión Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad y Centro de Investigación de Quintana Roo. p. 80-92.
- Carriquiry JD, Horta-Puga G. 2010. The Ba/Ca record of corals from the southern Gulf of Mexico: Contributions from land-use changes, fluvial discharge and oil-drilling muds. *Mar Pollut Bull.* 60(9):1625-1630. <https://doi.org/10.1016/j.marpollbul.2010.06.007>
- [CCMI] Central Caribbean Marine Institute. 2023. Little Cayman Reef Report Card 2022: CCMI; [accessed 2024 Apr 18]. <https://reefresearch.org/wp-content/uploads/2023/06/HRR-2022-For-Release.pdf>
- Ceccarelli DM, Evans RD, Logan M, Mantel P, Puotinen M, Petus C, Russ GR, Williamson DH. 2020. Long-term dynamics and drivers of coral and macroalgal cover on inshore reefs of the Great Barrier Reef Marine Park. *Ecol Appl.* 30(1):e02008. <https://doi.org/10.1002/eap.2008>
- Chávez E, Tunnell JW Jr, Withers K. 2007. Reef zonation and ecology: Veracruz shelf and Campeche Bank. In: Tunnell JW Jr, Chavez E, Withers K (eds.), Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico. Corpus Christi (USA): A & M University Press. p. 41-67.
- Chávez-Hidalgo A. 2009. Conectividad de los arrecifes coralinos del Golfo de México y Caribe Mexicano [dissertation]. [Mexico]: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 170 p.
- Clarke K, Gorley R. 2015. PRIMER Version 7: Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research. User manual/tutorial; [accessed 2024 Sep 18]. <https://docslib.org/doc/13284522/krc-clarke-rn-gorley-user-manual-tutorial>
- [CONABIO] Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 2013. Estrategia para la Conservación y Uso Sustentable de la Biodiversidad del Estado de Veracruz: CONABIO; [accessed 2024 Apr 18]. <https://faolex.fao.org/docs/pdf/mex211469.pdf>
- [CONANP] Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2019. Estrategia de Conservación para Arrecifes Saludables en Cozumel: CONANP; [accessed 2024 Apr 28]. <https://nmsfloridakeys.blob.core.windows.net/floridakeys-prod/media/docs/2019-cozumel-bulletin.pdf>
- Congreso del Estado. 2001. IX Legislatura del Estado de Quintana Roo: Congreso del Estado; [accessed 2025 Feb 5]. https://documentos.congresoqroo.gob.mx/historial/09_legislatura/decretos/3anio/2PO/dec110/I0920010911001.pdf
- Contreras-Silva AI, Tilstra A, Migani V, Thiel A, Pérez-Cervantes E, Estrada-Saldívar N, Elias-Ilosvay X, Mott C, Alvarez-Filip L, Wild C. 2020. A meta-analysis to assess long-term spatiotemporal changes of benthic coral and macroalgae cover in the Mexican Caribbean. *Sci Rep.* 10(1):8897. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-65801-8>
- Dahlgren C, Sherman K, Haines L, Knowles L, Callwood K. 2020. Bahamas Coral Reef Report Card Volume 2: 2015-2020. p. 36.
- Dee SG, Torres MA, Martindale RC, Weiss A, DeLong KL. 2019. The future of reef ecosystems in the Gulf of Mexico: insights from coupled climate model simulations and ancient hot-house reefs. *Front Mar Sci.* 6:691. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00691>
- Delgado-Pech B. 2016. Comunidades de macroalgas en arrecifes coralinos de Quintana Roo: composición taxonómica y patrones de colonización [dissertation]. [Mexico]: Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. 113 p.
- Díaz-Pérez L, Rodríguez-Zaragoza FA, Ortiz M, Cupul-Magaña AL, Carriquiry JD, Ríos-Jara E, Rodríguez-Troncoso AP, García-Rivas M del C. 2016. Coral reef health indices versus the biological, ecological and functional diversity of fish and coral assemblages in the Caribbean Sea. *Plos One.* 11(11):e0167252. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161812>
- Díaz-Pulido G, Harii S, McCook LJ, Hoegh-Guldberg O. 2010. The impact of benthic algae on the settlement of a reef-building coral. *Coral Reefs.* 29(1):203-208. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0573-x>
- Downs CA, Woodley CM, Richmond RH, Lanning LL, Owen R. 2005. Shifting the paradigm of coral-reef "health" assessment. *Mar Pollut Bull.* 51(5-7):486-494. <https://doi.org/10.1016/j.marpollbul.2005.06.028>
- Eagleson RG, Álvarez-Filip L, Lumsden JS. 2023. A review of research on the mustard hill Coral, *Porites astreoides*. *Diversity.* 15(3):462. <https://doi.org/10.3390/d15030462>
- Eger AM, Blain CO, Brown AL, Chan SSW, Miller KI, Vergés A. 2024. Kelp forests versus urchin barrens: a comparison of ecosystem functions and services provided by two alternative stable marine habitats. *Proc R Soc B.* 29:20241539. <http://doi.org/10.1098/rspb.2024.1539>
- Escobar-Vásquez C, Chávez EA. 2012. Coral community structure at Isla Lobos reef, Gulf of Mexico. In: Yellowlees D, Hughes TP (eds.), Proceedings of the 12th International Coral Reef Symposium, 15A Biodiversity and Systematic: general session, 2012 Jul 9-13. Cairns (Australia).
- Estrada-Medina H, Jiménez-Osornio JJ, Álvarez-Rivera O, Barrientos-Medina RC. 2019. El karst de Yucatán: su origen, morfología y biología = The karst of Yucatan: its origin, morphology and biology. *Acta univ.* 29:e2292.
- Feng YT, Bethel BJ, Tian Y, Dong CM, Liang J, Yao YL, Yuan J, Chen Y, Chen SJ, Yu Y. 2023. Marine heatwaves in the Gulf of Mexico 1983–2021: Statistics, recent intensifications, and threats on coral reefs. *Adv Clim Chang Res.* 14(4):560-572. <https://doi.org/10.1016/j.accre.2023.08.006>
- Fenner DP. 1988. Some leeward reefs and corals of Cozumel, Mexico. *Bull Mar Sci.* 42(1):133-144.
- Frieler K, Meinshausen M, Golly A, Mengel M, Lebek K, Donner SD, Hoegh-Guldberg O. 2013. Limiting global warming to 2 °C is unlikely to save most coral reefs. *Nat Clim Change.* 3:165-170. <https://doi.org/10.1038/nclimate1674>
- Froese R, Pauly D. 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication version. Stockholm (Sweden): FishBase; [accessed 2023 Sep 19]. www.fishbase.org
- Fung T, Seymour RM, Johnson CR. 2011. Alternative stable states and phase shifts in coral reefs under anthropogenic stress. *Ecology.* 92(4):967-982. <https://doi.org/10.1890/10-0378.1>
- Gil-Agudelo DL, Cintra-Buenrostro CE, Brenner J, González-Díaz P, Kiene W, Lusic C, Pérez-España H. 2020. Coral reefs in the Gulf of Mexico large marine ecosystem:

- conservation status, challenges, and opportunities. *Front Mar Sci.* 6(807):1-20.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00807>
- Gil-Agudelo DL, Navas-Camacho R, Rodríguez-Ramírez A, Reyes-Nivia MC, Bejarano S, Garzón-Ferreira J, Smith GW. 2009. Enfermedades coralinas y su investigación en los arrecifes colombianos = Coral diseases and their research in Colombian reefs. *Bol Invest Mar Cost.* 38(2):189-224.
- Goatley CHR, Bonaldo RM, Fox RJ, Bellwood DR. 2016. Sediments and herbivory as sensitive indicators of coral reef degradation. *Ecol Soc.* 21(1):29.
<https://doi.org/10.5751/ES-08334-210129>
- González-Barrios FJ. 2019. Cambios en la estructura de los ensamblajes coralinos y su efecto en la funcionalidad de los arrecifes del Caribe Mexicano [dissertation]. [Mexico]: Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. 59 p.
- González-Gándara C, Lozano Vilano M, De la Cruz Francisco V, Domínguez Barradas C. 2013. Peces del sistema arrecifal Lobos-Tuxpan, Veracruz, México = Fish of the Lobos-Tuxpan Reef System, Veracruz, Mexico. *Universidad y Ciencia.* 28(2):191-208.
- González-Gándara C, Salas-Pérez JJ. 2019. Caracterización del sustrato bentónico del arrecife Tuxpan, Veracruz, México, con énfasis en la comunidad de corales escleractinios = Characterization of benthic substrate of Tuxpan reef, Veracruz, Mexico with emphasis on scleractinian coral community. *Rev Biol Mar Oceanogr.* 54(3):259-271.
<https://doi.org/10.22370/rbmo.2019.54.3.2009>
- González-González M, De la Cruz-Francisco V, Morales-Quijano I, Orduña-Medrano RE. 2016. Diversidad y cobertura de la comunidad bentónica del arrecife Enmedio, Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan, México = Diversity and coverage of the benthic community at Enmedio reef, Lobos-Tuxpan Reef System, Mexico. *Rev Mar Cost.* 8(2):47-65.
<https://doi.org/10.15359/revmar.8-2.3>
- Goreau TJF, Hayes RL. 2024. 2023 record marine heatwaves: Coral Bleaching HotSpot maps reveal global sea surface temperature extremes, coral mortality and ocean circulation changes.
<https://doi.org/10.31223/X54M5R>
- Graham NAJ, Bellwood DR, Cinner JE, Hughes TP, Norström AV, Nyström M. 2013. Managing resilience to reverse phase shifts in coral reefs. *Front Ecol Environ.* 11(10):541-548.
<https://doi.org/10.1890/120305>
- Graham NAJ, Cinner JE, Norström AV, Nyström M. 2014. Coral reefs as novel ecosystems: Embracing new futures. *Curr Opin Env Sust.* 7:9-14.
<https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.11.023>
- Graham NAJ, Nash KL. 2013. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs.* 32(2):315-326.
<https://doi.org/10.1007/s00338-012-0984-y>
- Guendulain-García SD, Banaszak AT, Álvarez-Filip L, Quattrini AM, Lopez-Perez A. 2024. Three-dimensional morphological variation and physical functionality of Caribbean corals. *Coral Reefs* 43:405-413.
<https://doi.org/10.1007/s00338-024-02472-1>
- Guerrero L, Sheinbaum J, Mariño-Tapia I, González-Rejón JJ, Pérez-Brunius P. 2020. Influence of mesoscale eddies on cross-shelf Exchange in the western Gulf of Mexico. *Cont Shelf Res.* 209:104243.
<https://doi.org/10.1016/j.csr.2020.104243>
- Harris JL, Lewis LS, Smith JE. 2015. Quantifying scales of spatial variability in algal turf assemblages on coral reefs. *Mar Ecol Prog Ser.* 532:41-57.
<https://doi.org/10.3354/meps11344>
- Heilprin A. 1890. The corals and coral reefs of the western waters of the Gulf of Mexico. *Proc Acad Nat Sci Philadelphia.* 42:303-316.
- Henley BJ, McGregor HV, King AD, Hoegh-Guldberg O, Arzey AK, Karoly DJ, Lough JM, DeCarlo TM, Linsley BK. 2024. Highest ocean heat in four centuries places Great Barrier Reef in danger. *Nature.* 632:320-326.
<https://doi.org/10.1038/s41586-024-07672-x>
- Hongo C, Kayanne H. 2009. Holocene coral reef development under windward and leeward locations at Ishigaki Island, Ryukyu Islands, Japan. *Sediment Geol.* 214(1-4):62-73.
<https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2008.01.011>
- Horta-Puga G. 2003. Condition of selected reef sites in the Veracruz Reef System (stony corals and algae). In: Lang JC (ed.), Status of Coral Reefs in the Western Atlantic: Results of Initial Surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program. *Atoll Res Bull.* 496(20):3610-369.
<https://doi.org/10.5479/si.00775630.20.360>
- Horta-Puga G, Alvarez-Filip L, Cabral-Tena RA, López-Pérez A, Ortiz-Lozano L, Pérez-España H, Reyes-Bonilla H. 2019. Coastal coral reefs in Mexico. In: Botello AV, Villanueva SF, Gutiérrez J (eds.), *Costas y Mares Mexicanos: Contaminación, Impactos, Vulnerabilidad y Cambio Climático.* Campeche (Mexico): Universidad Autónoma de Campeche. p. 329-366.
<https://doi.org/10.26359/epomex.0419>
- Horta-Puga G, Tello-Musi JL. 2009. Sistema Arrecifal Veracruzano: condición actual y programa permanente de monitoreo: Primera Etapa. Mexico City: Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. SNIB-CONABIO proyecto No. DM005 [accessed 2024 Apr 18].
<https://www.snib.mx/iptconabio/resource?r=SNIB-DM005>
- Horta-Puga G, Tello-Musi JL, Beltrán-Torres A, Carricart-Ganivet JP, Carriquiry JD, Villaescusa-Celaya J. 2015. Veracruz Reef System: a hermatypic coral community thriving in a sedimentary terrigenous environment. In: Granados-Barba A, Ortiz-Lozano L, Salas-Monreal D, González-Gándara C (eds.), *Aportes al Conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: Hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México.* Campeche (Mexico): Universidad Autónoma de Campeche. p. 181-208.
- Horta-Puga G, Tello-Musi JL, Córdova A, Gutiérrez-Carrillo A, Gutiérrez-Martínez J, Morales-Aranda AA. 2020. Spatio-temporal variability of benthic macroalgae in a coral reef system highly influenced by fluvial discharge: Veracruz, Gulf of Mexico. *Mar Ecol.* 41(4):e12596.
<https://doi.org/10.1111/maec.12596>
- [HRI] Healthy Reefs Initiative. 2008. Eco-health Report Card for the Mesoamerican Reef: An Evaluation of Ecosystem Health. 14 p.
- [HRI] Healthy Reefs Initiative. 2012. Report Card for the Mesoamerican Reef: An Evaluation of Ecosystem Health. 22 p.
- Humann P, Deloach N. 2013. Reef Coral Identification: Florida Caribbean Bahamas. 3rd ed. Florida (USA): New World Publications Inc. 270 p.
- Januchowski-Hartley FA, Bauman AG, Morgan KM, Seah JCL, Huang D, Todd PA. 2020. Accreting coral reefs in a highly urbanized environment. *Coral Reefs.* 39:717-731.
<https://doi.org/10.1007/s00338-020-01953-3>
- Jordán-Dahlgren E, Rodríguez-Martínez RE. 2003. The Atlantic coral reefs of México. In: Cortés J (ed.), *Latin American Coral Reefs.* Elsevier. p. 131-158.
<https://doi.org/10.1016/B978-044451388-5/50007-2>
- Kramer P, McField M, Álvarez Filip L, Drysdale I, Rueda Flores M, Giró A, Pott R. 2015. 2015 Report Card for the Mesoamerican Reef. Healthy Reefs Initiative. Franklin Dodd Communications. 27 p.
- Kuffner IB, Lidz BH, Hudson JH, Anderson JS. 2015. A century of ocean warming on Florida Keys coral reefs: historic in situ observations. *Estuar Coasts.* 38:1085-1096.
<https://doi.org/10.1007/s12237-014-9875-5>
- Kuriakose S. 2014. Estimation of length weight relationship in fishes: ICAR-Central Marine Fisheries Research Institute.

- p. 215-220; [accessed 2024 Apr 18]. <https://core.ac.uk/download/pdf/95776221.pdf>
- Lachs L, Donner SD, Mumby PJ, Bythell JC, Humanes A, East HK, Guest JR. 2023. Emergent increase in coral thermal tolerance reduces mass bleaching under climate change. *Nat Commun.* 14:4939. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-40601-6>
- Lara M, Padilla C, García C, Espejel JJ. 1992. Coral Reefs of Veracruz Mexico I. Zonation and Community. Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, 1992 Jun 22-27. Guam (GU). p. 535-544.
- Lara-Arenas JH, Villegas-Sánchez CA. 2016. AEFEBE v1.1 Software para analizar fotogramas del bentos. Mexico: Tecnológico Nacional de México/ Instituto Tecnológico de Chetumal.
- Lima LFO, Bursch H, Dinsdale EA. 2022. Win some, lose some: The ecophysiology of *Porites astreoides* as a key coral species to Caribbean reefs. *Front Mar Sci.* 9:908734. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.908734>
- Ling SD, Scheibling RE, Rassweiler A, Johnson CR, Shears N, Connell SD, Salomon AK, Norderhaug KM, Pérez-Matus A, Hernández JC, et al. 2015. Global regime shift dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing. *Phil Trans R Soc B.* 370:20130269. <http://doi.org/10.1098/rstb.2013.0269>
- López-Padierna M. 2017. Distribution and condition of stony corals in the Veracruz Reef System National Park: A management perspective [dissertation]. Florida [United States]: Nova Southeastern University Halmos College of Natural Science and Oceanography. 58 p.
- Lozano-Nathal GA, Ponce-Jiménez MP. 2018. Tuxpan, Veracruz, espacio urbano, barrios y tradiciones de una ciudad marítima y fluvial. Finales del siglo XIX a principios Del siglo XX: INAH. 12 p; [accessed 2024 Apr 28]. <https://estudioshistoricos.inah.gob.mx/wp-content/uploads/Gema-Lozano-y-Mar%C3%ADadel-Pilar-Ponce-Tuxpan-Veracruz-espacio-urbano-barrios-y-tradiciones-de-una-ciudad-mar%C3%ADtima-y-fluvial.pdf>
- Martínez-Rendis A, Acosta-González G, Hernández-Stefanoni JL, Arias-González JE. 2015. Quantifying the reefscape transformation of a coastal Caribbean coral reef during a phase shift and the associated coastal landscape change. *Mar Ecol.* 37(3):697-710. <https://doi.org/10.1111/maec.12334>
- Mateos-Jasso A, Zavala-Hidalgo J, Romero-Centeno R, Allende-Aranda ME. 2012. Variability of the thermohaline structure in the northern Veracruz Coral Reef System, Mexico. *Cont Shelf Res.* 50-51:30-40. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2012.10.001>
- McClanahan TR, Ateweberhan M, Darling ES, Graham NAJ, Muthiga NA. 2014. Biogeography and change among regional coral communities across the Western Indian Ocean. *PLoS ONE.* 9(4):e93385. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093385>
- McClanahan TR, Donner SD, Maynard JA, MacNeil MA, Graham NAJ, Maina J, Baker AC, Alemu IJB, Beger M, Campbell SJ, et al. 2012. Prioritizing key resilience indicators to support coral reef management in a changing climate. *PLoS One.* 7(8):e42884. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042884>
- McField M, Kramer P. 2007. Healthy Reefs for Healthy People: A Guide to Indicators of Reef Health and Social Well-Being in the Mesoamerican Reef Region. Miami (USA): Franklin Trade Graphics. p. 208.
- McField M, Soto M, Craig N, Giro A, Drysdale I, Guerrero C, Rueda M, Kramer P, Canty S, Muñoz I. 2022. 2022 Mesoamerican Reef Report Card = Reporte del Arrecife Mesoamericano 2022: Healthy Reefs Initiative. 35 p.
- McField M, Soto M, Martínez R, Giró A, Guerrero C, Rueda M, Kramer P, Roth L, Muñoz I. 2024. 2024 Mesoamerican Reef Report Card = Reporte del Arrecife Mesoamericano 2024: Healthy Reefs for Health People. 29 p.
- McLeod E, Anthony KRN, Mumby PJ, Maynard J, Beeden R, Graham NAJ, Heron SF, Hoegh-Guldberg O, Jupiter S, MacGowan P, et al. 2019. The future of resilience-based management in coral reef ecosystems. *J Environ Manage.* 233:291-301. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.034>
- McLeod E, Shaver EC, Beger M, Koss J, Grimsditch G. 2021. Using resilience assessments to inform the management and conservation of coral reef ecosystems. *J Environ Manage.* 277:111384. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111384>
- McPherson ML, Finger DJI, Houskeeper HF, Bell TW, Carr MH, Rogers-Bennett L, Kudela RM. 2021. Large-scale shift in the structure of a kelp forest ecosystem co-occurs with an epizootic and marine heatwave. *Commun Biol.* 4:298. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-01827-6>
- Melgarejo-Vivanco JL. 1960. Breve Historia de Veracruz. Xalapa (Mexico): Gobierno del estado de Veracruz. 268 p.
- Merino M. 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. *J Mar Syst.* 13(1-4):101-121. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(96\)00123-6](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(96)00123-6)
- Merino M, Czitrom S, Jordán E, Martín E, Thomé P, Moreno O. 1990. Hydrology and rain flushing of the Nichupté Lagoon System, Cancún, México. *Estuar Coast Shelf Sci.* 30(3):223-237. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(90\)90049-W](https://doi.org/10.1016/0272-7714(90)90049-W)
- Morelock J, Koenig KJ. 1967. Terrigenous sedimentation in a shallow water coral reef environment. *J Sediment Res.* 37(4):1001-1005. <https://doi.org/10.1306/74D71811-2B21-11D7-8648000102C1865D>
- Moritsch M, Foley M. 2023. Where are resilience-based management strategies appropriate for coral reefs? Mapping environmental conditions and trends in coral cover in Guam and American Samoa. *Cienc Mar.* 49:3384. <https://doi.org/10.7773/cm.y2023.3384>
- Mumby PJ. 2009. Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs.* 28:761-773. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0506-8>
- Mumby PJ, Steneck RS. 2008. Coral reef management and conservation in light of rapidly evolving ecological paradigms. *Trends Ecol Evol.* 23(10):555-563. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.011>
- Norström AV, Nyström M, Lokrantz J, Folke C. 2009. Alternative states on coral reefs: Beyond coral-macroalgal phase shifts. *Mar Ecol Prog Ser.* 376:295-306. <https://doi.org/10.3354/meps07815>
- Nyström M, Graham NAJ, Lokrantz J, Norström AV. 2008. Capturing the cornerstones of coral reef resilience: linking theory to practice. *Coral Reefs.* 27:795-809. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0426-z>
- Obura DO, Aeby G, Amornthammarong N, Appeltans W, Bax N, Bishop J, Brainard RE, Chan S, Fletcher P, Gordon TAC, et al. 2019. Coral reef monitoring, reef assessment technologies, and ecosystem-based management. *Front Mar Sci.* 6(580):1-21. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00580>
- Ortiz-Lozano L, Colmenares-Campos C, Gutiérrez-Velázquez AL. 2019. Arrecifes sumergidos y su relevancia para el corredor arrecifal del suroeste del Golfo de México. In: Granados-Barba A, Ortiz-Lozano L, González-Gándara C, Salas-Monreal D (eds.), Estudios Científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México. Campeche (Mexico): Universidad Autónoma de Campeche. p. 1-35.
- Ortiz-Lozano L, Pérez España H, Granados-Barba A, González-Gándara C, Gutiérrez-Velázquez A, Martos J. 2013. The reef corridor of the southwest Gulf of Mexico: Challenges for its

- management and conservation. *Ocean Coast Manag.* 86:22-32. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.10.006>
- Pereira L. 2021. Macroalgae. *Encyclopedia.* 1(1):177-188. <https://doi.org/10.3390/encyclopedia1010017>
- Pérez-Cervantes E, Navarro-Espinoza E, Estrada-Saldivar NE, Espinosa-Andrade N, Melo-Merino SM, Rivas-Soto M, Álvarez-Filip L. 2017. Estado de Conservación de los Arrecifes de Coral de la Península de Yucatán. Mexico City (Mexico): Greenpeace-Universidad Nacional Autónoma de México. Technical Report. 24 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.16755.63526>
- Pérez-España H, Ávila-Gutiérrez PS, Melo-Merino SM, Berumen-Solórzano P, Flores-Arévalo RR. 2015. Patrones interanuales e interarrecifales de las comunidades de peces, corales y equinodermos en el Sistema Arrecifal Veracruzano. In: Granados-Barba A, Ortiz-Lozano L, Salas-Monreal D, González-Gándara C (eds.), *Aportes al Conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: Hacia el Corredor Arrecifal del suroeste del Golfo de México.* Veracruz (Mexico): Universidad Autónoma de Campeche. p. 159-178.
- Pérez-España H, Vargas-Hernández JM, Horta-Puga G, Miranda-Zacarías J, Vázquez-Machorro A, Tello-Musi JL, Sánchez-Castro JL, González-Baca CA. 2021. Estado de salud de los arrecifes del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. Mexico. 1 p.
- Perry CT, Smithers SG, Gulliver P, Browne NK. 2012. Evidence of very rapid reef accretion and reef growth under high turbidity and terrigenous sedimentation. *Geology.* 40(8):719-722. <https://doi.org/10.1130/G33261.1>
- Quezada-Perez F, Mena S, Fernández-García C, Alvarado JJ. 2023. Status of coral reef communities on the Caribbean coast of Costa Rica: Are we talking about corals or macroalgae reefs? *Oceans.* 4(3):315-330. <https://doi.org/10.3390/oceans4030022>
- Randazzo-Eisemann Á, Garza-Pérez JR, Penié-Rodríguez I, Figueroa-Zavala B. 2021. 25 years of multiple stressors driving the coral-algae phase shift in Akumal, Mexico. *Ocean Coast Manag.* 214(4):105917. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2021.105917>
- Rioja-Nieto R, Alvarez-Filip L. 2019. Coral reef systems of the Mexican Caribbean: Status, recent trends and conservation. *Mar Pollut Bull.* 140:615-625. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.07.005>
- Robertson DR, Pérez-España H, Domínguez-Domínguez O, Estapé CJ, Estapé AM. 2019. An update to the inventory of shore-fishes from the Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz, México. *ZooKeys.* 882:127-157. <https://doi.org/10.3897/zookeys.882.38449>
- Roche RC, Williams GJ, Turner JR. 2018. Towards developing a mechanistic understanding of coral reef resilience to thermal stress across multiple scales. *Curr Clim Change Rep.* 4:51-64. <https://doi.org/10.1007/s40641-018-0087-0>
- Rogers CS, Ramos-Scharrón CE. 2022. Assessing effects of sediment delivery to coral reefs: A Caribbean watershed perspective. *Front Mar Sci.* 8:773968. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.773968>
- Ruiz-Zárate MA, Hernández-Landa RC, González-Salas C, Núñez-Lara E, Arias-González JE. 2003. Condition of coral reef ecosystems in Central-Southern Quintana Roo, Mexico (part 1: stony corals and algae). *Atoll Res Bull.* 496(18):318-337. <https://doi.org/10.5479/si.00775630.496-18.318>
- Safaie A, Silbiger NJ, McClanahan TR, Pawlak G, Barshis DJ, Hench JL, Rogers JS, Williams GJ, Davis KA. 2018. High frequency temperature variability reduces the risk of coral bleaching. *Nat Commun.* 9:1671. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04074-2>
- Salas-Monreal D, Monreal-Jimenez R, Contreras-Tereza VK, Monreal-Gomez MA, Salas-de-Leon DA, Riveron-Enzastiga ML. 2022. Hydrographic variation in a tropical coral reef system: The Veracruz Reef System, Gulf of Mexico. *Oceanologia.* 64(3):473-488. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2022.03.002>
- Salas-Pérez JJ, Granados-Barba A. 2008. Oceanographic characterization of the Veracruz reefs system. *Atmósfera.* 21(3):281-301.
- Salas-Pérez JJ, Salas-Monreal D, Monreal-Gómez MA, Riveron-Enzastiga ML, Llasat C. 2012. Seasonal absolute acoustic intensity, atmospheric forcing and currents in a tropical coral reef system. *Estuar Coast Shelf Sci.* 100(3):102-112. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.01.002>
- Sandin SA, Smith JE, DeMartini EE, Dinsdale EA, Donner SD, Friedlander AM, Konotchick T, Malay M, Maragos JE, Obura D, et al. 2008. Baselines and degradation of coral reefs in the northern Line Islands. *PLoS ONE.* 3(2):e1548. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001548>
- Schmidt GA. 2024. Climate models can't explain 2023's huge heat anomaly—We could be in uncharted territory. *Nature.* 627(8004):467. <https://doi.org/10.1038/d41586-024-00816-z>
- [SEMARNAT] Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2017. Programa de Manejo Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: SEMARNAT; [accessed 2024 Apr 28]. https://www.conanp.gob.mx/datos_abiertos/DGCD/PN_Sistema_Arrecifal_Veracruzano.pdf
- [SENER] Secretaria de Energía. 2016. Dictamen Técnico No. 4: Arrecifes de coral del Golfo de México y Caribe mexicano: SENER; [accessed 2024 Jun 11]. <https://base.energia.gob.mx/SIEEH/ZonasSalvavidas/docs/DictamenesTecnicos/ArrecifescoralGolfoMexicoCaribemexicano.pdf>
- Simenstad CA, Estes JA, Kenyon KW. 1978. Aleuts, sea otters, and alternate stable-state communities. *Science.* 200(4340):403-411. <https://doi.org/10.1126/science.200.4340.403>
- Simoes N, Rivera-Sosa A, Towle EK, Pérez-España H, Viehman S, Aguilar-Perera A, Urrea-Mariño U. 2020. Gulf of Mexico Coral Reef Report Card-2019. Technical Report. 9 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.21700.58247>
- Souter D, Planes S, Wicquart J, Logan M, Obura D, Staub F (eds.). 2021. Status of Coral Reefs of the World: 2020, Executive Summary. Australia: [GCRMN] Global Coral Reef Monitoring Network, [ICRI] International Coral Reef Initiative. 19 p. <https://doi.org/10.59387/WOTJ9184>
- Suchley A, Alvarez-Filip L. 2018. Local human activities limit marine protection efficacy on Caribbean coral reefs. *Conserv Lett.* 11(5):e12571. <https://doi.org/10.1111/conl.12571>
- Suchley A, McField MD, Alvarez-Filip L. 2016. Rapidly increasing macroalgal cover not related to herbivorous fishes on Mesoamerican reefs. *PeerJ.* 4:e2084. <https://doi.org/10.7717/peerj.2084>
- Swierts T, Vermeij MJA. 2016. Competitive interactions between corals and turf algae depend on coral colony form. *PeerJ.* 4:e1984. <https://doi.org/10.7717/peerj.1984>
- Tollefson J. 2024. Great Barrier Reef's temperature soars to 400-year high. *Nature.* [accessed 2024 Sep 11]. <https://doi.org/10.1038/d41586-024-02529-9>
- Tunnell JW. 1988. Regional comparison of southwestern Gulf of Mexico to Caribbean Sea coral reefs. In: Choat JH, Barnes D, Borowitzka MA, Coll JC, Davies PJ, Flood P, Hatcher BG, Hopley D, Hutchings PA, Kinsey D, et al. (eds.), *Proceedings of the Sixth International Coral Reef Symposium.* 1988 Aug 8-12th. Townsville (Australia). p. 303-308.
- Tunnell JW. 1992. Natural versus human impacts to Southern Gulf of Mexico coral reef resources. In: Richmond RH (ed.),

- Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium. 1992 Jun 22-26th. Mangilao (Guam). p. 300-306.
- Tunnell JW, Chavez EA, Withers K, Earle S. 2007. Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico. Texas (USA): Texas A & M Univ Pr. 194 p.
- Tuttle LJ, Donahue MJ. 2022. Effects of sediment exposure on corals: a systematic review of experimental studies. *Environ Evid.* 11:4.
<https://doi.org/10.1186/s13750-022-00256-0>
- Van de Leemput IA, Hughes TP, Van Nes EH, Scheffer M. 2016. Multiple feedbacks and the prevalence of alternate stable states on coral reefs. *Coral Reefs.* 35:857-865.
<https://doi.org/10.1007/s00338-016-1439-7>
- Vardi T. 2021. Scaling up coral restoration to meet the demands of a collapsing ecosystem. *Bull Jap Fish Res Edu Agen.* (50):83-89.
- Vargas-Hernández JA, Román-Vives MAM, Sánchez-Castro JL, Vásquez-Machorro A. 2017. Corales Pétreos de los Arrecifes Veracruzanos. *Xbalam Multimedia.* Mexico. 25 p.
- Velázquez-Ochoa R, Enríquez S. 2023. Environmental degradation of the Mexican Caribbean reef lagoons. *Mar Pollut Bull.* 191:114947.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.114947>
- Villegas-Sánchez CA, Lara-Arenas JH, Castro-Pérez JM, Arias-González JE. 2015. Patrones de reclutamiento de 4 especies ícticas en hábitats de parche y cordillera del arrecife Banco Chinchorro (Caribe mexicano) = Recruitment patterns of 4 fish species in spur and patch habitats at Chinchorro Bank reef (Mexican Caribbean). *Rev Mex Biodiv.* 86(2):396-405.
<https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.04.020>
- Villegas-Sánchez CA, Rosado-Nic OJ, Sabido-Itzá MM, Rosas-Luis R. 2023. Pasado y Presente del Parque Nacional Arrecifes de Xcalak. *AvaCient.* 1(1):1-11.
- Weidie AE. 1985. Geology of the Yucatan platform. In: Ward WC, Weide AE, Back W (eds.), *Geology and Hydrology of the Yucatan and Quaternary Geology of Northeastern Yucatan Peninsula.* New Orleans (USA): New Orleans Geological Society. p. 1-19.
- Zeebe RE, Ridgwell A, Zachos JC. 2016. Anthropogenic carbon release rate unprecedented during the past 66 million years. *Nat Geosci.* 9:325-329.
<https://doi.org/10.1038/ngeo2681>
- Zepeda-Centeno C, Mariño-Tapia I, McLeod E, Rodríguez-Martínez R, Álvarez-Filip L, Banazak A, Escudero-Castillo M, Silva-Casarín R, Mendoza-Baldwin E, Beck M, et al. 2018. Guidance document for reef management and restoration to improve coastal protection: recommendations for global applications based on lessons learned in Mexico. Merida (Mexico): The Nature Conservancy. 59 p.

Este artículo forma parte de un número especial de *Ciencias Marinas* que comprende artículos seleccionados del "XII Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos y III Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos" de 2024 celebrado en Ensenada, Baja California, México.

Riqueza taxonómica y funcional de peces en arrecifes templados y tropicales del Pacífico mexicano

Rebeca Torres-García^{1,2}, Georgina Ramírez-Ortiz^{2*}, Estefani De León-Siller^{2,3}, Rodrigo Beas-Luna^{4,5}, Julio Lorda⁶, Luis Malpica-Cruz⁷, Manuel Velasco-Lozano^{2*}

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 17 de junio de 2024

Aceptado 11 de abril de 2025

Publicado 20 de junio de 2025

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3512>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: gramirezortiz@ola.icmyl.unam.mx

¹ Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, 09230, Ciudad de México, Ciudad de México, México.

² Laboratorio de Ecología Funcional & Conservación Marina, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Mazatlán, Universidad Nacional Autónoma de México, 82040 Mazatlán, Sinaloa, México.

³ Departamento de Suelos, Universidad Autónoma Chapingo, 56264, Texcoco, Estado de México, México.

⁴ Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, 22860, Ensenada, Baja California, México.

⁵ Laboratorio Nacional de Biología del Cambio Climático, SECIHTI, 03940 Ciudad de México, Mexico.

⁶ Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California, 22860 Ensenada, Baja California, Mexico.

⁷ Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, 22860 Ensenada, Baja California, Mexico.

RESUMEN. Los patrones de diversidad taxonómica y funcional de peces en los arrecifes templados del Pacífico mexicano no han sido analizados mediante estudios integrativos de biodiversidad. Por lo tanto, este estudio comparó la diversidad taxonómica, filogenética y funcional de peces arrecifales en 4 provincias biogeográficas: Californiana, Cortés, Panámica e Islas Oceánicas. Se compiló una lista de especies de la literatura, las colecciones de museo y los datos de monitoreo de 21 sitios en áreas marinas protegidas (AMP) y 45 sitios no protegidos. Con base en estos datos y 6 atributos biológicos (talla, movilidad, periodo de actividad, agregación, posición en la columna de agua y dieta), calculamos la riqueza de especies (S), distintividad taxonómica promedio (Δ^+), número de entidades funcionales (EF), redundancia funcional (RED), vulnerabilidad funcional (VF) y volumen funcional ($FVol$). Registramos 1,045 especies; las categorías dominantes fueron bénticas, altamente unidas a un sitio, diurnas, solitarias, de talla media e invertívoras. La provincia de Cortés mostró los valores más altos de S y EF , mientras que la provincia Californiana tuvo los valores más bajos. Notablemente, $FVol$ fue $>70\%$ en las 4 provincias biogeográficas, lo cual sugiere que el intervalo de funciones y procesos ecológicos se mantuvo entre provincias, a pesar de sus contrastantes niveles de biodiversidad, condiciones ambientales e historias evolutivas. Se obtuvieron 74 especies y 58 EF en la “columna vertebral” regional (las especies fundamentales y los papeles ecológicos compartidos entre provincias). A nivel regional se observaron una RED baja (<3 especies $\cdot EF^{-1}$) y una VF alta ($>55\%$ de las EF representadas por una especie). Todas las provincias presentaron valores altos de Δ^+ ($>80\%$), reflejando la amplia gama de linajes taxonómicos en la región. Las AMP presentaron mayores valores de S y RED que los sitios no protegidos; sin embargo, se necesita más investigación para dilucidar los efectos positivos de la protección.

Palabras clave: áreas marinas protegidas, ecosistemas marinos, ictiofauna, patrones biogeográficos, atributos biológicos.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas marinos y costeros de todo el mundo están cada vez más amenazados por las actividades humanas (e.g., la pesca, la contaminación y la fragmentación de hábitats), así como por factores ambientales relacionados con el

cambio climático (e.g., el aumento de la temperaturas y del nivel del mar), lo cual podría inducir una pérdida de especies y de las funciones y los servicios que proporcionan (Halpern et al. 2015, Morzaria-Luna et al. 2018). Comprender cómo varía la diversidad de peces entre las provincias biogeográficas, con condiciones ambientales e historias evolutivas

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3512>



Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

distintivas, es crucial para desarrollar estrategias de conservación eficaces (Stuart-Smith et al. 2013, McLean et al. 2021). Estas comparaciones pueden ayudar a identificar regiones con ensamblajes únicos o vulnerables que requieren esfuerzos de manejo específicos (Olivier et al. 2018). Ante la pérdida de especies, funciones y servicios, las áreas marinas protegidas (AMP) sirven como una herramienta de conservación fundamental para salvaguardar la biodiversidad y mejorar la resiliencia de los ecosistemas (Hernández-Andreu et al. 2024).

A pesar de que los estudios basados en la diversidad taxonómica se emplean comúnmente para describir diferencias espaciales y temporales (Mora et al. 2008, Lin et al. 2020, Pham et al. 2023), se ha reportado que la sensibilidad de estos estudios a los efectos de las perturbaciones en los procesos ecológicos no es alta (Mouillot et al. 2013). Una alternativa es utilizar enfoques basados en rasgos que consideran la información biológica de cada especie como una aproximación de su rol en el ecosistema y evalúan la pérdida de especies y sus funciones (Francisco y De la Cueva 2017). El uso de la presencia de especies y sus rasgos biológicos permite calcular índices funcionales y describir patrones espaciales como puntos calientes de biodiversidad o áreas funcionalmente vulnerables a nivel mundial (Mouillot et al. 2014). Además, con base en un análisis de diversidad funcional, se reportó que las zonas de veda dentro de las AMP no eran suficientemente representativas para salvaguardar las funciones ecosistémicas en los arrecifes tropicales (Hernández-Andreu et al. 2024).

Dada la abundante información biológica disponible sobre los peces de arrecife, la gran variedad de funciones que desempeñan y la importancia económica de algunas especies, se han reportado numerosas descripciones regionales de sus patrones funcionales (Mouillot et al. 2014, Olivier et al. 2018). Mouillot et al. (2014) analizaron la riqueza taxonómica y funcional de 6,316 especies de peces de arrecifes tropicales a nivel mundial, evaluando datos de 169 ubicaciones. Los autores encontraron la mayor riqueza de especies ($S = 3,689$ especies) en la región del Indo-Pacífico central y las menores riquezas en el Atlántico oriental ($S = 403$ especies) y en el Pacífico oriental tropical (POT) ($S = 570$ especies). Sin embargo, Mouillot et al. (2014) reportaron que incluso las regiones con baja riqueza de especies podrían mantener los procesos ecológicos esenciales para dar sustento a los arrecifes tropicales, ya que presentaban valores similares en el volumen funcional y compartían la mayoría de las funciones clave con faunas más ricas, como las del Indo-Pacífico central. Además, estos autores reportaron que incluso los sistemas con alta diversidad, como los arrecifes tropicales, podrían verse amenazados por la pérdida de especies, ya que las especies de peces tienden a estar agrupadas desproporcionadamente en pocas entidades funcionales específicas, lo cual ocasiona que muchas funciones sean altamente vulnerables.

McLean et al. (2021) analizaron 2,786 especies de peces. Estos autores reportaron una variedad consistente de rasgos (dietas invertívoras; comportamiento demersal, diurno y solitario, y tamaño pequeño-mediano), incluyendo una

“columna vertebral” de 21 entidades funcionales comunes a las 89 ecorregiones estudiadas, lo que destaca la existencia de roles ecológicos compartidos en los arrecifes someros de todo el mundo. A pesar de que encontraron más especies en los arrecifes tropicales que en las regiones templadas, los autores reportaron composiciones de rasgos similares entre ensamblajes de peces en condiciones ambientales similares (incluso en sitios de estudio separados por miles de kilómetros), aunque los ensamblajes albergaban especies drásticamente diferentes de linajes evolutivos distintos. Estos hallazgos sugieren que se pueden aplicar estrategias de manejo basadas en rasgos similares a regiones con ensamblajes de especies distintos. Por lo tanto, es necesario comprender los patrones taxonómicos, filogenéticos y funcionales de la biodiversidad en las regiones marinas para dilucidar las contribuciones de las especies (y sus linajes evolutivos y entidades funcionales) a los procesos ecosistémicos y respaldar el desarrollo de estrategias de manejo que mejoren la resiliencia de los arrecifes.

Aunque se han realizado estudios en el Pacífico mexicano, no existe una comparación exhaustiva de la riqueza taxonómica y funcional de los peces en las distintas regiones. En el POT, Robertson y Cramer (2009) identificaron un alto número de especies residentes en la región central de la provincia Panámica (Panamá y Costa Rica) y en la punta de la Península de Baja California, en la provincia de Cortés. De igual manera, Dubuc et al. (2023) reportaron los valores más altos de riqueza taxonómica y funcional en la región central del POT (basándose en un análisis de 313 especies registradas mediante censos visuales en 122 sitios desde México hasta Ecuador), lo cual fue influenciado positivamente por la temperatura superficial del mar y el estado de conservación, y negativamente por el área de la plataforma continental y la distancia al continente. En contraste, Ramírez-Ortiz et al. (2017) encontraron un patrón biogeográfico decreciente en la riqueza funcional de peces y macroinvertebrados hacia los trópicos, con los valores más altos en las provincias de Cortés e Islas Oceánicas (en comparación con la provincia Panámica), los cuales estuvieron asociados con la heterogeneidad del hábitat y las condiciones oceanográficas de esas regiones.

En el Pacífico mexicano, Olivier et al. (2018) identificaron patrones similares de diversidad de peces en el Golfo de California mediante el análisis de diferentes fuentes de datos y reportaron una mayor diversidad taxonómica y funcional en las islas del sur, que se relacionaban a las condiciones oceanográficas de esta región. Aunque sus hallazgos revelaron baja redundancia funcional y alta vulnerabilidad funcional a nivel regional, reportaron distribuciones desiguales de especies entre entidades funcionales y diferencias espaciales en la diversidad de peces.

A pesar del aumento en los estudios del Pacífico mexicano, los análisis de los patrones regionales de diversidad de peces en arrecifes templados y tropicales, así como en las AMP y los sitios no protegidos, siguen siendo escasos. Por lo tanto, compilamos datos de la presencia de especies de peces en 66 arrecifes de diferentes fuentes (la literatura, las colecciones

de museos y los programas de monitoreo) para describir los patrones espaciales de la riqueza taxonómica, filogenética y funcional en 4 provincias biogeográficas (Californiana, Cortés, Panámica e Islas Oceánicas). También buscamos identificar posibles factores ecológicos que influyen en la fauna de peces arrecifales, considerando los efectos de la protección de las AMP en la conservación de las especies y sus funciones ecológicas. En general, los resultados de este estudio ayudan a dilucidar los rasgos comunes y particulares y los patrones de diversidad taxonómica y funcional de los peces en cada provincia biogeográfica del Pacífico mexicano.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Recopilamos información sobre la presencia de peces en 66 sitios (21 AMP y 45 sitios no protegidos) a lo largo del Pacífico mexicano (Fig. 1). La región de estudio se dividió

en 4 provincias biogeográficas según la clasificación regional de Robertson y Cramer (2009), la cual se basa en la distribución geográfica de las especies de peces costeros (i.e., especies residentes cuya abundancia o distribución indican que presentan poblaciones autosuficientes en la región; Robertson et al. 2004). La provincia Californiana se extiende hacia el norte, desde los 25° N a lo largo de la costa del Pacífico de la Península de Baja California (Robertson y Cramer 2009). Está influenciada por la Corriente de California, que impone sus características templadas (temperatura superficial del mar [TSM] promedio de 16 °C), y la Corriente Ecuatorial del Norte y sus características tropicales (TSM de 29.2-25.6 °C) (Valdez y Díaz 1996, Bernal et al. 2001, SAGARPA 2018).

La provincia de Cortés cubre el Golfo de California y la costa sur del Pacífico de la península de Baja California y se extiende al norte hasta aproximadamente 25° N cerca de Bahía Magdalena (Robertson y Cramer 2009); el rango promedio de TSM para la provincia es 19.8-27.8 °C (Anislado-Tolentino 2008, SAGARPA 2018).

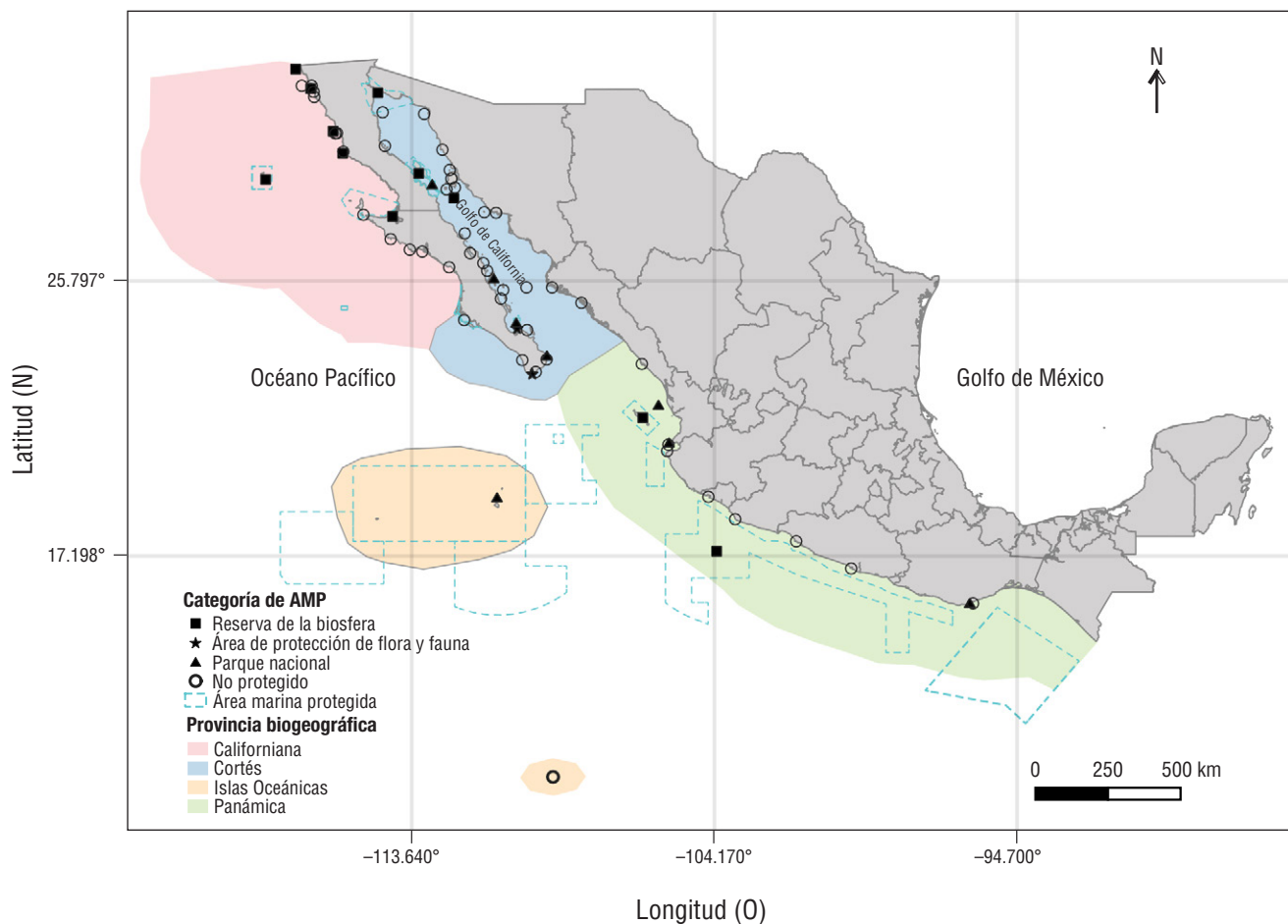


Figura 1. Mapa del Pacífico mexicano que muestra los sitios de estudio en las provincias biogeográficas de California (rojo), Cortés (azul), Panámica (verde) e Islas Oceánicas (naranja). Los círculos indican sitios no protegidos; otros marcadores indican que los sitios de estudio se ubican en áreas marinas protegidas (línea discontinua azul) con distintas categorías de protección: Parques Nacionales (triángulos), Reservas de la Biosfera (cuadrados) y Áreas Protegidas de Flora y Fauna (estrellas).

La provincia de Cortés está influenciada por la Corriente Ecuatorial del Norte y el giro del Pacífico Norte (Bernal et al. 2001). Los vientos del noroeste generan surgencias que traen aguas ricas en nutrientes a la zona eufótica e incrementan la productividad primaria (Escalante et al. 2013). Estas condiciones oceanográficas sustentan una alta diversidad de fauna marina y una gran variedad de hábitats, como manglares, lagunas costeras y arrecifes rocosos y coralinos (Cruz-García 2009).

La provincia Panámica se extiende desde los 25° N hasta los 4° S frente al Golfo de Guayaquil en Ecuador (Robertson y Cramer 2009). La TSM promedio de esta provincia es de 28 °C y está influenciada por la confluencia de 2 corrientes marinas en el Pacífico central mexicano: la Corriente costera de Costa Rica y la Corriente de California, que se fusionan para contribuir a la formación de la Corriente Ecuatorial del Norte (Lara-Lara 2008). Esta provincia también está influenciada por los vientos del noroeste, los cuales incrementan la presencia de giros y remolinos y promueven la productividad primaria cerca de la costa durante la mayor parte del año (Pérez-de-Silva 2023). Además, la zona de surgencia del Golfo de Tehuantepec, inducida por los vientos tehuanos, se considera una de las zonas más productivas de la región de estudio (Lara-Lara 2008).

Finalmente, la clasificación de Robertson y Cramer (2009) considera a Islas Oceánicas como una provincia biogeográfica independiente con respecto a las áreas continentales, ya que la provincia de Islas Oceánicas alberga una ictiofauna relativamente menor, grupos funcionales diferenciados y un mayor número de especies transpacíficas y endémicas. Esta provincia biogeográfica está compuesta por 5 islas (de norte a sur): Revillagigedo, Clipperton, Cocos, Malpelo y Galápagos. En el presente estudio, solo consideramos las islas de Revillagigedo y Clipperton (CONANP 2004, Ricart et al. 2016). Estas islas presentan la TSM promedio (28 °C) debido a que están influenciadas principalmente por la Corriente Ecuatorial del Norte y, en el caso del archipiélago de Revillagigedo, por la Corriente de California, lo que convierte al área en una zona de transición debido a la convergencia de 2 masas de agua (CONANP 2004, Velasco-Lozano et al. 2020).

Lista de especies y rasgos biológicos

Compilamos una lista de las especies de peces óseos conspicuos (Teleostei) en el Pacífico mexicano de 21 sitios en AMP y 45 sitios no protegidos. Las fuentes de datos incluyeron publicaciones (artículos científicos [e.g., Olivier et al. 2018], reportes [e.g., Del Moral-Flores et al. 2013] y programas de manejo de AMP [e.g., CONANP 2004]), colecciones de museo (e.g., Del Moral-Flores et al. 2016) y esfuerzos de monitoreos diurnos (e.g., Mascareñas-Osorio et al. 2018) (Material Suplementario 1). El uso de diferentes fuentes de datos ofrece la ventaja de incluir especies poco comunes, nocturnas y crípticas que, por lo general, no se

consideran en los análisis de biodiversidad (Olivier et al. 2018). Excluimos especies de peces con tamaños máximos de <5 cm y profundidades mínimas de >70 m, organismos no identificados a nivel de especie y especies con ciclos de vida particulares (e.g., Anguiliformes). No tomamos en cuenta áreas con menos de 10 especies registradas; los sitios no protegidos abarcaron arrecifes en la plataforma continental, islas o archipiélagos separados por menos de 10 km y ubicados fuera del polígono de protección de una AMP, mientras que los arrecifes protegidos incluyeron todos los sitios dentro de un polígono de protección.

Caracterizamos todas las especies utilizando 6 rasgos biológicos que reflejaban aspectos clave de la ecología de los peces (Mouillot et al. 2014). La información biológica se recopiló del repositorio en línea FishBase (Froese y Pauly 2024) e incluyó categorías agrupadas en rasgos que se han utilizado en estudios previos a nivel mundial (Mouillot et al. 2014) y regional (Olivier et al. 2018, Ramírez-Ortiz et al. 2022): (a) tamaño máximo de los peces (5-7 cm, 7.1-15 cm, 15.1-30 cm, 30.1-50 cm, 50.1-80 cm o >80 cm); (b) movilidad (alta afinidad al sitio, móvil dentro del arrecife, móvil entre arrecifes o muy móvil con rangos de hogar muy amplios); (c) periodo de actividad (diurna o nocturna); (d) gregarismo (solitario, en pareja, grupos pequeños de 3-50 individuos o grupos grandes de >50 individuos); (e) posición en la columna de agua (bentónica, bentopelágica o pelágica); (f) dieta (herbívoros-detritívoros, invertívoros de invertebrados sésiles, invertívoros de invertebrados móviles, planctívoros, piscívoros u omnívoros). Con base en la presencia de especies y la información sobre rasgos biológicos, calculamos la frecuencia relativa de cada categoría en las provincias biogeográficas. Repetimos este proceso para un subensamblaje adicional de especies comunes a todas las provincias, que consideramos la columna vertebral regional (McLean et al. 2021). La frecuencia relativa de cada categoría se representó en histogramas utilizando los paquetes 'tidyverse' (Wickham y Wickham 2017), 'ggplot2' (Wickham 2016) y 'gridExtra' (Auguie 2017) en R v. 4.3.3 (R Core Team 2024).

Patrones biogeográficos en la diversidad taxonómica, filogenética y funcional de los peces de arrecife

Para describir los patrones regionales de la diversidad de peces en arrecifes templados y tropicales, utilizamos diversos indicadores ecológicos para evaluar los distintos componentes de diversidad. Para la diversidad taxonómica, consideramos la riqueza de especies (S), la cual es el número de especies en una comunidad en un momento dado; valores altos de este indicador reflejan una alta diversidad (Halffter et al. 2005).

Para la diversidad filogenética, utilizamos el índice de distinción taxonómica promedio (Δ^+), el cual mide la distancia media (según el árbol de clasificación linneano) entre cada par de especies dentro de un sitio de estudio (Clarke y Warwick

1998). Para calcular Δ^+ , utilizamos 6 niveles jerárquicos (género, familia, orden, subclase y clase) y la ecuación (1):

$$\Delta^+ = \frac{\left[\sum_{i < j} w_{ij} \right]}{\left[\frac{S(S-1)}{2} \right]}, \quad (1)$$

donde w_{ij} es la distancia taxonómica entre cada par de especies, y S es el número total de especies. Valores bajos de este índice indican que las especies presentes en un sitio determinado comparten un origen evolutivo cercano (i.e., una distancia filogenética baja entre especies; Clarke y Gorley 2001).

Para calcular los índices funcionales, cada especie se designa a una entidad funcional (*EF*) con base en una combinación de las categorías de los 6 rasgos biológicos, representada por un código alfanumérico que indica el posible rol ecológico de cada especie en el ecosistema (Villéger et al. 2017). Con esta información y los datos de presencia de especies, calculamos 4 índices: número de *EF*, redundancia funcional (*RED*), vulnerabilidad funcional (*VF*) y volumen funcional (*FVol*).

1) Número de *EF*: el número de combinaciones únicas de las categorías consideradas para los rasgos biológicos (Mouillot et al. 2014). Valores altos de *EF* indican que existe una amplia variedad de funciones dentro del ensamblaje (Quimbayo et al. 2017).

2) *RED*: número promedio de especies por *EF* (Mouillot et al. 2014). Valores bajos de este índice sugieren una reducción en el potencial de compensación funcional en eventos de pérdida de especies (Micheli y Halpern 2005).

3) *VF*: porcentaje de *EF* representados solo por una especie (Mouillot et al. 2014). Este índice se calculó con la ecuación (2):

$$VF = \frac{EF - \sum_{i=1}^{EF} \min(n_i, 1)}{EF}, \quad (2)$$

donde S es el número total de especies y n_i es el número de especies representadas en la i -ésimo *EF*. Valores altos de *VF* indican un alto riesgo de pérdida de funciones en eventos de pérdida de especies, ya que la mayoría de las *EF* están representadas por una sola especie (Mouillot et al. 2014).

4) *FVol*: el volumen cubierto por un ensamblaje de especies proporcional al espacio funcional definido por los vértices más externos del ensamblaje total. En el presente estudio, *FVol* representa la distribución de las *EF* en una provincia específica. Valores altos de *FVol* indican la presencia de funciones altamente extremas dentro del ensamblaje, similar al total registrado en toda la región de estudio (Mouillot et al. 2013, 2014).

Para calcular el *FVol*, utilizamos un análisis de coordenadas principales (ACoP) basado en una matriz de disimilitud de distancias de Gower, que permite comparar diferentes tipos de variables asignándoles el mismo peso (Gower 1971). Seleccionamos los primeros 5 ejes del ACoP, que explicaron más del 70% de la varianza total de los datos. Esto creó un

espacio 5D para las provincias biogeográficas y la columna vertebral regional, donde las distancias entre pares entre especies fueron congruentes con sus distancias iniciales de Gower basadas en rasgos (Mouillot et al. 2021). Estas distancias representan coordenadas y se utilizaron para estimar el *FVol* según el modelo de volumen de la envolvente convexa de Cornwell et al. (2006), en el que los vértices más externos (*EF* con rasgos más extremos) definen la envolvente convexa (Villéger et al. 2008). La cantidad de espacio que las provincias y los ensamblajes de la columna vertebral regional abarcaban en proporción al volumen total del Pacífico mexicano se calculó para determinar el *FVol* con los paquetes 'elbow' (Casajus 2024), 'mFD' (Magneville et al. 2022), 'geometry' (Habel et al. 2023), 'vegan' (Oksanen et al. 2022) y 'tidyverse' (Wickham y Wickham 2017) en R v. 4.3.3 (R Core Team 2024).

Finalmente, para visualizar las diferencias espaciales, se graficaron la S , las *EF* y el *FVol* de los ensamblajes de peces en cada provincia y la columna vertebral regional con los paquetes 'ggplot2' (Wickham et al. 2016) y 'gridExtra' (Auguie 2017). Los indicadores ecológicos de cada sitio se ilustraron en mapas con QGIS v. 3.34.0 para describir los patrones regionales. Las clases o intervalos de los valores de la S , el Δ^+ , las *EF*, la *RED* y la *VF* se determinaron con la regla de Sturges.

RESULTADOS

Lista de especies y rasgos biológicos

Se registraron 1,045 especies de peces conspicuos en 66 arrecifes templados y tropicales del Pacífico mexicano (Material Suplementario 1), las cuales representaron 450 géneros, 148 familias y 42 órdenes (Material Suplementario 2). La familia más representada fue Serranidae (64 especies y 16 géneros), seguida de Gobiidae (47 especies y 29 géneros) y Carangidae (47 especies y 16 géneros).

A pesar de la presencia de especies distintas entre provincias, se presentaron todas las categorías de rasgos biológicos (Fig. 2). Sus proporciones relativas se mantuvieron similares dentro de la región de estudio, donde las categorías de rasgos biológicos más frecuentes fueron: bentónicas (Fig. 2a), especies con alta afinidad al sitio (Fig. 2b), diurnas (Fig. 2c), solitarias (Fig. 2d), de tamaño mediano (15-30 cm; Fig. 2e), invertívoras y piscívoras (Fig. 2f). Estas categorías de rasgos biológicos fueron dominantes en las 4 provincias biogeográficas y en la columna vertebral regional.

Patrones biogeográficos en la diversidad taxonómica, filogenética y funcional de los peces de arrecife

La provincia de Cortés presentó los mayores valores de diversidad de peces (911 especies, 382 *EF* y *FVol* = 96%), seguida de la provincia Panámica (465 especies, 265 *EF* y *FVol* = 80%) y la provincia Islas Oceánicas (393 especies,

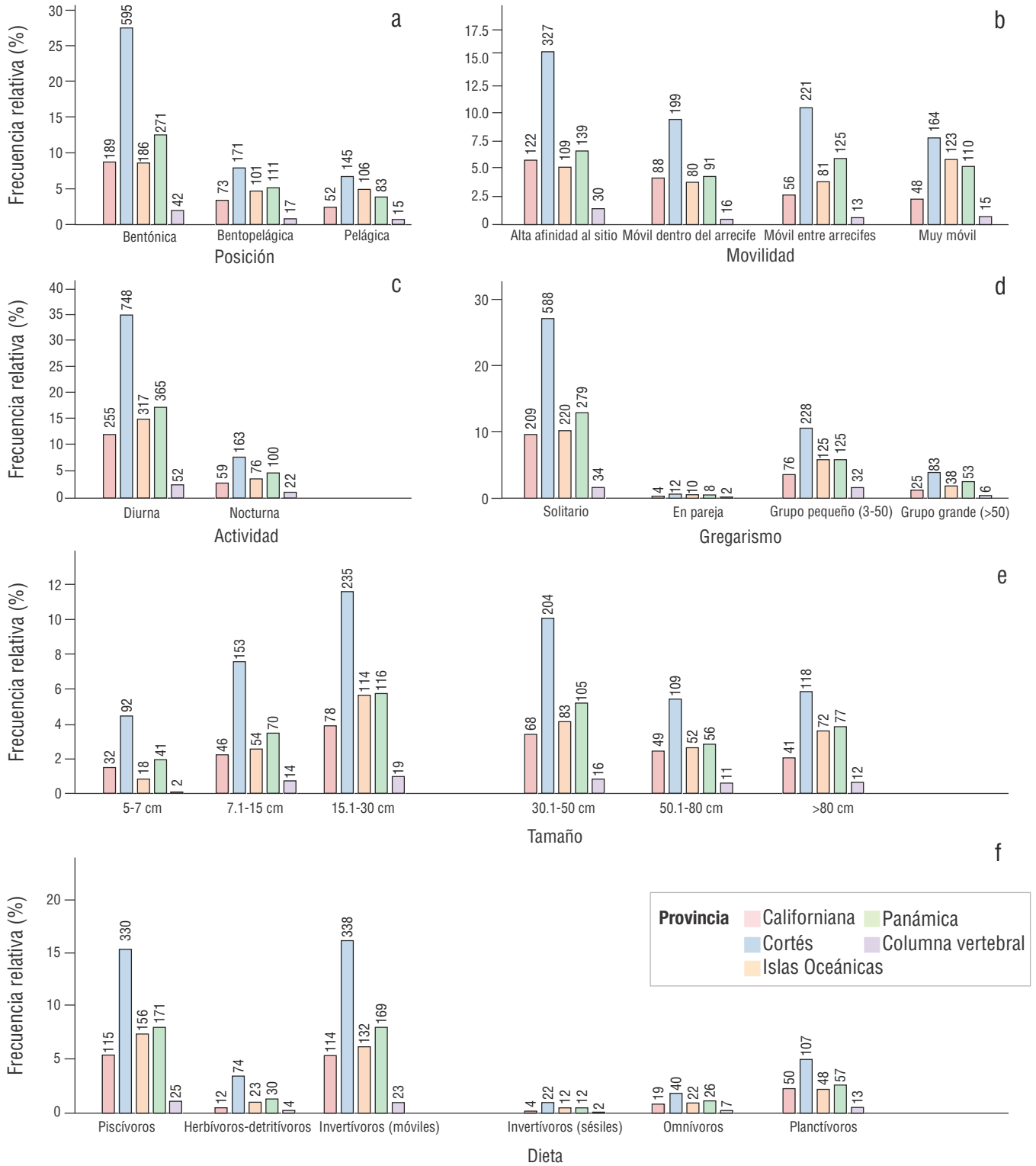


Figure 2. Histogramas de frecuencias relativas que muestran el número de especies por categoría dentro de los rasgos biológicos considerados: posición en la columna de agua (a), movilidad (b), periodo de actividad (c), gregarismo (d), tamaño máximo (e) y dieta (f). Las diferentes columnas representan las distintas provincias biogeográficas (Californiana [rojo], Cortés [azul], Panamáica [verde] e Islas Oceánicas [naranja]) y la columna vertebral regional (morado).

233 *EF* y *FVol* = 77%). Los valores más bajos se observaron en la provincia Californiana (314 especies, 196 *EF* y *FVol* = 73%). En comparación, la columna vertebral regional estuvo compuesta por 74 especies (30% de la riqueza total de especies registrada en el área de estudio) y 58 *EF*, cubriendo el 38% del volumen regional total (Fig. 3). Estos resultados indican que el rango de funciones (*FVol*) fue similar entre las provincias biogeográficas, a pesar de las diferencias en los valores de *S* y *EF*. Además, mediante la descripción de la estructura de la columna vertebral regional, identificamos las especies fundamentales y, por lo tanto, las *EF* necesarias para mantener los procesos arrecifales en el Pacífico mexicano.

En cuanto al nivel de protección, en los sitios dentro de las AMP, se registraron 898 especies y 323 *EF*, mientras que en los sitios no protegidos, se registraron un total de 829 especies, agrupadas en 362 *EF* (Tabla 1; Fig. 4a, b); por lo tanto, la *RED* fue mayor en los sitios de las AMP (2.78 especies·*EF*⁻¹) que en sitios no protegidos (2.29 especies·*EF*⁻¹). A escala regional, para la mayoría de los sitios, registramos valores promedio de *RED* bajos (2.4 especies·*EF*⁻¹; Fig. 4c) y valores altos de *VF* (55% de las *EF* estaban representadas por una sola especie; Fig. 4d) debido al alto porcentaje de especies concentradas en un subconjunto relativamente pequeño de *EF*. Se observaron valores altos de *RED* (~1.64-1.96) y valores medios de *VF* (~60-80%) principalmente en las AMP (e.g., Parque Nacional Revillagigedo y Reserva de la Biosfera Islas Mariás); los sitios no protegidos presentaron valores bajos de *RED* (~1-1.64) y valores altos de *VF* (>80%). Finalmente, se observaron valores altos de Δ^+ (>97%; Fig. 4e) en las 4 provincias biogeográficas, lo que indica una alta distancia filogenética (i.e., un origen evolutivo distante) entre las especies de la región de estudio.

DISCUSIÓN

Lista de especies y rasgos biológicos

Reportamos valores más altos de riqueza de especies (1,045 especies) en el Pacífico mexicano en comparación con los reportes de estudios mundiales previos, que registraron <580 especies para el POT (Mouillot et al. 2014, McLean et al. 2021). A pesar de la alta riqueza de especies de peces reportada en este estudio, encontramos que el Pacífico mexicano presentó una riqueza menor que el Indo-Pacífico central (3,689 especies) y el Pacífico central (2,911 especies), los cuales han sido reconocidos como puntos críticos de biodiversidad para la fauna de peces de arrecife (Mouillot et al. 2014).

A nivel regional, Dubuc et al. (2023) reportaron un total de 313 especies para el Pacífico mexicano, un valor menor al reportado en el presente estudio (1,045 especies). Esta diferencia podría deberse a la recopilación de información de diversas fuentes (artículos científicos, informes, programas de manejo de AMP, datos de monitoreo y colecciones de museos), así como a la incorporación de datos de arrecifes templados de la provincia Californiana, lo que nos permitió

generar una evaluación más completa de la diversidad de peces en los diferentes hábitats arrecifales del Pacífico mexicano.

Nuestro análisis reveló que las categorías de rasgos biológicos más frecuentes (bentónico, alta afinidad al sitio, diurno, solitario, de tamaño mediano e invertívoros especializados en invertebrados móviles o piscívoros) en las 4 provincias biogeográficas y la estructura de la columna vertebral regional se encuentran entre las más comunes para los peces de arrecife, lo cual concuerda con informes mundiales (McLean et al. 2021) y regionales (islas ubicadas en el Pacífico central mexicano; Morales-de-Anda et al. 2020). La alta frecuencia de estas categorías podría estar asociada con el predominio de ciertas familias, como Serranidae y Gobiidae, que presentan estas características funcionales (Morales-de-Anda et al. 2020, McLean et al. 2021). Para evaluar una mayor variedad de categorías dentro de los rasgos biológicos considerados, los análisis regionales futuros deberían centrarse en describir la diversidad funcional en diferentes hábitats (e.g., hábitats pelágicos, manglares y estuarios). En cuanto a la dieta, los invertívoros especializados en invertebrados móviles fueron la categoría dominante. Adicionalmente, encontramos una alta frecuencia de piscívoros, que se han reportado como indicadores de un buen estado de conservación, ya que la mayoría son especies comerciales importantes (Quimbayo et al. 2017, Morales-de-Anda et al. 2020). Sin embargo, encontramos que las AMP albergaban un número similar de piscívoros (105 especies) que los sitios no protegidos (116 especies). Por lo tanto, los análisis posteriores deberían considerar otros indicadores ecológicos (abundancia, tamaño y biomasa) para determinar si la protección de las AMP afecta positivamente a este grupo trófico a nivel regional. Además, la alta frecuencia de la categoría del rasgo biológico diurno podría estar relacionada con el periodo del día en el que se han recopilado la mayor parte de los datos. Si bien nuestros datos abarcan diferentes fuentes, lo que podría ayudar a reducir el sesgo de información (en comparación con otros estudios basados en solo un método de recopilación de datos), los futuros esfuerzos de muestreo deberían centrarse en la descripción de las comunidades nocturnas para proporcionar una descripción más precisa de este rasgo.

Patrones biogeográficos en la diversidad taxonómica, filogenética y funcional de los peces de arrecife

Al comparar la diversidad de peces de arrecife en las 4 provincias biogeográficas, se observaron los valores más altos de *S*, *EF* y *FVol* en la provincia de Cortés, seguida de las provincias Panámica, Islas Oceánicas y Californiana. La alta diversidad de peces en la provincia de Cortés podría deberse al aislamiento del Golfo de California del Océano Pacífico desde la formación de la Península de Baja California (Bernal et al. 2001, Mora y Robertson 2005, Robertson y Cramer 2009). Este aislamiento, junto con la heterogeneidad del hábitat en términos de sustrato (arrecifes rocosos y comunidades coralinas) y las características de la columna de agua,

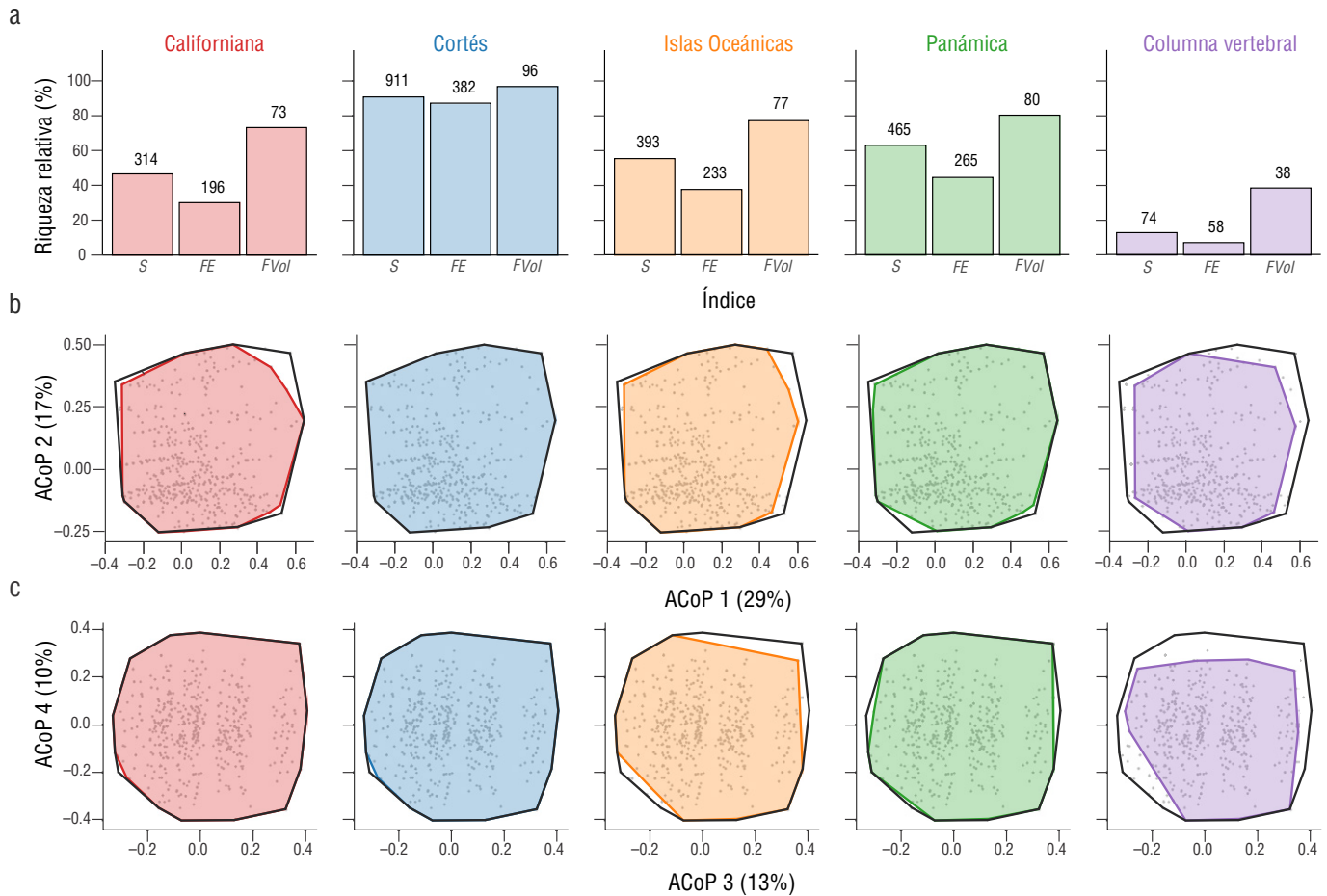


Figura 3. Índices taxonómicos y funcionales calculados para la ictiofauna en las 4 provincias biogeográficas y la estructura regional: histogramas de riqueza de especies (*S*), número de entidades funcionales (*EF*) y porcentaje del volumen funcional ocupado (*FVol*); los valores se muestran en la parte superior de cada barra) (**a**). Espacio funcional ocupado por las asociaciones de peces en cada provincia y la estructura regional (polígono de color) en comparación con el *FVol* total de la región de estudio (polígono de líneas negras) para los ejes 1 y 2 (**b**). Ejes 3 y 4 del ACoP (**c**). Los marcadores grises indican la distribución de las especies dentro del espacio funcional.

debido a la influencia de las aguas superficiales tropicales, las aguas de la Corriente de California y las aguas del Golfo de California, se han reportado previamente como factores clave en la provincia de Cortés (Lavín y Marinone 2003). Estos factores influyen en el transporte y asentamiento de larvas de peces de otras áreas, lo que contribuye a la alta diversidad taxonómica y funcional debido a la convergencia de faunas de peces tropicales y templadas (Ramírez-Ortiz et al. 2017). Además, esta provincia alberga la mayoría de las AMP analizadas en este estudio (9), las cuales se han establecido para conservar la biodiversidad y las funciones ecológicas (SEMARNAT-CONANP 2018, Dubuc et al. 2023). El manejo de estas AMP y el alto esfuerzo de muestreo en estas áreas para evaluar su efectividad pueden haber influido positivamente en los altos valores de diversidad de peces registrados en la provincia de Cortés.

En comparación con la provincia de Cortés, la provincia Panamáica exhibió valores más bajos de *S*, *EF* y *FVol*,

posiblemente debido a que presenta condiciones oceanográficas más estables a lo largo del año y hábitats menos diversos, como playas arenosas y arrecifes de coral dominados por *Pocillopora*, cuya presencia no se ha encontrado que afecte la diversidad de peces dentro del POT (Glynn 2004, Ramírez-Ortiz et al. 2017, Olán-González et al. 2020). En contraste, la provincia de Islas Oceánicas, que exhibió valores intermedios de diversidad de peces, se ha considerado una zona de transición debido a la confluencia de las corrientes Ecuatorial del Norte y California, que favorece la variabilidad ambiental y, por lo tanto, la presencia de múltiples especies con diferentes afinidades biogeográficas (Velasco-Lozano et al. 2020). Sin embargo, la distancia de estos territorios insulares a la costa (>1,000 km) introduce sesgos en los esfuerzos de muestreo en esta provincia. El hecho de que el Parque Nacional Revillagigedo y la Reserva de la Biosfera Islas Marías exhibieran algunos de los valores más altos de diversidad íctica en la región de estudio podría alentar la continuación de los

Tabla 1. Número de sitios en zonas no protegidas en áreas marinas protegidas (AMP) dentro de las 4 provincias biogeográficas, según la clasificación de Robertson y Cramer (2009). Las filas adicionales muestran la riqueza de especies (*S*) y las entidades funcionales (*EF*) en sitios no protegidos y AMP.

Provincias biogeográficas	Sitios no protegidos (número de sitios)	Áreas marinas protegidas (número de sitios)
Californiana	12	6
Cortés	24	9
Panamica	8	5
Islas Oceánicas	1	1
Índice		
<i>S</i>	829	898
Number of <i>FEs</i>	362	323

esfuerzos de manejo en estas áreas para promover la protección de las funciones ecológicas clave en estas provincias (CONANP 2004).

La mayoría de los sitios en la provincia Californiana exhibieron valores bajos de *S*, *EF* y *FVol*, a pesar de considerarse una zona de surgencia con alta productividad primaria (Castro-Aguirre et al. 1993, Valdez y Díaz 1996) y la presencia de 6 AMP. Estudios previos han reportado que la diversidad taxonómica y funcional de los peces de arrecife está fuertemente influenciada por los cambios de temperatura, con un aumento en la diversidad hacia el ecuador, ya que coexisten más especies en los trópicos que en las zonas templadas (Tittensor et al. 2010, Dubuc et al. 2023). En este estudio, observamos el patrón de mayor diversidad de peces en las provincias tropicales, posiblemente debido a la dispersión limitada de especies en la provincia Californiana en contraste con las demás. Sin embargo, esta condición podría cambiar en el futuro cercano, ya que los eventos de calor extremo podrían promover la colonización de bosques de algas y arrecifes rocosos por especies generalistas y ampliamente distribuidas (Robertson y Cramer 2009, Dubuc et al. 2023).

A pesar de las diferencias en *S* y *EF*, los ensamblajes de peces en cada provincia biogeográfica ocuparon volúmenes similares (>70%) dentro del espacio funcional total. Esto concuerda con los resultados de McLean et al. (2021), quienes reportaron una gama de funciones compartidas entre las regiones tropicales y templadas a nivel mundial, a pesar de las diferencias en la presencia de especies, las condiciones ambientales y la historia evolutiva entre las ecorregiones. En este contexto, identificamos 74 especies y 58 *EF* como la columna vertebral regional, que representan las especies fundamentales y comparten los roles ecológicos entre las provincias que contribuyen al mantenimiento de los procesos arrecifales en el Pacífico mexicano. Esta consistencia en la región de estudio ofrece la oportunidad de proponer enfoques

basados en rasgos que podrían mejorar los resultados del manejo en arrecifes en condiciones ambientales similares (McLean et al. 2021). Además, es importante identificar rasgos específicos presentes en arrecifes con buen estado de conservación para determinar las prioridades locales para el manejo basado en rasgos.

Con respecto al estado de conservación, a pesar de que el número de sitios de estudio no protegidos fue mayor, las AMP exhibieron una mayor riqueza total de especies (898 especies), pero menores valores de *EF* (323 *EF*) en comparación con los sitios no protegidos (829 especies; 362 *EF*). Este resultado puede indicar un efecto positivo de la protección por parte de las AMP, no solo al aumentar la diversidad taxonómica, sino también al aumentar la redundancia funcional. Sin embargo, se necesitan más análisis para determinar si este resultado puede atribuirse al efecto positivo del estado de conservación del arrecife, influenciado por el nivel de protección y el tamaño del AMP (Dubuc et al. 2023), o si las AMP, como se reportó en un estudio mundial (Hernández-Andreu et al. 2024), son efectivas para conservar especies a pesar de no siempre proteger adecuadamente las funciones.

A nivel regional, reportamos valores promedio bajos de *RED* (2.48 especies·*EF*⁻¹) y altos valores de *VF* (55% de los *EF* estaban representados por una sola especie), que fueron similares a los valores reportados para el POT (*RED* = 2.8; *VF* = 54%; Mouillot et al. 2014). El patrón observado de *RED* baja y *VF* alta se ha registrado previamente como un fenómeno mundial y se ha asociado con la distribución desigual de especies entre las *EF* (Mouillot et al. 2014). En nuestro estudio, las especies se concentraron desproporcionadamente en un pequeño conjunto de *EF* (61% de las especies se agruparon en 21% de las *EF*); esto indica que la mayoría de las *EF* son representadas por una sola especie y resulta en un potencial limitado para la compensación funcional en caso de pérdida de especies (Micheli y Halpern 2005). Esto

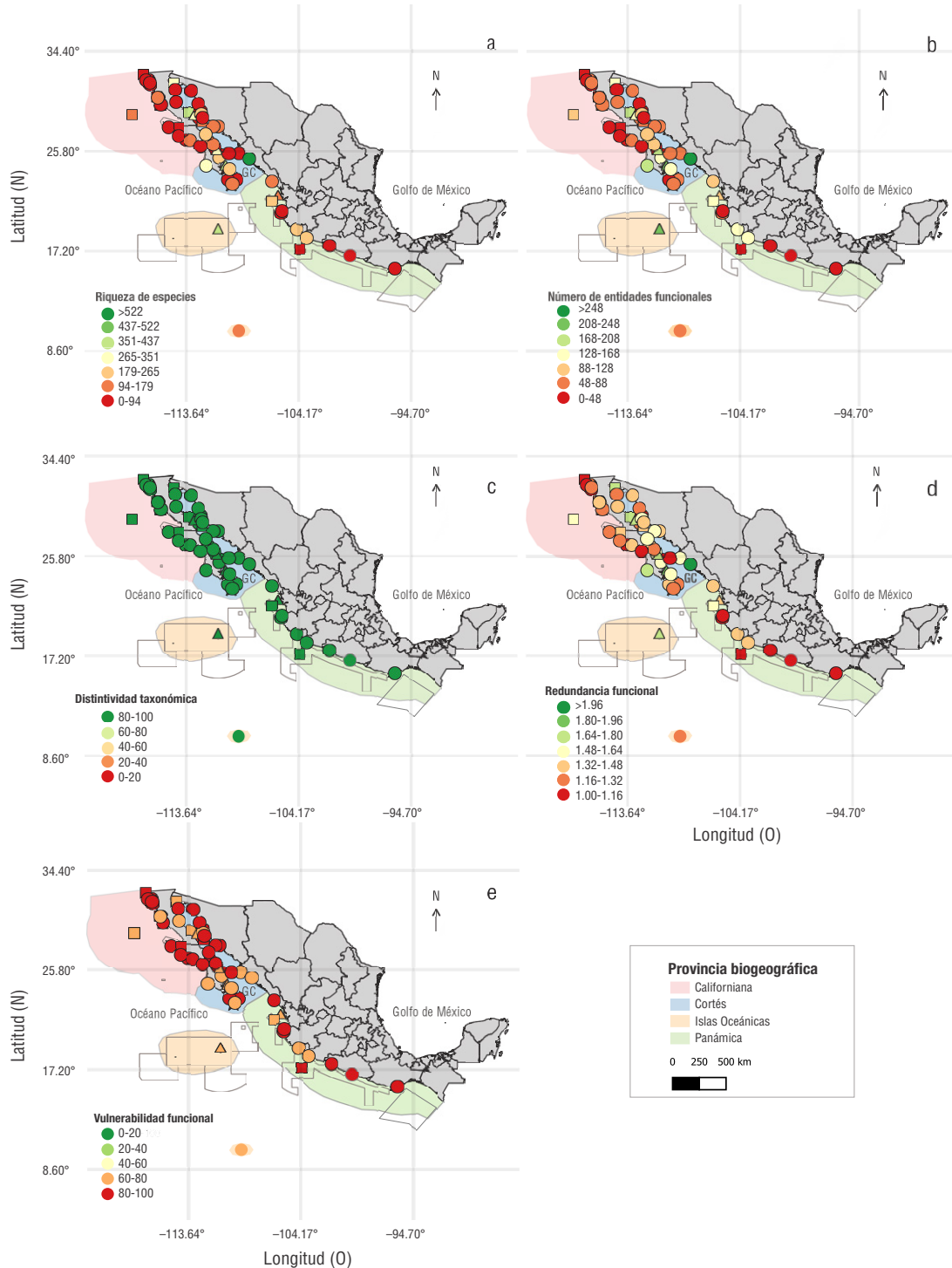


Figura 4. Representación geoespacial de los indicadores ecológicos calculados con la información de presencia de especies de peces y rasgos biológicos: riqueza de especies (*S*: número total de especies por sitio) (a), número de entidades funcionales (*EF*: número de grupos de especies con combinación única de categorías para los rasgos biológicos) (b), distinción taxonómica promedio ($\Delta+$: distancia entre cada par de especies de acuerdo con el árbol de clasificación de Linneo) (c), redundancia funcional (*RED*: número promedio de especies por entidad funcional) (d) y vulnerabilidad funcional (*VF*: porcentaje de entidades funcionales [*EF*] con una sola especie) para las 4 provincias biogeográficas (polígonos de colores) dentro del Pacífico mexicano (e). Los marcadores por sitio indican la escala de intervalo para cada indicador ecológico: valores bajos (rojo), medios (amarillo y naranja) y altos (verde). Las líneas grises muestran los polígonos de protección de las áreas marinas protegidas (AMP). Los círculos indican sitios no protegidos; los demás símbolos indican que los sitios de estudio se encuentran dentro de AMP con distintas categorías de protección: parques nacionales (triángulos), reservas de la biosfera (cuadrados) y áreas de protección de flora y fauna (estrellas).

corresponde con los resultados de Parravicini et al. (2014), quienes reportaron que, a pesar de que la *RED* es importante para mantener los procesos ecosistémicos, las funciones que dependen de pocas especies son especialmente sensibles y su pérdida podría poner en riesgo el mantenimiento de procesos específicos a lo largo del tiempo. Cabe mencionar que los resultados de los indicadores basados en la relación entre el número de especies y las *EF* (e.g., *RED* y *VF*) deben interpretarse con cautela, ya que pueden variar según el número de categorías y rasgos biológicos considerados (Ladds et al. 2018). Además, los enfoques basados en rasgos agrupan las especies según sus similitudes. Sin embargo, estos enfoques producen aproximaciones, ya que cada especie contribuye de forma única a los ecosistemas y su pérdida podría afectar significativamente los procesos ecosistémicos de maneras aún impredecibles (Eisenhauer et al. 2023).

Finalmente, se registraron altos valores de Δ^+ en todos los sitios de estudio, lo que indica que las especies presentaron una amplia gama de linajes taxonómicos, mientras que las provincias exhibieron una alta diversidad evolutiva. Estos resultados podrían atribuirse al aislamiento biogeográfico del POT debido a la formación del Istmo de Panamá, lo cual favoreció la evolución independiente de las especies dentro de esta región (Mora y Robertson 2005, Robertson y Cramer 2009). No obstante, en el futuro, los análisis deberían centrarse en evaluar la relación entre la latitud, la riqueza de especies y las tasas de especiación en los peces marinos del POT.

CONCLUSIONES

En este estudio, reportamos valores más altos de riqueza de especies en el Pacífico mexicano (1,045 especies) que los reportados en estudios previos, probablemente porque los datos en el presente estudio se obtuvieron de diversas fuentes. Las categorías de rasgos biológicos dominantes de las especies de peces observadas en el presente estudio (bentónicas, con alta afinidad al sitio, diurnas, solitarias, de tamaño mediano e invertívoras especializadas en invertebrados móviles) coinciden con las reportadas en estudios mundiales y regionales. La provincia de Cortés exhibió los valores más altos de riqueza de especies, número de *EF* y *Fvol*, lo cual podría estar relacionado con su aislamiento geográfico, heterogeneidad de hábitat y condiciones de la columna de agua. En contraste, la provincia Californiana presentó menor diversidad, posiblemente debido a la dispersión limitada de especies dentro de esta región. A pesar de las diferencias en la *S* y el número de *EF*, los ensamblajes de peces en cada provincia ocuparon más del 70% del espacio funcional total, lo cual concuerda con estudios mundiales que han reportado una gama de funciones compartidas entre regiones tropicales y templadas a pesar de las variaciones en las condiciones ambientales y la historia evolutiva. Este resultado, sumado a la identificación de la estructura de la columna vertebral regional, que representa las especies fundamentales y los roles ecológicos comunes compartidos entre las provincias, presenta una oportunidad

para proponer enfoques basados en rasgos que podrían mejorar los resultados del manejo en arrecifes en condiciones ambientales similares. Las AMP exhibieron valores más altos de *S* y *RED* que los sitios no protegidos, pero se requieren más análisis para evaluar los efectos positivos de la protección de las AMP. A nivel regional, se reportaron valores bajos de *RED* y altos de *VF*, lo que confirma la distribución desigual de especies entre las *EF* reportada globalmente. Finalmente, los altos valores de Δ^+ indicaron que las provincias albergaban una amplia gama de linajes taxonómicos entre las especies de peces presentes, posiblemente debido al aislamiento biogeográfico impuesto por la formación del Istmo de Panamá.

Traducido al español por Claudia Michel-Villalobos.

Declaraciones Finales

Material suplementario

El material suplementario de este trabajo se puede descargar del siguiente enlace: <https://github.com/lecofym/mexpacfish/blob/main/Data/Supplementary%20Material%201.xlsx> y <https://github.com/lecofym/mexpacfish/blob/main/Data/Supplementary%20Material%202.xlsx>.

Agradecimientos

Agradecemos a todas las personas e instituciones que participaron en los estudios de campo o brindaron información para este estudio: MexCal, dataMares, Comunidad y Biodiversidad A.C., Laboratorio de Ecología Funcional & Conservación Marina (ICML-UNAM), Laboratorio de Sistemas Arrecifales (UABCS) y Laboratorio de Esclerocronología, Ecología y Pesquerías de la Zona Costera (CICESE).

Fondos

Este trabajo recibió apoyo de UNAM-PAPIIT IA208723 (datos de Islas Marías) y el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología-Universidad Nacional Autónoma de México (Proyecto 345 y honorarios de publicación).

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Contribuciones de autor

Conceptualización: GRO; Curación de datos: RTG, EDLS, MVL; Análisis formal: RTG, EDLS, GRO; Adquisición de fondos: GRO, RBL, JL, LMC; Investigación: GRO, RTG, EDLS, RBL, JL, LMC; Metodología: RTG, EDLS, MVL; Administración del proyecto: GRO, RBL, JL, LMC; Recursos: GRO, RBL, JL, LMC; Supervisión: GRO; Validación: GRO, MVL; Visualización: RTG, EDLS, MVL;

redacción – borrador original: RTG, EDLS, GRO; Redacción – revisión y edición: RTG, EDLS, GRO, MVL, LMC, RBL, JL.

Disponibilidad de datos

Los datos de este estudio están disponibles en el siguiente enlace: <https://github.com/lecofym/mexpacfish>.

Aprobaciones y permisos éticos para estudios con animales

Los estudios de campo en las Áreas Marinas Protegidas se realizaron con todos los permisos necesarios aprobados por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.

Uso de herramientas de IA

Los autores no utilizaron ninguna herramienta de inteligencia artificial para este trabajo.

REFERENCIAS

- Anislado-Tolentino V. 2008. Demografía y pesquería del tiburón martillo, *Sphyrna lewini*, (Griffith y Smith, 1834) (Pisces: Elasmobranchii) en dos provincias oceanográficas del Pacífico mexicano [dissertation]. [Mexico]: Universidad Nacional Autónoma de México. 262 p.
- Auguie B, Antonov A. 2017. Miscellaneous functions for “Grid” Graphics: Package ‘gridExtra’. v. 2.3. [R package]. <https://cran.r-project.org/web/packages/gridExtra/gridExtra.pdf>
- Bernal G, Ripa P, Herguera JC. 2001. Oceanographic and climatic variability in the lower gulf of California: links with the tropics and north pacific = Variabilidad oceanográfica y climática en el Bajo Golfo de California: Influencias del Trópico y Pacífico Norte. *Cienc Mar*. 27(4):595-617. <https://doi.org/10.7773/cm.v27i4.498>
- Casajus N. 2024. elbow: Detect Inflection Point of a Concave Curve. v. 0.0.0.9000. [R package]. <https://github.com/ahasverus/elbow>
- Castro-Aguirre JL, Schmitter JJ, Balart EF, Torres-Orozco R. 1993. Sobre la distribución geográfica de algunos peces bentónicos de la costa oeste de Baja California Sur, México, con consideraciones ecológicas y evolutivas. *Anales Esc Nac Ciencias Biol*. 38:75-102.
- Clarke KR, Warwick RM. 1998. Quantifying structural redundancy in ecological communities. *Oecologia*. 113(2):278-289. <https://doi.org/10.1007/s004420050379>
- Clarke KR, Gorley RN. 2001. v5: User Manual/Tutorial. Plymouth (United Kingdom): Plymouth. 91 p.
- [CONANP] Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2004. Programa de Conservación y Manejo, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo. 1st ed. Fox-Quesada V, Cárdenas-Jiménez A, Enkerlin-Hoeflich E, Gutiérrez-Carbonell D (eds.). Mexico City (Mexico): CONANP. 222 p.
- [SEMARNAT-CONANP] Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales-Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2018. 100 Años de Conservación en México. 1st ed. March Mifsut I, Bustamante-Moreno EI (eds.). Mexico City (Mexico): SEMARNAT-CONANP. 634 p.
- Cornwell WK, Schwilk DW, Ackerly DD. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*. 87(6):1465-1471. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1465:ATTFHF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2)
- Cruz-García LM. 2009. El papel de las Áreas Naturales Protegidas y del Ordenamiento Ecológico en la conservación de ambientes marinos en el Golfo de California [MSc thesis]. [Mexico]: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. 80 p.
- Del Moral-Flores LF, González-Acosta AF, Espinosa-Pérez H, Ruiz-Campos G, Castro-Aguirre JL. 2013. Lista anotada de la ictiofauna de las islas del golfo de California, con comentarios sobre sus afinidades zoogeográficas. *Rev Mex Biod*. 84(1):184-214. <https://doi.org/10.7550/rmb.27335>
- Del Moral-Flores LF, Angulo A, Ramírez AR. 2016. Catálogo de los peces mexicanos depositados en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica. *Ecosis Recur Agropec*. 3(7):129-134. <https://ri.ujat.mx/handle/20.500.12107/1079>
- Dubuc A, Quimbayo JP, Alvarado JJ, Araya-Arce T, Arriaga A, Ayala-Bocos A, Casas-Maldonado J, Chasqui L, Cortés J, Cupul-Magaña A, et al. 2023. Patterns of reef fish taxonomic and functional diversity in the Eastern Tropical Pacific. *Ecography*. 2023(10):13. <https://doi.org/10.1111/ecog.06536>
- Eisenhauer N, Hines J, Maestre FT, Rillig MC. 2023. Reconsidering functional redundancy in biodiversity research. *Npj Biodiversity*. 2(9):1-4. <https://www.nature.com/articles/s44185-023-00015-5>.
- Escalante F, Valdez-Holguín JE, Álvarez-Borrego S, Lara-Lara JR. 2013. Temporal and spatial variation of sea surface temperature, chlorophyll a, and primary productivity in the Gulf of California = Variación temporal y espacial de temperatura superficial del mar, clorofila y productividad primaria en el Golfo de California. *Cienc Mar*. 39(2):203-215. <https://doi.org/10.7773/cm.v39i2.2233>
- Francisco V, De la Cueva H. 2017. Functional diversity on marine environments: new perspectives = Nuevas perspectivas en la diversidad funcional de ambientes marinos. *Lat Am J Aquat Res*. 45(2):261-275. <http://dx.doi.org/10.3856/vol45-issue2-fulltext-3>
- Froese R, Pauly D (eds.). 2024. FishBase: FishBase; [accessed 2024 Jan 24]. <https://www.fishbase.se/search.php>
- Glynn PW. 2004. High complexity food webs in low-diversity Eastern Pacific reef-coral communities. *Ecosystems*. 7(4):358-367. <https://doi.org/10.1007/s10021-004-0184-x>
- Gower JC. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*. 27(4):857-871. <https://doi.org/10.2307/2528823>
- Habel K, Grasman R, Gramacy R, Mozharovskiy P, Sterratt D. 2023. geometry: Mesh Generation and Surface Tessellation. v. 0.4.7. [R package]. <https://CRAN.R-project.org/package=geometry>
- Halffter G, Soberón J, Koleff P, Melic A (eds.) 2005. Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. 1st ed. Zaragoza (Mexico): m3m-Monografías 3er cer Milenio. 20 p.
- Halpern BS, Frazier M, Potapenko J, Casey KS, Koenig K, Longo C, Lowndes JS, Rockwood RC, Selig ER, Selkoe KA, et al. 2015. Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. *Nat Commun*. 6(1):1-7. <https://doi.org/10.1038/ncomms8615>
- Hernández-Andreu R, Félix-Hackradt FC, Schiavetti A, Texeira JL, Hackradt CW. 2024. Marine protected areas are a useful tool to protect coral reef fishes but not representative to conserve their functional role. *J Environ Manag*. 351:119656. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.119656>
- Lara-Lara JR, Arreola-Lizárraga JA, Calderón-Aguilera LE, Camacho-Ibar VF, De-La-Lanza-Espino G, Escofet A, Espejel-Carvajal MI, Guzmán-Arroyo M, Ladah LB, López-Hernández M, et al. 2008. Los ecosistemas costeros, insulares y epicontinentales. In: Soberón J, Halffter G, Llorente J (eds.), Capital natural de México: Conocimiento actual de la biodiversidad. Mexico City (Mexico): Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. p. 109-134.

- Lavín M, Marinone S. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. In: Velasco Fuentes OU, Sheinbaum J, Ochoa J (eds.), *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*. Dordrecht (Netherlands): Springer. p. 173-204.
- Ladds MA, Sibanda N, Arnold R, Dunn MR. 2018. Creating functional groups of marine fish from categorical traits. *PeerJ*. 6:e5795.
<https://doi.org/10.7717/peerj.5795>
- Lin HY, Corkrey R, Kaschner K, Garilao C, Costello MJ. 2020. Latitudinal diversity gradients for five taxonomic levels of marine fish in depth zones. *Ecol Res*. 36(2):266-280.
<https://doi.org/10.1111/1440-1703.12193>
- McLean M, Stuart-Smith R, Villéger S, Auber A, Edgar G, Macneil MA, Loiseau N, Leprieur F, Mouillot D. 2021. Trait similarity in reef fish faunas across the world's oceans. *PNAS*. 118(12):e2012318118.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2012318118>
- Magneville C, Loiseau N, Albouy C, Casajus N, Claverie T, Escalas A, Leprieur F, Maire E, Mouillot D, Villéger S. 2022. mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography*. 2022(1):1-15.
<https://doi.org/10.1111/ecog.05904>
- Mascareñas-Osorio I, Aburto-Oropeza O, Sanchez C. 2018. Ecological monitoring in reefs of the Gulf of California and Pacific Ocean. *dataMares: Ecological Monitoring: UC San Diego Library Digital Collections*; [accessed 2024 Jan 15].
<https://doi.org/10.6075/J0KH0KJ3>
- Micheli F, Halpern BS. 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecol Lett*. 8(4):391-400.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2005.00731.x>
- Mora C, Robertson DR. 2005. Causes of latitudinal gradients in species richness: a test with fishes of the Tropical Eastern Pacific. *Ecology*. 86(7):1771-1782.
<https://doi.org/10.1890/04-0883>
- Mora C, Tittensor DP, Myers RA. 2008. The completeness of taxonomic inventories for describing the global diversity and distribution of marine fishes. *Proc R Soc B*. 275(1631):149-155.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1315>
- Morales-de-Anda D, Cupul-Magaña AL, Rodríguez-Zaragoza FA, Aguilar-Betancourt C, González-Sansón G, Rodríguez-Troncoso AP. 2020. Reef fish functional composition and metrics reveal spatial differences in 3 protected islands in the Eastern Pacific. *Mar Ecol Prog Ser*. 635:139-150.
<https://doi.org/10.3354/meps13186>
- Morzaria-Luna HN, Cruz-Piñón G, Brusca RC, López-Ortiz AM, Moreno-Báez M, Reyes-Bonilla H, Turk-Boyer P. 2018. Biodiversity hotspots are not congruent with conservation areas in the Gulf of California. *Biodiversity Conserv*. 27(14):3819-3842.
<https://doi.org/10.1007/s10531-018-1631-x>
- Mouillot D, Graham NA, Villéger S, Mason NW, Bellwood DR. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol Evol*. 28(3):167-177.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Mouillot D, Villéger S, Parravicini V, Kulbicki M, Arias-González JE, Bender M, Chabanet P, Floeter SR, Friedlander A, Vigliola L, et al. 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *PNAS*. 111(38):13757-13762.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1317625111>
- Mouillot D, Loiseau N, Grenié M, Algar AC, Allegra M, Cadotte MW, Casajus N, Denelle P, Guéguen M, Maire A, et al. 2021. The dimensionality and structure of species trait spaces. *Ecol Lett*. 24(9):1988-2009.
<https://doi.org/10.1111/ele.13778>
- Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, et al. 2022. *vegan: Community Ecology Package*. V. 2.6-4. [R package].
<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olán-González M, Reyes-Bonilla H, Álvarez-Filip L, Pérez-España H, Olivier D. 2020. Fish diversity divergence between tropical eastern pacific and tropical western Atlantic coral reefs. *Environ Biol Fishes*. 103:1323-1341.
<https://doi.org/10.1007/s10641-020-01026-y>
- Olivier D, Loiseau N, Petatán-Ramírez D, Trujillo-Millán O, Suárez-Castillo AN, Torre J, Munguia-Vega A, Reyes-Bonilla H. 2018. Functional-biogeography of the reef fishes of the islands of the Gulf of California: Integrating functional divergence into marine conservation. *Global Ecol Conserv*. 16:1-15.
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00506>
- Parravicini V, Villéger S, McClanahan TR, Arias-González JE, Bellwood DR, Belmaker J, Chabanet P, Floeter SR, Friedlander AM, Guilhaumon F, et al. 2014. Global mismatch between species richness and vulnerability of reef fish assemblages. *Ecol Lett*. 17(9):1101-1110.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/ele.12316>
- Pérez-de-Silva CV, Cupul-Magaña AL, Rodríguez-Zaragoza FA, Rodríguez-Troncoso AP. 2023. Temporal oceanographic variation using satellite imagery data in the central Mexican Pacific convergence zone = Variación oceanográfica temporal según datos de imágenes satelitales de la zona de convergencia del Pacífico central mexicano. *Cienc Mar*. 49:e3260.
<https://doi.org/10.7773/cm.y2023.3260>
- Pham MH, Panfili J, Simier M, Sindou P, Hoang DH, Durand JD. 2023. Spatial and temporal diversity of fish captured by light traps in various habitats in coastal waters in the oldest marine protected area in Vietnam and its implications for conservation. *Aquat Conserv: Mar Freshw Ecosyst*. 34(1):1-14.
<https://doi.org/10.1002/aqc.4041>
- Quimbayo JP, Mendes TC, Kulbicki M, Floeter SR, Zapata FA. 2017. Unusual reef fish biomass and functional richness at Malpelo, a remote island in the Tropical Eastern Pacific. *Environ Biol Fish*. 100(2):149-162.
<https://doi.org/10.1007/s10641-016-0557-y>
- Ramírez-Ortiz G, Calderon-Aguilera LE, Reyes-Bonilla H, Ayala-Bocos A, Hernández L, Fernández Rivera-Melo F, López-Pérez A, Dominici-Arosamena A. 2017. Functional diversity of fish and invertebrates in coral and rocky reefs of the Eastern Tropical Pacific. *Mar Ecol*. 38(4):1-9.
<https://doi.org/10.1111/maec.12447>
- Ramírez-Ortiz G, Balart EF, Reyes-Bonilla H, Huato-Soberanis L, Cortés-Fuentes C, Micheli F. 2022. Greater resilience of reef fish assemblages in a no-take reserve compared to multi-use areas of the Gulf of California. *Prog Oceanogr*. 204(8):e102794.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102794>
- R Core Team. 2024. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>
- Ricart AM, Rodríguez-Zaragoza FA, González-Salas C, Ortiz M, Cupul-Magaña AL, Adjeroud M. 2016. Coral reef fish assemblages at Clipperton Atoll (Eastern Tropical Pacific) and their relationship with coral cover. *Sci Mar*. 80(4):479-486.
<https://doi.org/10.3989/scimar.04301.12B>
- Robertson DR, Grove JS, McCosker JE. 2004. Tropical transpacific shore fishes. *Pac Sci*. 58(4):7-565.
<https://doi.org/10.1353/psc.2004.0041>
- Robertson DR, Cramer KL. 2009. Shore fishes and biogeographic subdivisions of the Tropical Eastern Pacific. *Mar Ecol Prog Ser*. 380:1-17.
<https://doi.org/10.3354/meps07925>
- [SAGARPA] Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. 2018. *Temperatura superficial*

- marina del Pacífico Mexicano. SAGARPA; [accessed 2024 Jun 03]. https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/325216/Temperatura_superficial_marina_del_Pac_fico_Mexicano10nov17_02_feb_18.pdf
- Stuart-Smith RD, Bates AE, Lefcheck JS, Duffy JE, Baker SC, Thomson RJ, Stuart-Smith JF, Hill NA, Kininmonth SJ, Airoidi L, et al. 2013. Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature*. 501(7468):539-542. <https://doi.org/10.1038/nature12529>
- Tittensor DP, Mora C, Jetz W, Lotze HK, Ricard D, Vanden Berghe E, Worm B. 2010. Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*. 466(7310):1098-1101. <https://doi.org/10.1038/nature09329>
- Valdez M, Díaz P. 1996. Recursos Pesqueros y Acuícolas de Baja California Sur: Estado Actual y Perspectivas de aprovechamiento y desarrollo. In: Valdez M, Díaz P (eds.), Estudio Potencial Pesquero y Acuicola de Baja California Sur I. La Paz (Mexico): Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca. p. 1-14.
- Velasco-Lozano MF, Ramirez-Ortiz G, Reyes-Bonilla H, Hollarsmith JA. 2020. Fish assemblages at mesophotic depths in the Pacific: A comparison between continental and oceanic islands of Mexico = Ensamblajes de peces en la zona mesofótica del Pacífico: Una comparación entre islas continentales y oceánicas de México. *Cienc Mar*. 46(4):321-342. <https://doi.org/10.7773/cm.v46i4.3112>
- Villéger S, Mason NW, Mouillot D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*. 89(8):2290-2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Villéger S, Brosse S, Mouchet M, Mouillot D, Vanni MJ. 2017. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquat Sci*. 79(4):783-801. <https://doi.org/10.1007/s00027-017-0546-z>
- Wickham H, Chang W, Wickham MH. 2016. Package 'ggplot2': Create elegant data visualizations using the grammar of graphics. v. 2.3. [R package]. <http://ggplot2.org>; <https://github.com/hadley/ggplot2>
- Wickham H, Wickham MH. 2017. Tidyverse. v. 2.3. [R package]. <http://tidyverse.tidyverse.org>

Este artículo forma parte de un número especial de *Ciencias Marinas* que comprende artículos seleccionados del "XII Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos y III Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos" de 2024 celebrado en Ensenada, Baja California, México.

Explorando los ensamblajes bacterianos de *Acropora cervicornis* en el Caribe mexicano

Joicye Hernández-Zulueta¹, Gabriela G Nava-Martínez², Miguel A García-Salgado², Fabián A Rodríguez-Zaragoza^{3*}

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 24 de mayo de 2024

Aceptado 17 de mayo de 2025

Publicado 24 de junio de 2025

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3487>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: fabian.rzaragoza@academicos.udg.mx

¹ Laboratorio de Microbiología, Instituto de Fisiología Celular, Departamento de Biología Celular y Molecular, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, 45110 Zapopan, Jalisco, México.

² OCEANUS A.C, 77086 Chetumal, Quintana Roo, México.

³ Laboratorio de Ecología, Conservación y Taxonomía (LEMITAX), Departamento de Ecología Aplicada, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, 45110 Zapopan, Jalisco, México.

RESUMEN. Los ensamblajes de bacterias asociados a los corales desempeñan un papel vital en la nutrición, fisiología y salud de los hospederos. Por tanto, comprender esta microbiota es fundamental para dilucidar esta relación simbiótica. Este estudio caracterizó el ensamblaje bacteriano de *Acropora cervicornis* en 2 sitios del Caribe mexicano y analizó las funciones metabólicas putativas de los géneros bacterianos más abundantes en el tejido coralino, así como en el agua de mar y sedimentos circundantes. Los ensamblajes bacterianos se analizaron mediante la secuenciación masiva de alto rendimiento de la región hipervariable V4 del gen ARNr 16S y se compararon mediante análisis bioinformáticos. La microbiota bacteriana asociada al tejido de *A. cervicornis* fue similar entre los 2 sitios de estudio, pero difirió de las asociaciones del agua de mar y los sedimentos. Los géneros *Pseudomonas*, *Candidatus_Midichloria* y *Acinetobacter* predominaron en el tejido de *A. cervicornis*. *Enterobacter*, *Vibrio* y *Synechococcus* dominaron en el agua de mar, mientras que *Thiopfundum*, *Pleurocapsa* e *Ilumatobacter* fueron los más abundantes en los sedimentos. A pesar de la distancia geográfica, los ensamblajes bacterianos asociados con *A. cervicornis*, agua de mar y sedimentos fueron similares entre los sitios de muestreo, lo que indica estabilidad espacial. Además, los sustratos difirieron dentro de cada sitio; los géneros que contribuyeron en mayor medida a las diferencias entre los 3 sustratos fueron *Pseudomonas*, *Synechococcus*, *Thiopfundum*, *Owenweeksia*, *Pleurocapsa*, *Candidatus_Puniceispirillum*, *Candidatus_Midichloria* y *Rhodovibrio*. Las funciones metabólicas con mayor ocurrencia en los sustratos fueron la quimioheterotrofia aeróbica, la respiración del azufre y fijación del nitrógeno. Este estudio ha contribuido al conocimiento de la microbiota bacteriana asociada a corales acropóridos del Caribe mexicano.

Palabras clave: coral, bacterias, *Acropora*, microbioma, gen ARN 16S.

INTRODUCCIÓN

El metaorganismo coralino es una comunidad interespecífica (u holobionte) compuesta por el hospedero y la microbiota asociada (Rohwer et al. 2002, Voolstra y Ziegler 2020). La microbiota del coral incluye microorganismos de los dominios Eukarya, Bacteria y Archaea, así como virus (Rohwer et al. 2002, Bosch y McFall-Ngai 2011). Las bacterias desempeñan un papel vital en el funcionamiento de los arrecifes de coral (Hernández-Agreda et al. 2016, McDevitt-Irwin et al. 2017, Ostria-Hernández et al. 2022); contribuyen a la salud

y nutrición del coral (Kushmaro y Kramarsky-Winter 2004, Leite et al. 2018, Epstein et al. 2019), a la producción de metabolitos secundarios (Sharma et al. 2019) y a los ciclos biogeoquímicos (Vanwonderghem y Webster 2020). Además, las bacterias pueden desempeñar funciones comensales o patógenas (Peixoto et al. 2017). Algunos miembros del ensamblaje bacteriano favorecen el crecimiento, supervivencia y protección del coral frente a patógenos potenciales, aumentando la resiliencia del hospedero frente al estrés ambiental (Zaneveld et al. 2016, Peixoto et al. 2017, Sweet et al. 2017, Rosado et al. 2019).

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3487>



Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

La microbiota bacteriana asociada a los corales es dinámica, altamente diversa y abundante (Rodríguez-Lanetty et al. 2013, Shiu et al. 2017). Diversos factores influyen en la composición taxonómica y abundancia de la microbiota coralina, incluyendo la especificidad del hospedero (Littman et al. 2009, Carlos et al. 2013), el tipo de nicho de asociación (capa superficial mucopolisacárida, tejido o esqueleto) (Sweet et al. 2011, Hernández-Zulueta et al. 2016) y el entorno circundante (e.g., temperatura del agua de mar, pH y disponibilidad de nutrientes) (Bourne y Webster 2013, Dunphy et al. 2019). Además, la adaptación del coral a las condiciones ambientales se ve favorecida por la capacidad de reestructuración de su ensamblaje bacteriano asociado (Reshef et al. 2006, Ainsworth et al. 2015, Bourne et al. 2016). Por lo tanto, comprender los ensamblajes bacterianos asociados al coral es esencial para dilucidar su papel en la salud del holobionte.

El coral *Acropora cervicornis* es uno de los principales formadores de arrecifes someros con funciones como bioingeniero en la región del Caribe (Miller et al. 2002, Selwyn y Vollmer 2023), y es un contribuyente clave a la estructura, funcionamiento y resiliencia del arrecife de coral (Lirman et al. 2014, García-Urueña y Garzón-Machado 2020). En el mar Caribe, se ha observado una disminución drástica en la cobertura de corales acropóridos durante las últimas 3 décadas, atribuida principalmente a la aparición de enfermedades de origen microbiano (e.g., la enfermedad de la banda blanca y epidemia de viruela blanca) (Gignoux-Wolfsohn et al. 2012, Alvarez-Filip et al. 2022, Hernández-Zulueta et al. 2022). Sin embargo, ante la aparición de la enfermedad emergente de pérdida de tejido en corales pétreos, la estructura poblacional de los corales acropóridos en el Caribe ha permanecido estable (Precht et al. 2016, Alvarez-Filip et al. 2022). Por ello, existe una necesidad urgente de estudiar la composición del ensamblaje bacteriano en corales aparentemente sanos para dilucidar el papel de esta microbiota en la adaptabilidad y resistencia de estos organismos frente a cambios ambientales estresantes.

Pocos estudios se han realizado sobre la composición de los ensamblajes bacterianos asociados con *A. cervicornis*. Chu y Vollmer (2016) mostraron que la estructura de la microbiota bacteriana en *A. cervicornis* estaba influenciada por la variación estacional y no por la variación espacial en los arrecifes de Panamá. Por su parte, Godoy-Vitorino et al. (2017) encontraron que el ensamblaje microbiano de esta especie variaba según la profundidad a la que se tomaron las muestras. Gignoux-Wolfsohn et al. (2017) reportaron también que el desarrollo de la enfermedad de la banda blanca en *A. cervicornis* estuvo influenciado por el microbioma saludable preexistente del coral, el cual responde a la colonización de patógenos primarios y secundarios en distintas etapas de progresión de la enfermedad. Miller et al. (2020) encontraron que los ensamblajes microbianos de *A. cervicornis* en los viveros oceánicos de las Islas Caimán variaban entre corales con diferentes genotipos, mostrando la influencia de la genética poblacional del coral sobre su microbiota, su relevancia en la cría en viveros y su posible papel en la salud,

adaptabilidad y resiliencia. Recientemente, Klings et al. (2023) observaron una diversidad microbiana alta en colonias de *A. cervicornis* resistentes a enfermedades, lo que contribuye a su capacidad para resistir el enriquecimiento de nutrientes.

Estos resultados sugieren que un microbioma altamente diverso favorece la resistencia inicial de este coral. Dada la importancia de la microbiota bacteriana en corales, este estudio tuvo como objetivo caracterizar la composición taxonómica del ensamblaje bacteriano asociado a colonias aparentemente sanas de *A. cervicornis*, así como del agua de mar y sedimentos circundantes en 2 sitios del Caribe mexicano. En este trabajo se esperaba que la microbiota bacteriana exhibiera especificidad por especie entre las colonias de coral en ambos sitios, y que difiriera respecto a los sustratos circundantes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y trabajo de campo

El trabajo de campo se llevó a cabo en 2 sitios arrecifales del Caribe mexicano durante el verano de 2019 (Fig. 1): Arrecife Cancún (21°04'07"N, 86°45'53"O) y Arrecife La Poza, Xcalak (18°16'27"N, 87°49'42"O). La distancia entre ambos sitios es ~325 km. Se recolectaron 3 fragmentos aparentemente sanos de *A. cervicornis* a profundidades entre 3 y 6 m. Los fragmentos (~7 cm) se obtuvieron de distintas colonias y se almacenaron en bolsas plásticas estériles. Los fragmentos de coral fueron procesados con los criterios de Hernández-Zulueta et al. (2016). Además, recolectamos 1 L de agua de mar directamente sobre la colonia de coral y lo filtramos a través de filtros Sterivex con tamaño de poro de 0.22 µm (Millipore, Burlington, EE. UU.). Aproximadamente 10 g de sedimento fueron recolectados debajo de la colonia coralina con tubos Falcon estériles de 50 mL. Se obtuvieron 3 réplicas por cada tipo de sustrato (coral, agua de mar y sedimento) para obtener 9 muestras por sitio (18 en total). Las muestras fueron preservadas en etanol anhidro al 99% de pureza (Avantor, Radnor, EE. UU.) y almacenadas a -20 °C para su posterior extracción de ADN.

Extracción de ADN y secuenciación

El ADN total de las muestras de tejido de coral, sedimento y agua de mar (18 en total) fue extraído utilizando el kit MagMAX™ DNA Multi-Sample Ultra (ThermoFisher Scientific, Waltham, EE. UU.) y el KingFisher Duo Prime System (ThermoFisher Scientific). Un espectrofotómetro de microvolumen Genova Nano (Jenway, Gransmore Green, Reino Unido) y geles de agarosa al 1% se utilizaron para evaluar la calidad y cantidad del ADN. Las muestras de ADN triplicadas recolectadas de cada sustrato en los distintos sitios fueron agrupadas, resultando en 6 muestras que fueron procesadas en un carril de la celda de flujo MiSeq.

La amplificación del gen ARNr 16S fue realizada en el Laboratorio Nacional de Apoyo a Ciencias Genómicas,

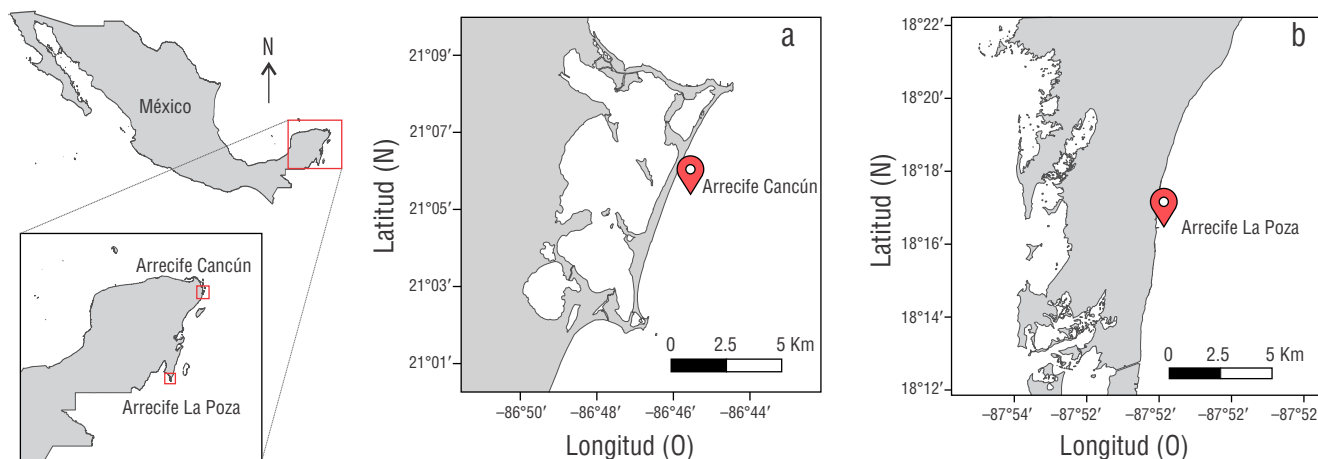


Figura 1. Área de estudio en el Caribe Mexicano. Sitios de muestreo: Arrecife Cancún en Cancún y Arrecife La Poza en Xcalak.

Unidad Universitaria de Secuenciación Masiva del Instituto de Biotecnología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Las muestras fueron cuantificadas con el kit Qubit dsDNA HS Assay (Invitrogen, Waltham, EE. UU.) antes del análisis de secuenciación. La región V4 del gen ARNr 16S fue amplificada con el protocolo de Illumina 16S Metagenomic Sequencing Library Preparation; se utilizaron los oligonucleótidos cebador directo 16S Amplicon PCR Forward Primer (5'-TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGTA-TAAGAGACAGCCTACGGGNGGCWGCAG-3') y cebador reverso 16S Amplicon PCR Reverse Primer (5'-GTCTCGTGGGCTCGGAGATGTGTATAAGAGACAGGACTACHVGGGTATCTAATCC-3') para la construcción de bibliotecas. La secuenciación se realizó en un equipo MiSeq (Illumina, San Diego, EE. UU.) con química V3 de 2×300 ciclos. Las lecturas depuradas fueron depositadas en el Sequence Read Archive (SRA) con el número de acceso PRJNA749734.

Análisis bioinformáticos y estadísticos

El ensamblaje y la reconstrucción de la longitud del fragmento secuenciado del gen 16S se realizó con el *software* FLASH v. 1.2.11 (Magoc y Salzberg 2011). Las Unidades Taxonómicas Operacionales (UTO) se definieron mediante un agrupamiento con un umbral de divergencia del 3% (97% de similitud). La clasificación taxonómica de las secuencias generadas se obtuvo con el programa Parallel-META v. 2.4.1 (Su et al. 2014) y Metaxa2 v. 2.1.1 (Bengtsson-Palme et al. 2018) utilizando la base de datos de (Escobar-Zepeda et al. 2018). Posteriormente, se generaron tablas por niveles taxonómicos, utilizando códigos (scripts) en Perl y R del Instituto de Biotecnología, UNAM. Todos los métodos y programas se aplicaron con los criterios establecidos por Escobar-Zepeda et al. (2018).

El esfuerzo de muestreo se evaluó mediante el método de rarefacción basado en muestras, contrastando la

riqueza observada de géneros bacterianos con la riqueza esperada, estimada con el estimador no paramétrico Chao 1 y 10,000 permutaciones (Clarke y Gorley 2006, Hernández-Zulueta et al. 2022). Este análisis tuvo un impacto positivo en el estudio, ya que consideró el nivel taxonómico de género como el más adecuado para el análisis ecológico, lo cual permitió estimar la representatividad de la riqueza observada de géneros bacterianos, a pesar de contar con una replicación reducida debido al agrupamiento de muestras. Además, se construyeron curvas de rango-abundancia para analizar los patrones de equidad del microbioma bacteriano en cada sustrato estudiado. Estas curvas mostraron los géneros bacterianos dominantes con el mayor número de secuencias.

La diversidad alfa bacteriana fue analizada para cada sustrato (i.e., tejido de coral, agua de mar y sedimento), estimando la riqueza (S), la diversidad de Shannon (H' , en decits) y la abundancia total (N), que correspondió al número total de secuencias por sustrato de géneros bacterianos. La variación en estas métricas de la comunidad fue evaluada con un diseño experimental bifactorial sin replicación y factores fijos:

$$Y = SU_i + SI_j + \varepsilon_{ij}, \quad (1)$$

donde Y es la matriz de métricas de la comunidad, SU_i es el factor sustrato con 3 niveles (tejido de coral, agua de mar y sedimento), SI_j es el factor sitio de muestreo con 2 niveles (Cancún y Xcalak) y ε_{ij} es el error acumulado. Los atributos de la comunidad (S , H' y N) fueron evaluados utilizando este diseño experimental mediante un análisis de varianza multidimensional permutacional de 2 vías (PERMANOVA), con factores cruzados sin replicación (i.e., un modelo aditivo sin interacción), realizado con datos normalizados (i.e., valores Z) y distancias euclidianas. La prueba general de PERMANOVA se evaluó con 10,000 permutaciones de los residuales con un modelo reducido y la suma de cuadrados tipo III. En contraste, debido a la baja replicación, se utilizó una prueba de Monte

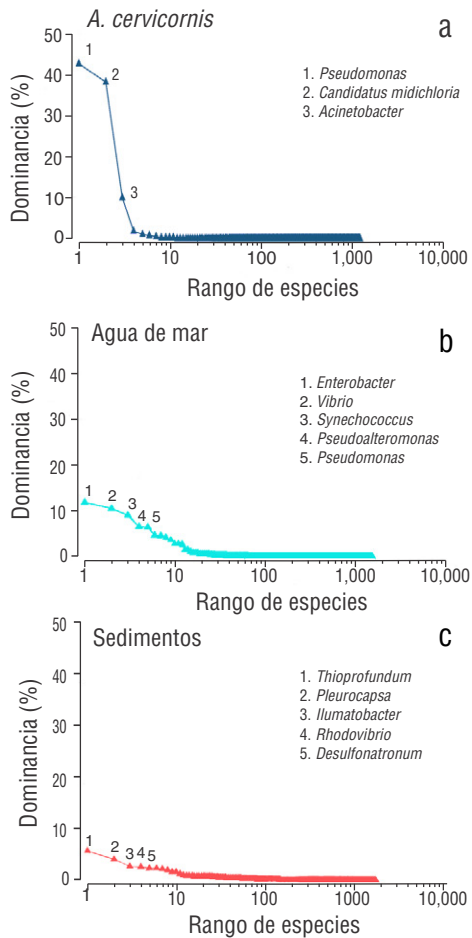


Figura 2. Curvas de rango y abundancia para los ensamblajes bacterianos según el sustrato analizado. Los triángulos azul, turquesa y coral representan los géneros bacterianos presentes en *Acropora cervicornis*, agua de mar y sedimentos, respectivamente.

Carlo (MC) para analizar la significancia de las comparaciones por pares.

Se construyó un análisis de coordenadas principales (PCO) para mostrar las relaciones de la diversidad alfa bacteriana por tipo de sustrato y sitio de muestreo. El ordenamiento PCO se realizó con base en el mismo coeficiente de semejanza y tratamiento de datos utilizados en el primer PERMANOVA. La contribución de los atributos de la comunidad (S , H' y N) se calculó mediante correlaciones múltiples y se representó en forma de vectores.

La diversidad beta (i.e., la composición y abundancia de géneros bacterianos) fue también evaluada con otro análisis PERMANOVA de 2 vías cruzado sin replicación. Este PERMANOVA se realizó con base en una matriz de similitud de Bray-Curtis, aplicando una transformación de raíz cuarta a los datos y el mismo procedimiento de significancia estadística que en el primer PERMANOVA. Se construyó un segundo ordenamiento PCO para evaluar las similitudes bacterianas entre los sustratos dentro de un mismo sitio de

muestreo. La contribución de los géneros bacterianos a la disimilitud promedio entre los sustratos estudiados se calculó con un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER). Los resultados del SIMPER se interpretaron con base en la metodología propuesta de Cáceres et al. (2020); se identificaron los géneros bacterianos que más favorecen las disimilitudes entre sustratos en términos de su frecuencia y contribución a las diferencias observadas. El ordenamiento PCO y la rutina SIMPER se realizaron con el mismo coeficiente de semejanza, tratamiento de datos y resultados obtenidos del segundo PERMANOVA. Las curvas de rango-abundancia, las métricas de comunidad (S , H' y N), los análisis PERMANOVA, los ordenamientos PCO y la rutina SIMPER se llevaron a cabo en el programa PRIMER v7 + PERMANOVA v. 1.01 (Anderson et al. 2008, Clarke y Gorley 2015).

Funciones metabólicas bacterianas

Las funciones metabólicas bacterianas putativas se identificaron a partir de la base de datos Functional Annotation of Prokaryotic Taxa v. 1.2.4 (FAPROTAX) (Louca et al. 2016, Louca et al. 2017), la cual contiene información de ~4,600 taxones, basada en datos de cepas cultivadas y literatura publicada con funciones verificadas para diversos grupos taxonómicos. Este estudio relacionó funciones metabólicas putativas únicamente para los géneros bacterianos más dominantes por sustrato (coral, sedimento y agua de mar circundante), con base en los resultados del análisis SIMPER. Para ello, se utilizó una matriz de datos binaria que registró la función metabólica de cada género bacteriano. Se construyó un gráfico de sombras, utilizando los géneros bacterianos más dominantes y sus funciones metabólicas. Los dendrogramas se elaboraron con el índice de similitud de Sørensen y el método de agrupamiento UPGMA para asociar los géneros bacterianos (modo R) con las funciones metabólicas (modo Q). Además, se aplicó una rutina de perfil de similitud (SIMPROF) con 10,000 permutaciones para identificar agrupamientos significativos dentro de los dendrogramas.

RESULTADOS

La secuenciación con Illumina produjo 3,209,260 secuencias de alta calidad provenientes del coral *A. cervicornis* y del agua de mar y sedimento circundantes. Estas secuencias correspondieron a 51 filos, 132 clases, 298 órdenes, 575 familias y 1,790 géneros bacterianos. Los resultados del análisis de rarefacción basado en muestras indicaron una representatividad promedio del 98.8% del esfuerzo de muestreo (es decir, riqueza observada de géneros bacterianos frente a la riqueza esperada [$Chao 1 = 1,811.5$ géneros]). Las familias más abundantes en los 3 sustratos fueron Pseudomonadaceae, Midichloriaceae, Enterobacteriaceae, Moraxellaceae, Vibrionaceae, Synechococcaceae, Pseudoalteromonadaceae, Thioalkalspiraceae y Xanthomonadaceae (Material suplementario 1; Fig. S1).

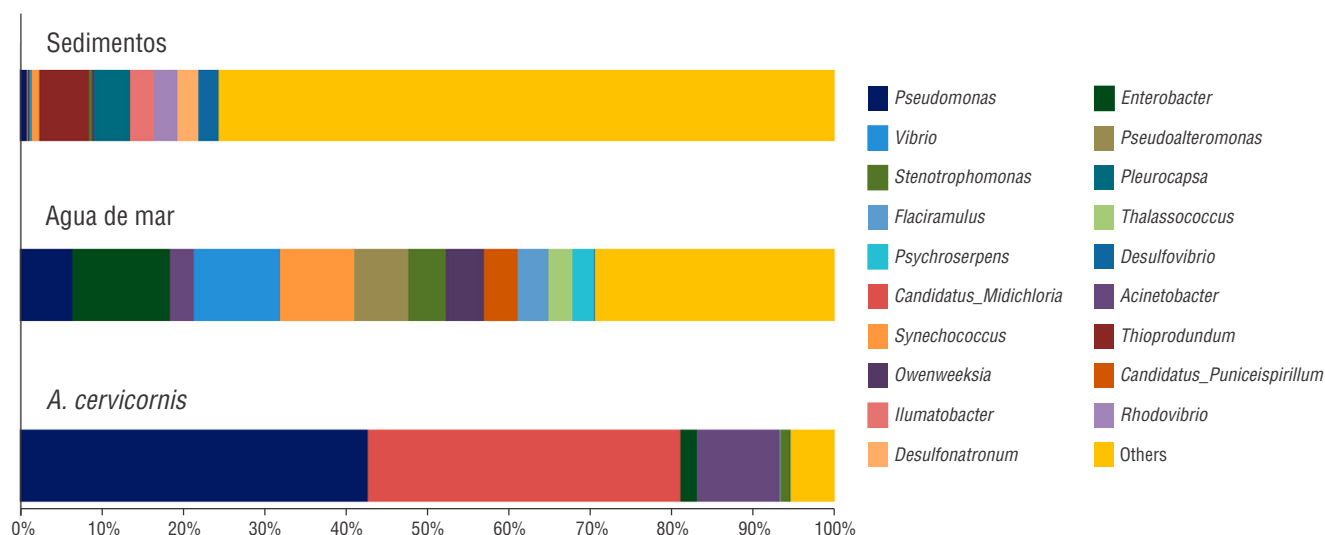


Figura 3. Géneros bacterianos dominantes asociados con *Acropora cervicornis*, agua de mar y sedimento de toda el área de estudio. Cada color representa un género bacteriano diferente en cada sustrato.

Las curvas de dominancia ordinaria revelaron diferencias en los patrones de dominancia y equitatividad de los diferentes géneros entre los sustratos. En este sentido, el tejido de *A. cervicornis* mostró una mayor dominancia de solo 2 géneros bacterianos (Fig. 2). En contraste, el agua de mar y los sedimentos presentaron una mayor equitatividad entre los taxones bacterianos (Fig. 2). En el tejido de *A. cervicornis*, el género *Pseudomonas* presentó la mayor abundancia relativa (45.2%), seguido por *Candidatus_Midichloria* (40.4%), *Acinetobacter* (10.7%), *Enterobacter* (2.1%) y *Stenotrophomonas* (1.1%) (Fig. 2 y 3). En el agua de mar, los géneros bacterianos más dominantes fueron *Enterobacter* (16.9%), *Vibrio* (14.9%), *Synechococcus* (12.9%), *Pseudoalteromonas* (9.3%) y *Pseudomonas* (9.1%), mientras que *Thioprodundum* (24.9%), *Pleurocapsa* (17.9%), *Ilumatobacter* (11.9%) y *Rhodovibrio* (11.6%) fueron los más dominantes en los sedimentos (Fig. 2 y 3).

A nivel de sitio, los géneros *Pseudomonas* (69.3%) y *Enterobacter* (4.1%) fueron dominantes en *A. cervicornis* en el Arrecife de Cancún, estos mismos géneros mostraron valores de abundancia relativa en el agua de mar de 31.1% (*Enterobacter*) y 14.9% (*Pseudomonas*). Otro género dominante en *A. cervicornis* fue *Acinetobacter* (19.9%). *Synechococcus* (22.7%) y *Stenotrophomonas* (11.9%) fueron dominantes en las muestras de agua de mar, mientras que *Thioprodundum* (7.9%), *Ilumatobacter* (4.3%) y *Pleurocapsa* (3.6%) lo fueron en los sedimentos (Fig. 4). En el Arrecife La Poza, *Candidatus_Midichloria* (72.7%) y *Pseudomonas* (18.2%) presentaron niveles altos de abundancia en *A. cervicornis*. Los sedimentos presentaron grandes cantidades de *Pleurocapsa* (6.5%), *Thioprodundum* (6.2%) y *Rhodovibrio* (4.9%). Los géneros dominantes en las muestras

de agua de mar fueron *Vibrio* (22.4%), *Pseudoalteromonas* (14.0%) y *Flaciramulus* (7.5%) (Fig. 4).

En el análisis de diversidad alfa, los resultados del PERMANOVA mostraron que los atributos promedio de la comunidad (S , N y H') fueron similares a nivel de sitios y sustratos (Tabla 1). Los valores más altos de S se observaron en los sedimentos y agua de mar. Se encontró un patrón similar con H' , que fue mayor en los sedimentos (5.40) que en el agua de mar (3.41) y en el tejido de *A. cervicornis* (1.10). El mayor valor de N se observó en los sedimentos (536,476), seguida del agua de mar (533,756) y el tejido de *A. cervicornis* (521,445) (Tabla 1). El ordenamiento PCO mostró que los valores más altos de S y H' estuvieron correlacionados con los sedimentos. En contraste, los valores más bajos de S y H' y valores intermedios de N se registraron en el coral *A. cervicornis*. Sin embargo, los atributos comunitarios de S , H' y N exhibieron valores intermedios en el agua de mar (Fig. 5).

Con respecto a la diversidad beta, el modelo PERMANOVA indicó que la composición y abundancia de los géneros bacterianos mostraron diferencias significativas solo en el factor sustrato, lo cual explicó un 60.7% de la variación total (Tabla 2). Sin embargo, las comparaciones por pares no pudieron identificar diferencias entre sustratos debido a la replicación baja de nuestro análisis. Los resultados mostraron también ausencia de variación espacial en la microbiota bacteriana. El ordenamiento PCO mostró que el tejido de coral y sedimentos fueron más disímiles en términos de ensamblaje bacteriano (Fig. 6). El agua de mar y el tejido de *A. cervicornis* presentaron también ensamblajes diferentes. Los resultados del análisis SIMPER identificaron que *Pseudomonas*, *Synechococcus*, *Thioprodundum*, *Owenweeksia*, *Pleurocapsa*, *Candidatus_Puniceispirillum*, *Candidatus_Midichloria* y *Rhodovibrio* fueron los géneros bacterianos que contribuyeron

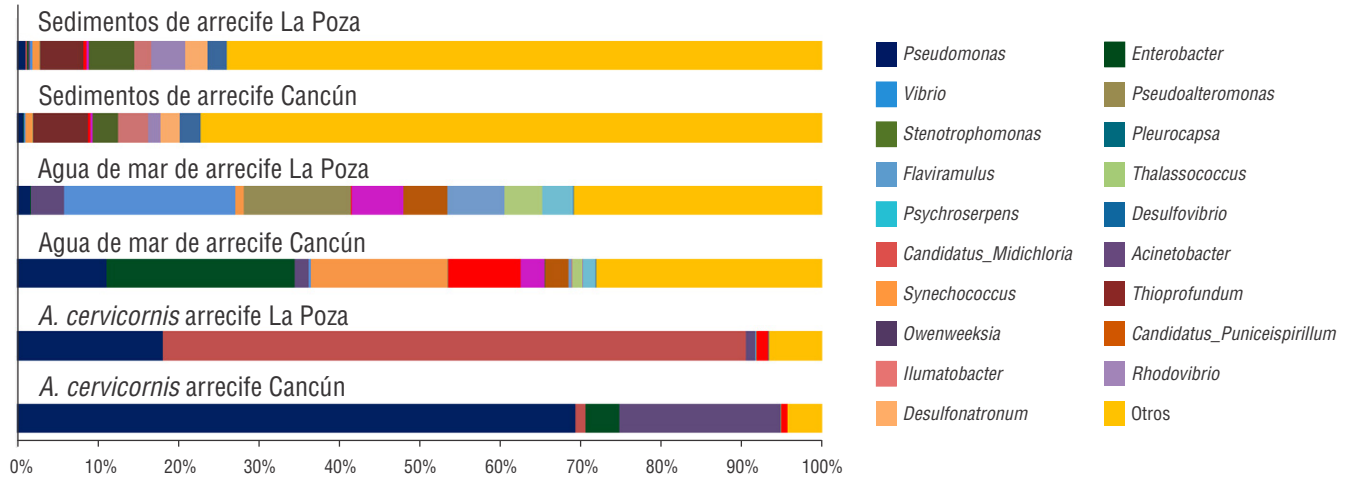


Figura 4. Géneros bacterianos dominantes asociados con *Acropora cervicornis*, agua de mar y sedimento por sitio. Cada color representa un género bacteriano diferente en cada sustrato.

principalmente a las disimilitudes promedio entre los sustratos (Material suplementario 1, Tabla S1).

Veinticinco categorías funcionales bacterianas putativas fueron asignadas a los 19 géneros seleccionados por análisis de dominancia y SIMPER. Las funciones metabólicas putativas con mayor proporción fueron quimioheterotrofia aerobia (AeCh) (84%), respiración de azufre (SuRe) (42%), fijación de nitrógeno (NiFi) (42%), parásitos de invertebrados (InvP) (37%), ureólisis (Ure) (32%), reducción de nitratos (NiRed) (32%), celulólisis (Cell) (32%), fermentación (Ferm) (26%), parásitos o simbioses de animales (APoS) (26%), y las otras 16 categorías presentaron menor ocurrencia (Material suplementario 2, Tabla S2). Por otro lado, los géneros con más funciones putativas fueron *Pseudomonas* (11), seguido de *Enterobacter*, *Desulfovibrio* y *Synechococcus* (10); *Vibrio* (8), *Desulfonatrum* (7); *Candidatus_Midichloria* (6); *Acinetobacter*, *Thioprofundum*, *Stenotrophomonas* y *Psychroserpens* (5); y *Candidatus_Puniceispirillum*, *Owenweeksia* y *Pseudoalteromonas* (4). Los 5 géneros restantes (*Pleurocapsa*, *Flaviramulus*, *Illumatobacter*, *Thalassococcus* y *Rhodovibrio*) tuvieron menos de 4 funciones (Fig. 7; Material suplementario 2, Tabla S2). Las funciones metabólicas putativas identificadas en un solo género bacteriano fueron degradación de hidrocarburos (HyDe) y parásitos intracelulares (IncP) en *Candidatus_Midichloria*, así como respiración de hierro (IrRe) en *Synechococcus* (Fig. 7, Material suplementario 2, Tabla S2).

DISCUSIÓN

A pesar de la distancia geográfica entre los 2 sitios de muestreo en el Caribe Mexicano (~325 km), los corales presentaron composiciones similares de géneros bacterianos, lo que indica una especificidad bacteria-coral. Estudios previos han reportado una similitud en los ensamblajes

bacterianos de colonias de coral ubicadas a grandes distancias (Rohwer et al. 2001; Carlos et al. 2013; Hernández-Zulueta et al. 2016, 2022, 2023). En cuanto al agua de mar y los sedimentos, la especificidad bacteria-coral se observó en la prevalencia de géneros bacterianos específicos (*Pseudomonas*, *Candidatus_Midichloria* y *Acinetobacter*) en los corales. Aunque el género *Pseudomonas* fue el más abundante en *A. cervicornis* (45.2%), presentó valores más altos en el Arrecife de Cancún (69.3%) en comparación con el Arrecife La Poza en Xcalak (18.2%). Consideramos que las diferencias en la abundancia relativa de este género entre corales de ambos sitios podrían atribuirse a características locales, las cuales podrían incluir variables fisicoquímicas que, desafortunadamente, no fueron evaluadas en este estudio.

Sin embargo, existe información que respalda la idea de que ambos sitios arrecifales podrían haber tenido diferentes condiciones del agua de mar. Por ejemplo, Rodríguez-Muñoz (2020), en una evaluación del impacto del arribo y descomposición del sargazo sobre la calidad del agua en Xcalak entre julio y octubre de 2019, reportó una disminución en el oxígeno disuelto ($0.17 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) y el pH (7.84), junto con un aumento en las concentraciones de amonio ($1.27 \mu\text{M}$) y fosfato ($0.33 \mu\text{M}$). Estos hallazgos sugieren que el arribo de sargazo ha contribuido a la eutrofización de ecosistemas marinos costeros, como los arrecifes de coral, ya que los valores fisicoquímicos registrados se encuentran fuera de los rangos de referencia establecidos previamente para este sitio arrecifal en ausencia de sargazo (Rodríguez-Martínez et al. 2019). Sin embargo, Xcalak es un sitio arrecifal protegido con escasa población humana, una descarga baja de aguas residuales y poca actividad de embarcaciones (CONANP 2004). Por otro lado, Cejudo et al. (2021) analizaron las variaciones en los parámetros de calidad del agua en Cancún entre la temporada de lluvias (octubre de 2018) y temporada seca (junio de 2019). Su estudio reportó fluctuaciones en las concentraciones

Tabla 1. Resultados de los índices de diversidad ecológica de los sustratos y sitios de muestreo.

Sustratos	Sitio	Riqueza de género (S)	Abundancia (N , o número total de secuencias)	Diversidad de Shannon (H' , nats)
<i>Acropora cervicornis</i>	Cancún	821	480,814	1.1036
<i>Acropora cervicornis</i>	Xcalak	1,103	521,445	1.1534
Agua de mar	Cancún	1,420	533,756	3.2812
Agua de mar	Xcalak	1,277	514,756	3.4101
Sedimentos	Cancún	1,673	536,476	5.2995
Sedimentos	Xcalak	1,667	523,478	5.4017

de fosfato ($0.4\text{--}19.8\ \mu\text{M}$), silicato ($139\text{--}427\ \mu\text{M}$), clorofila a ($0.8\text{--}6.6\ \text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) y nitrógeno inorgánico disuelto ($32\text{--}106\ \mu\text{M}$). Los resultados indicaron que las concentraciones de fosfato y nitrógeno inorgánico disuelto excedieron los límites permisibles para la protección de la vida acuática en zonas costeras (CE-CCA-001/89). Esta alteración podría atribuirse a la proximidad con zonas urbanas y a la intensa actividad turística de la región, lo cual podría afectar la calidad del agua marina de las áreas naturales protegidas adyacentes. Por lo tanto, estos estudios muestran que las condiciones del agua de mar de cada sitio arrecifal estudiado podrían ser diferentes, lo que respalda nuestra hipótesis de que la composición y abundancia de la microbiota de *A. cervicornis* están también influenciadas por efectos ambientales locales. No obstante, estas interpretaciones deben tomarse con cautela, ya que no contamos con réplicas para cada sustrato ni con un análisis detallado de las condiciones del agua de mar.

El género *Pseudomonas* mostró menores abundancias en el agua de mar y en los sedimentos. Las diferencias observadas entre los sustratos podrían estar relacionada con su función en cada uno de ellos; en los corales, algunos miembros de este género pueden producir compuestos con actividad antibacteriana contra patógenos del coral (Sabdon et al. 2015) y participar en el ciclo del azufre (Raina et al. 2010). Hernández-Zulueta et al. (2022) observaron el dominio de *Pseudomonas* en el coral *Acropora palmata*, tanto en colonias aparentemente sanas como en aquellas con enfermedad de la banda blanca tipo I (WBD-1). Estos autores demostraron también que la abundancia de *Pseudomonas* aumentaba en colonias enfermas, lo que sugiere un posible mecanismo de respuesta del coral frente a la enfermedad.

El género *Candidatus Midichloria*, que pertenece a la familia Midichloriaceae, fue también dominante en *A. cervicornis*. Varios estudios sobre Midichloriaceae han reportado abundancias altas en colonias aparentemente sanas de *A. cervicornis* (Casas et al. 2004, Miller et al. 2014, Godoy-Vitorino et al. 2017, Rosado et al. 2019). Sin embargo,

el papel de esta familia del orden Rickettsiales en el coral es difícil de dilucidar, ya que ha sido también asociada con enfermedades (Casas et al. 2004, Godoy-Vitorino et al. 2017, Shaver et al. 2017, Rosales et al. 2019, Gignoux-Wolfssohn et al. 2020).

El género *Acinetobacter* ha sido previamente reportado en *A. cervicornis* (Kalimutho et al. 2007, Godoy-Vitorino et al.

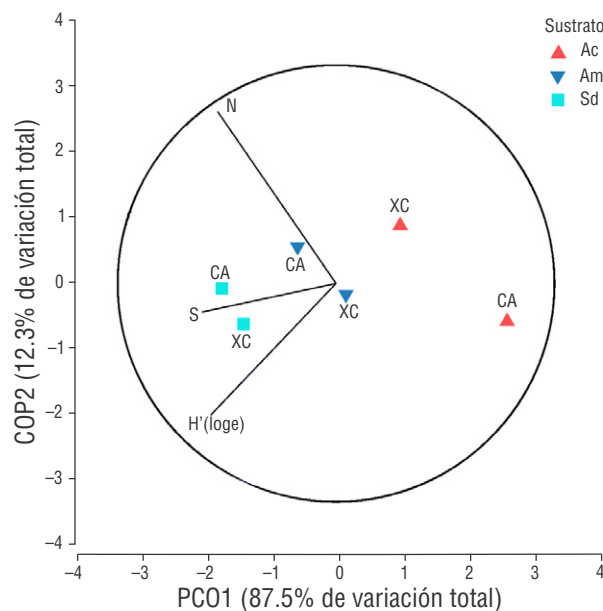


Figura 5. Ordenamiento del análisis de coordenadas principales (PCO) de la variación de los atributos de la comunidad (riqueza de géneros [S], abundancia [N] y diversidad de Shannon [H']) según el tipo de sustrato y sitio de muestreo. Los vectores se realizaron utilizando una correlación múltiple. El círculo de correlación representa el rango de correlación de Pearson (-1 a 1). Códigos: Cancún (CA); Xcalak (XC); *Acropora cervicornis* (Ac); sedimentos (Sd); seawater (Sw).

Tabla 2. Resultados del PERMANOVA de dos vías cruzado sin replicación de los atributos de la comunidad (riqueza de géneros [S], abundancia [N], diversidad de Shannon [H']) y la composición y abundancia de géneros bacterianos entre sustratos y entre sitios de muestreo. Códigos: CV(%) es el porcentaje de la componente de variación; P es el valor P . Los valores $P \leq 0.05$ se muestran en negrita.

Fuente de variación	Atributos de la comunidad (diversidad alfa)			Composición y abundancia de géneros bacterianos (diversidad beta)		
	Pseudo- F	P	CV (%)	Pseudo- F	P	CV (%)
Sustratos	3.835	0.1562	54.4	5.7513	0.0466	60.7
Sitios	0.039	0.8887	0.0	0.7926	0.5068	0.0
Residuales			45.6			39.3

2017). En corales aparentemente sanos, otros estudios también han detectado una abundancia alta de este género (Chen et al. 2011, Carlos et al. 2013, Cai et al. 2018). Existe poca información sobre el papel de este género en el holobionte del coral, pero algunos estudios han sugerido que estos microorganismos están involucrados en el metabolismo de nutrientes del coral (i.e., carbono, nitrógeno y azufre) y en la desintoxicación del hospedero (Raina et al. 2010, Cai et al. 2018).

El género *Stenotrophomonas* también fue dominante en *A. cervicornis*; esto coincide con los resultados de Hernández-Zulueta et al. (2022), quienes reportaron su dominio en colonias aparentemente sanas de *A. palmata* en el Golfo de México y el Caribe Mexicano. Sin embargo, este género ha sido también detectado en corales enfermos (Cárdenas et al. 2012, Meyer et al. 2014) y en corales que habitan sitios relativamente perturbados con concentraciones altas de nutrientes (Lee et al. 2012). Asimismo, se ha reportado que algunas cepas marinas de *Stenotrophomonas* spp. pueden producir compuestos antimicrobianos (Romanenko et al. 2007) y degradar la quitina (Salas-Ovilla et al. 2019).

Este estudio mostró que el género *Enterobacter* fue más abundante en las muestras de agua de mar que en los corales. Se ha reportado que miembros de la familia Enterobacteriaceae son responsables de diversas enfermedades en corales tropicales (Daniels et al. 2015, Peixoto et al. 2017). Además, se han aislado cepas de este género con capacidad para exhibir actividad antibacteriana contra patógenos bacterianos clínicos y acuícolas (Gopi et al. 2012, Nursyirwani et al. 2018). En nuestro estudio, la mayoría de los géneros bacterianos dominantes han sido previamente asociados con enfermedades en corales. Esto podría deberse a que estos microorganismos forman parte de la microbiota bacteriana del coral, la cual, bajo condiciones de estrés ambiental severo y persistente, entra en disbiosis, lo que favorece un aumento en la abundancia y actividad metabólica de grupos bacterianos específicos debido al estado inmunocomprometido del coral (Cárdenas et al. 2012, Certner y Vollmer 2015, Pollock et al. 2016, Ziegler et al. 2016). Se ha encontrado que lo anterior

induce cambios significativos en el microbioma del coral, afectando directamente su fisiología y desencadenando enfermedades, síndromes y el blanqueamiento coralino (Zhou et al. 2020, Mohamed et al. 2023).

Nuestro estudio encontró que la estructura del ensamblaje bacteriano fue disímil entre el tejido de *A. cervicornis* y el agua de mar y sedimentos circundantes. Estas observaciones coinciden con las realizadas por Carlos et al. (2013), Beltrán et al. (2016) y Hernández-Zulueta et al. (2016), quienes mostraron también diferencias significativas en el microbioma bacteriano entre los corales y su entorno. Esto podría ser un indicio de que el sitio presenta un buen estado de conservación. Por

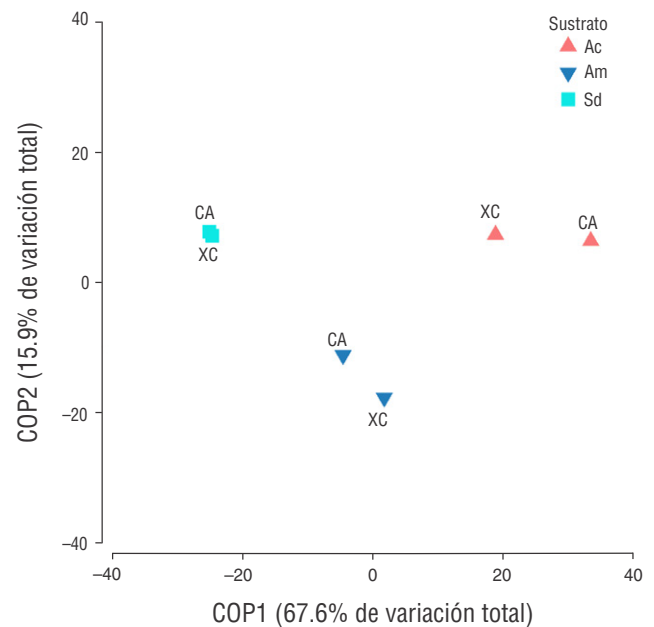


Figura 6. Ordenamiento del análisis de coordenadas principales (PCO) de los cambios en la composición y abundancia de los géneros bacterianos según el tipo de sustrato y sitio de muestreo. Códigos: Cancún (CA); Xcalak (XC); *Acropora cervicornis* (Ac); seawater (Am); sediments (Sd).

ejemplo, Hernández-Zulueta et al. (2016) encontraron que los sitios con mayor conservación y menor perturbación humana fueron responsables de las principales diferencias entre los sustratos estudiados. Sin embargo, en este trabajo no se evaluaron las variables fisicoquímicas en las localidades muestreadas; sugerimos que estudios futuros evalúen estas variables y su relación entre la especificidad espacial de los corales y el estado de conservación del sitio. Por otro lado, en el presente estudio consideramos que los ensamblajes bacterianos específicos observados en los corales pueden garantizar su capacidad para aclimatarse o adaptarse a cambios ambientales y a un estrés transitorio (Ziegler et al. 2017, Bang et al. 2018). Asimismo, esta microbiota puede desempeñar un papel clave en la salud del coral, ya que respalda su inmunidad (Reshef et al. 2006) y participa activamente en el ciclo de nutrientes (Gates y Ainsworth 2011). No obstante, Klings et al. (2023) encontraron que el bacterioma resiste algunos cambios en la estructura del ensamblaje bacteriano en el coral *A. cervicornis* que es resistente a enfermedades,

aunque éste puede verse considerablemente alterado tras una fuerte presión ambiental.

En este estudio, la diversidad bacteriana fue mayor en los sedimentos que en el tejido del coral y el agua de mar. Schöttner et al. (2012) y Carlos et al. (2013) encontraron también que los sedimentos presentaban mayor diversidad bacteriana que otros sustratos (por ejemplo, corales y agua de mar) en los arrecifes brasileños. Estos autores propusieron que los sedimentos representan un reservorio bacteriano capaz de colonizar las superficies de los corales. Bernasconi et al. (2019) señalaron que el agua de mar y los sedimentos son los principales proveedores de bacterias para los corales, debido a su ubicación en el bentos.

Desde una perspectiva metabólica, se observó que varias funciones metabólicas se repitieron en distintos géneros (*Pseudomonas*, *Synechococcus*, *Thiopfundum*, *Owenweeksia*, *Pleurocapsa*, *Candidatus_Puniceispirillum*, *Candidatus_Midichloria* y *Rhodovibrio*), los cuales estuvieron presentes en los 3 sustratos, pero con variaciones en

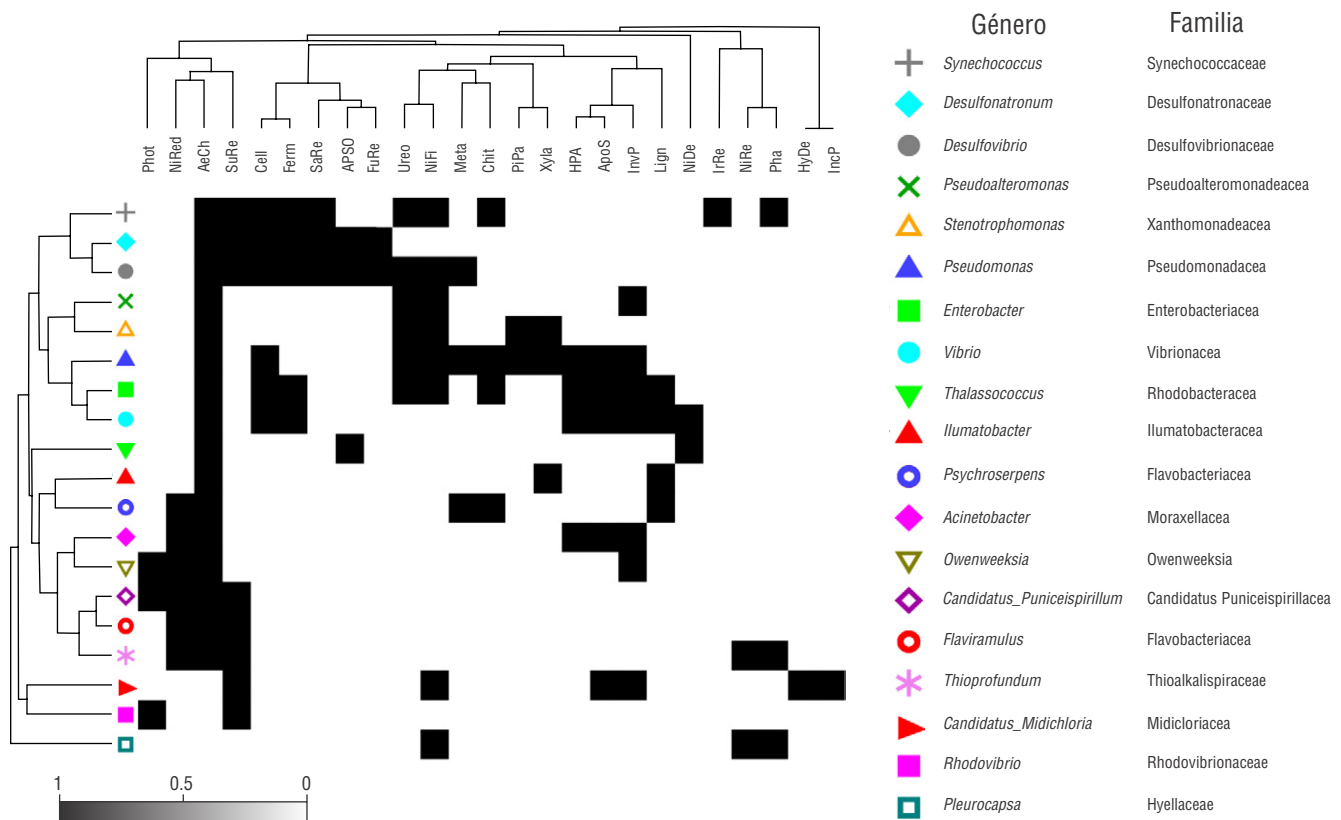


Figura 7. Gráfico de sombras de los géneros bacterianos dominantes y sus respectivas funciones metabólicas putativas. Códigos: Fotoheterotrofia (Phot); Reducción de nitrato (NiRed); Quimioheterotrofia aeróbica (AeCh); Respiración de azufre (SuRe); Celulosa (Cell); Fermentación (Ferm); Respiración de sulfato (SaRe); Fotoautotrofia anoxigénica con oxidación de azufre (APSO); Respiración de fumarato (FuRe); Ureólisis (Ureo); Fijación de nitrógeno (NiFi); Metanotrofia (Meta); Quitinólisis (Chit); Patógeno vegetal (PIPa); Xilanólisis (Xyla); Patógenos humanos en general (HPA); Parásitos o simbiontes animales (APOS); Parásitos de invertebrados (Inv); Ligninólisis (Lign); Desnitrificación de nitrato (NiDe); Respiración de hierro (IrRe); Respiración de nitrato (NiRe); Fotoautotrofia (Pha); Degradación de hidrocarburos (HyDe); Parásitos intracelulares (IncP).

su abundancia relativa. Creemos que esto se debe a la diversidad alta y mayor redundancia funcional (i.e., la capacidad de una especie para compensar funcionalmente la pérdida de otra) (Eisenhauer et al. 2023), lo cual es crítico para el funcionamiento y resiliencia del ecosistema (Nyström 2006, Mori et al. 2013, Cárdenas et al. 2022). Esto podría sugerir que dicha redundancia permite al coral captar microorganismos de los sustratos circundantes para satisfacer las necesidades del holobionte. Por ejemplo, la prevalencia del género *Thiopfundum* ha sido previamente reportada en sedimentos del sureste del Golfo de México (Suárez-Moo et al. 2020). Este género, conocido por su capacidad para oxidar azufre (Takai et al. 2009), podría desempeñar un papel clave en el ciclo del azufre dentro de los sedimentos de arrecifes de coral. El género *Owenweeksia* ha sido reportado como una bacteria novedosa con capacidad de biorremediación de materia orgánica en agua de mar (Lau et al. 2005). Los géneros *Synechococcus* y *Pleurocapsa* cumplen papeles funcionales fundamentales en la fijación de nitrógeno en los ecosistemas arrecifales (Charpy et al. 2012). Meunier et al. (2019) encontraron que los corales expuestos a estrés térmico aumentaron su consumo de bacterias de este género (*Synechococcus*) presentes en el picoplancton, lo cual podría deberse a que estos microorganismos constituyen una fuente rica en nitrógeno (Berthelot et al. 2016). Choi et al. (2015) reportaron una cepa del género *Candidatus_Puniceispirillum* con la capacidad de producir sulfuro de dimetilo a partir de dimetilsulfoniopropionato, lo cual es relevante para el ciclo del azufre en los arrecifes de coral (Guibert et al. 2020). La presencia de *Rhodovibrio* ha sido reportada previamente en sedimentos subterráneos someros de las Salinas de Bonneville (McGonigle et al. 2019). De manera similar, Hernández-Zulueta et al. (2022) identificaron *Rhodovibrio* en los sedimentos circundantes de *A. palmata* en el Caribe mexicano. Sin embargo, aún se desconoce el papel que desempeña *Rhodovibrio* en este tipo de sustrato.

La quimioheterotrofia aerobia y SuRe fueron las funciones metabólicas putativas predominantes entre los 8 géneros bacterianos que más contribuyeron a la disimilitud entre sustratos. La prevalencia de bacterias quimioheterotróficas en corales ha sido también reportada previamente (Ostria-Hernández et al. 2022, Hernández-Zulueta et al. 2023); las bacterias heterotróficas apoyan la salud del coral y conducen el ciclo del carbono (Hu et al. 2022). Como se discutió anteriormente, también se ha informado que algunos miembros del ensamblaje bacteriano en tejidos coralinos participan en el metabolismo del azufre mediante la degradación del dimetilsulfoniopropionato (DMSP) en sulfuro de dimetilo (DMS), lo que sugiere que estos compuestos representan una fuente clave de nutrientes con un papel relevante en la salud del coral (Raina et al. 2009, Tandon et al. 2020). La fijación de nitrógeno, NiRed y NiRe fueron otras funciones metabólicas relevantes reportadas en este estudio. El suministro de nitrógeno a través del metabolismo microbiano, facilitado por cianobacterias y bacterias diazotróficas, constituye una fuente adicional de nitrógeno para los sistemas

coralinos (Sohm et al. 2011). Este proceso puede cubrir hasta el 10% de las necesidades de nitrógeno de las algas simbióticas (Cardini et al. 2015, Bednarz et al. 2019) y es crucial para la supervivencia y crecimiento de corales autotróficos (Pogoreutz et al. 2017, Li et al. 2023). Asimismo, como se mencionó previamente, algunos de los géneros reportados (*Pseudomonas*, *Enterobacter* y *Stenotrophomonas*) han sido asociados con enfermedades en corales (Meyer et al. 2014, Peixoto et al. 2017, Gignoux-Wolfsohn et al. 2020), lo que respalda la prevalencia de la función metabólica putativa InvP en el presente estudio.

CONCLUSIONES

Este estudio constituye el primer acercamiento para explorar el ensamblaje bacteriano asociado al coral *A. cervicornis* en el Caribe mexicano, donde la distancia geográfica entre los sitios muestreados no fue un factor significativo debido a que el ensamblaje bacteriano asociado al tejido de *A. cervicornis*, agua de mar y sedimentos reveló una especificidad de géneros bacterianos dominantes que indicó una estabilidad espacial. Estos géneros bacterianos dominantes fueron *Pseudomonas*, *Synechococcus*, *Thiopfundum*, *Owenweeksia*, *Pleurocapsa*, *Candidatus_Puniceispirillum*, *Candidatus_Midichloria* y *Rhodovibrio*. Asimismo, las funciones metabólicas más importantes en todos los sustratos y en los géneros bacterianos dominantes fueron AeCh aeróbica, SuRe y NiFi. Aunque este estudio produjo resultados relevantes, es importante mencionar que una de las limitaciones de este trabajo fue la pérdida de replicación debido a la mezcla de las muestras recolectadas de los sustratos. En estudios futuros, será importante considerar un aumento en el número de réplicas para evaluar la variación existente dentro de cada sitio y así fortalecer el análisis de datos. También es esencial considerar la variación temporal intra e interanual para evaluar si los géneros bacterianos dominantes cambian significativamente. Además, será necesario aumentar el número de muestras de sustrato y medir variables ambientales y de la estructura del hábitat adicionales para brindar un mejor soporte estadístico para comprender la distribución y los patrones espaciales de los ensamblajes bacterianos asociados al coral. Finalmente, los enfoques basados en cultivo podrían también proporcionar una visión más completa de los papeles funcionales de las bacterias asociadas a los corales.

Traducido al español por los autores.

DECLARACIONES FINLAES

Material suplementario

El material suplementario de este trabajo se puede descargar del siguiente enlace: <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarinas/article/view/3487/420421191> y

<https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarinas/article/view/3487/420421192>.

Agradecimientos

Queremos agradecer a Rodrigo García Uribe, Gabriela Vargas, Melissa Llanes López y Edgar Salvador Samos Falcón (Oceanus A.C.) por su apoyo durante el trabajo de campo, así como a María Evangelina Cisneros por su labor en el laboratorio. Además, se agradece la contribución de dos revisores anónimos y de los editores, quienes mejoraron la calidad de este trabajo.

Fondos

Esta investigación fue financiada en parte por OCEANUS A.C. (Convenio G-MX-0707200OCEANUS) gracias a una beca de The Nature Conservancy (TNC) para apoyar la recuperación del arrecife de coral de los Parques Nacionales de Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc. Asimismo, este estudio forma parte del proyecto Resiliencia de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), financiado por el Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD). Además, este estudio fue financiado por la Universidad de Guadalajara: proyectos P3E2019 y P3E2020 (bajo la supervisión de FARZ) y proyectos PRO-SNI2019 y PRO-SNI2020 (bajo la supervisión de FARZ y JHZ).

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no tener ningún conflicto de interés.

Contribuciones de los autores

Conceptualización: FARZ, JHZ; Depuración de datos: JHZ; Análisis formal: FARZ; Obtención de financiamiento: GGNM, MÁGS, FARZ, JHZ; Investigación: FARZ, JHZ; Metodología: FARZ, JHZ, GGNM, MÁGS; Administración del proyecto: GGNM, MÁGS, FARZ, JHZ; Recursos: FARZ, JHZ, GGNM, MÁGS; Software: FARZ, JHZ; Supervisión: FARZ, JHZ; Validación: FARZ, JHZ; Visualización: FARZ, JHZ, GGNM, MÁGS; Redacción – borrador original: FARZ, JHZ, GGNM, MÁGS; Redacción – revisión y edición: FARZ, JHZ. Todos los autores leyeron y aprobaron la versión final del manuscrito.

Disponibilidad de los datos

Los datos generados y analizados en el presente estudio están incluidos en el artículo. Las lecturas depuradas fueron depositadas en el SRA del NCBI (número de acceso PRJNA749734): <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/bioproject/?term=749734>.

Uso de herramientas de IA

Los autores no emplearon herramientas de inteligencia artificial en este trabajo.

REFERENCES

- Anderson MJ, Gorely RN, Clarke KR. 2008. PERMANOVA+Primer: Guide to software and statistical methods. Plymouth (United Kingdom): PRIMER-E. 214 p.
- Ainsworth TD, Krause L, Bridge T, Torda G, Raina JB, Zakrzewski M, Gates RD, Padilla-Gamiño JL, Spalding HL, Smith C, et al. 2015. The coral core microbiome identifies rare bacterial taxa as ubiquitous endosymbionts. ISME J. 9(10):2261-74. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.39>
- Alvarez-Filip L, González-Barrios FJ, Pérez-Cervantes E, Molina-Hernández A, Estrada-Saldívar N. 2022. Stony coral tissue loss disease decimated Caribbean coral populations and reshaped reef functionality. Commun Biol. 5:440. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03398-6>
- Bang C, Dagan T, Deines P, Dubilier N, Duschl WJ, Fraune S, Hentschel U, Hirt H, Hülter N, Lachnit T, et al. 2018. Metaorganisms in extreme environments: do microbes play a role in organismal adaptation? Zoology. 127:1-19. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2018.02.004>
- Bednarz VN, Van De Water J, Rabouille S, Maguer JF, Grover R, Ferrier-Pages C. 2019. Diazotrophic community and associated dinitrogen fixation within the temperate coral *Oculina patagonica*. Environ Microbiol. 21(1):480-495. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14480>
- Beltrán Y, Cerqueda-García D, Taş N, Thomé PE, Iglesias-Prieto R, Falcón LI. 2016. Microbial composition of biofilms associated with lithifying rubble of *Acropora palmata* branches. FEMS Microbiol Ecol. 92(1):fiv162. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiv162>
- Bernasconi R, Stat M, Koenders A, Papparini A, Bunce M, Huggett MJ. 2019. Establishment of coral-bacteria symbioses reveal changes in the core bacterial community with host ontogeny. Front Microbiol. 10:1529. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01529>
- Bengtsson-Palme J, Richardson RT, Meola M, Wurzbacher C, Tremblay ED, Thorell K, Kanger K, Eriksson KM, Bilodeau G J, Johnson RM, Hartmann M, Nilsson RH. 2018. Metaxa2 Database Builder: Enabling taxonomic identification from metagenomic or metabarcoding data using any genetic marker. Bioinformatics. 34(23):4027-4033. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty482>
- Berthelot H, Bonnet S, Grosso O, Cornet V, Barani A. 2016. Transfer of diazotroph-derived nitrogen towards non-diazotrophic planktonic communities: a comparative study between *Trichodesmium erythraeum*, *Crocospaera watsonii* and *Cyanothece* sp. Biogeosciences. 13:4005-4021. <https://doi.org/10.5194/bg-13-4005-2016>
- Bosch TCG, McFall-Ngai MJ. 2011. Metaorganisms as the new frontier. Zoology. 114:185-190. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2011.04.001>
- Bourne DG, Webster NS. 2013. Coral reef bacterial communities. In: Rosenberg E, DeLong EF, Lory S, Stackebrandt E, Thompson F. (eds.), Prokaryotes. Heidelberg (Germany): Springer-Verlag. p. 163-187. https://doi.org/10.1007/978-3-642-30123-0_48
- Bourne DG, Morrow KM, Webster NS. 2016. Insights into the coral microbiome: underpinning the health and resilience of reef

- ecosystems. *Annu Rev Microbiol.* 70:317-340.
<https://doi.org/10.1146/annurev-micro-102215-095440>
- Brocke HJ, Piltz B, Herz N, Abed RMM, Palinska KA, John U, den Haan J, de Beer D, Nugues, MM. 2018. Nitrogen fixation and diversity of benthic cyanobacterial mats on coral reefs in Curaçao. *Coral Reefs.* 37(3):861-874.
<https://doi.org/10.1007/s00338-018-1713-y>
- Cáceres I, Ibarra-García EC, Ortiz M, Ayón-Parente M, Rodríguez-Zaragoza FA. 2020. Effect of fisheries and benthic habitat on the ecological and functional diversity of fish at the Cayos Cochinos coral reefs (Honduras). *Mar Biodivers.* 50:9.
<https://doi.org/10.1007/s12526-019-01024-z>
- Cai L, Tian RM, Zhou G, Tong H, Wong YH, Zhang W, Chui APY, Xie JY, Qiu J-W, Ang PO, et al. 2018. Exploring coral microbiome assemblages in the South China Sea. *Sci Rep.* 8:2428.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-20515-w>
- Cárdenas A, Raina JB, Pogoreutz C, Rådecker N, Bougoure J, Guagliardo P, Pernice M, Voolstra CR. 2022. Greater functional diversity and redundancy of coral endolithic microbiomes align with lower coral bleaching susceptibility. *ISME J.* 16:2406-2420.
<https://doi.org/10.1038/s41396-022-01283-y>
- Cárdenas A, Rodriguez RLM, Pizarro V, Cadavid LF, Arévalo-Ferro C. 2012. Shifts in bacterial communities of two Caribbean reef-building coral species affected by white plague disease. *ISME J.* 6(3):502-512.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2011.123>
- Cardini U, Bednarz VN, Naumann MS, van Hoytema N, Rix L, Foster RA, Al-Rshaidat MM, Wild C. 2015. Functional significance of dinitrogen fixation in sustaining coral productivity under oligotrophic conditions. *Proc Biol Sci.* 282(1818):20152257.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2257>
- Carlos C, Torres TT, Ottoboni L. 2013. Bacterial communities and species-specific associations with the mucus of Brazilian coral species. *Sci Rep.* 3:1624.
<https://doi.org/10.1038/srep01624>
- Casas V, Kline DI, Wegley L, Yu Y, Breitbart M, Rohwer F. 2004. Widespread association of a Rickettsiales-like bacterium with reef-building corals. *Environ Microbiol.* 6(11):1137-1148.
<https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2004.00647.x>
- Cejudo E, Acosta-González G, Ortega-Camacho D, Ventura-Sanchez K. 2021. Water quality in natural protected areas in Cancun, Mexico: A historic perspective for decision makers. *Reg Stud Mar Sci.* 48:102035.
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.102035>
- Certner RH, Vollmer SV. 2015. Evidence for autoinduction and quorum sensing in white band disease-causing microbes on *Acropora cervicornis*. *Sci Rep.* 5:1-9.
- Charpy L, Casareto BE, Langlade MJ, Suzuki Y. 2012. Cyanobacteria in coral reef ecosystems: A review. *J Mar Biol.* 25971:1-9.
<https://doi.org/10.1155/2012/259571>
- Chen CP, Tseng CH, Chen CA, Tang SL. 2011. The dynamics of microbial partnerships in the coral *Isopora palifera*. *ISME J.* 5:728-740.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2010.151>
- Choi DH, Park KT, An SM, Lee K, Cho JC, Lee JH, Kim D, Jeon D, Noh JH. 2015. Pyrosequencing revealed SAR116 clade as dominant dddP-containing bacteria in oligotrophic NW Pacific Ocean. *PLoS One.* 10(1):e0116271.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116271>
- Chu ND, Vollmer SV. 2016. Caribbean corals house shared and host-specific microbial symbionts over time and space. *Environ Microbiol Rep.* 8:493-500.
<https://doi.org/10.1111/1758-2229.12412>
- Clarke KR, Gorley RN. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. Plymouth (United Kingdom): PRIMER-E. 190 p.
- Clarke KR, Gorley RN. 2015. PRIMER v7: User Manual/Tutorial. Plymouth (United Kingdom): PRIMER-E. 192 p.
- CONANP. 2004. Programa de manejo Parque Nacional Arrecifes de Xcalak. Jaras Impresores, Mexico. 162 p.
- Daniels CA, Baumgarten S, Yum LK, Michell CT, Bayer T, Arif C, Roder C, Weil E, Voolstra CR. 2015. Metatranscriptome analysis of the reef-building coral *Orbicella faveolata* indicates holobiont response to coral disease. *Front Mar Sci.* 2:62.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00062>
- Dunphy CM, Gouhier TC, Chu ND, Vollmer SV. 2019. Structure and stability of the coral microbiome in space and time. *Sci Rep.* 9:6785.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-43268-6>
- Eisenhauer N, Hines J, Maestre FT, Rilling MC. 2023. Reconsidering functional redundancy in biodiversity research. *Biodivers.* 2(9).
<https://doi.org/10.1038/s44185-023-00015-5>
- Epstein HE, Smith HA, Cantin NE, Mocellin VJL, Torda G, van Oppen MJH. 2019. Temporal Variation in the microbiome of *Acropora* coral species does not reflect seasonality. *Front Microbiol.* 10:1775.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01775>
- Escobar-Zepeda A, Gody-Lozano EE, Raggi L, Segovia L, Merino E, Gutiérrez-Ríos RM, Juárez K, Licea-Navarro AF, Pardo-López L, Sánchez-Flores A. 2018. Analysis of sequencing strategies and tools for taxonomic annotation: defining standards for progressive metagenomics. *Sci Rep.* 8:1203.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-30515-5>
- García-Uruña R, Garzón-Machado MA. 2020. Current status of *Acropora palmata* and *Acropora cervicornis* in the Colombian Caribbean: demography, coral cover and condition assessment. *Hydrobiologia.* 847:2141-2153.
<https://doi.org/10.1007/s10750-020-04238-6>
- Gates RD, Ainsworth TD. 2011. The nature and taxonomic composition of coral symbiomes as drivers of performance limits in scleractinian corals. *J Exp Mar Bio Ecol.* 408:94-101.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.07.029>
- Gignoux-Wolfsohn SA, Aronson FM, Vollmer SV. 2017. Complex interactions between potentially pathogenic, opportunistic, and resident bacteria emerge during infection on a reef-building coral. *FEMS Microbiol Ecol.* 93:fix080.
<https://doi.org/10.1093/femsec/fix080>
- Gignoux-Wolfsohn S, Marks C, Vollmer S. 2012. White Band Disease transmission in the threatened coral, *Acropora cervicornis*. *Sci Rep.* 2:804.
<https://doi.org/10.1038/srep00804>
- Gignoux-Wolfsohn SA, Precht WF, Peters EC, Gintert BE, Kaufman LS. 2020. Ecology, histopathology, and microbial ecology of a white-band disease outbreak in the threatened staghorn coral *Acropora cervicornis*. *Dis Aquat Organ.* 137:217-237.
<https://doi.org/10.3354/dao03441>
- Godoy-Vitorino F, Ruiz-Diaz CP, Rivera-Seda A, Ramírez-Lugo JS, Toledo-Hernández C. 2017. The microbial biosphere of the coral *Acropora cervicornis* in Northeastern Puerto Rico. *PeerJ* 5:e3717.
<https://doi.org/10.7717/peerj.3717>
- Gopi M, Kumaran S, Kumar TTA, Deivasigamani B, Alagappan K, Prasad SG. 2012. Antibacterial potential of sponge endosymbiotic marine *Enterobacter* at Kavaratti, Lakshadweed archipelago. *Asian Pac J Trop Med.* 5(2):142-146.
[https://doi.org/10.1016/S1995-7645\(12\)60013-3](https://doi.org/10.1016/S1995-7645(12)60013-3)
- Guibert I, Bourdreux F, Bonnard I, Pochon X, Dubousquet V, Raharivelomanana P, Berteaux-Lecellier V, Lecellier G. 2020. Dimethylsulfoniopropionate concentration in coral reef invertebrates varies according to species assemblages. *Sci Rep.* 10:9922.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-66290-5>
- Hernandez-Agreda A, Leggat W, Bongaerts P, Ainsworth TD. 2016. The microbial signature provides insight into the

- mechanistic basis of coral success across reef habitats. *mBio* 7:e00560-16.
<https://doi.org/10.1128/mbio.00560-16>
- Hernández-Zulueta J, Araya R, Vargas-Ponce O, Díaz-Pérez L, Rodríguez-Troncoso AP, Ceh J, Ríos-Jara E, Rodríguez-Zaragoza FA. 2016. First deep screening of bacterial assemblages associated with corals of the Tropical Eastern Pacific. *FEMS Microbiol Ecol.* 92(12):pii: fiw196.
<https://doi.org/10.1093/femsec/fiw196>
- Hernández-Zulueta J, Díaz-Pérez L, García-Maldonado JQ, Nava-Martínez GG, García-Salgado MÁ, Rodríguez-Zaragoza FA. 2022. Bacterial assemblages associated with *Acropora palmata* affected by white band disease in the Mexican region of the Caribbean and Gulf of Mexico. *J Sea Res.* 185:102230.
<https://doi.org/10.1016/j.seares.2022.102230>
- Hernández-Zulueta J, Díaz-Pérez L, Echeverría-Vega A, Nava-Martínez GG, García-Salgado MÁ, Rodríguez-Zaragoza FA. 2023. An Update of Knowledge of the Bacterial Assemblages Associated with the Mexican Caribbean Corals *Acropora palmata*, *Orbicella faveolata*, and *Porites porites*. *Diversity.* 15:964.
<https://doi.org/10.3390/d15090964>
- Hu X, Li X, He M, Long A, Xu J. 2022. Regulation of bacterial metabolic activities and community composition by temperature in a fringing coral reef. *J Geophys Res.* 127(11):e2022JC018823.
<https://doi.org/10.1029/2022JC018823>
- Kalimutho M, Ahmad A, Kassim Z. 2007. Isolation, characterization and identification of bacteria associated with mucus of *Acropora cervicornis* coral from Bidong island, Terengganu, Malaysia. *Malays J Sci.* 26(2):27-39.
- Klinges JG, Patel SH, Duke WC, Muller EM, Vega Thurber RL. 2023. Microbiomes of a disease-resistant genotype of *Acropora cervicornis* are resistant to acute, but not chronic, nutrient enrichment. *Sci Rep.* 13(1):3617.
<https://doi.org/10.1038/s41598-023-30615-x>
- Kushmaro A, Kramarsky-Winter E. 2004. Bacteria as a source of coral nutrition. In: Rosenberg E, Loya Y. (eds), *Coral Health and Disease*. New York (United States): Springer-Verlag. p. 231-241.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-06414-6_11
- Lau KWK, Ng CYM, Ren J, Lau SCL, Qian PY, Wong PK, Lau TC, Wu M. 2005. *Owenweeksia hongkongensis* gen. nov., sp. nov., a novel marine bacterium of the phylum 'Bacteroidetes'. *Int J Syst Evol Microbiol.* 55(Pt 3):1051-1057.
<https://doi.org/10.1099/ijs.0.63155-0>
- Lee OO, Yang J, Bougouffa S, Wang Y, Batang Z, Tian R, Al-Suwailem A, Qian PY. 2012. Spatial and species variations in bacterial communities associated with corals from the Red Sea as revealed by pyrosequencing. *Appl Environ Microbiol.* 78(20):7173-84.
<https://doi.org/10.1128/AEM.01111-12>
- Leite DCA, Salles JF, Calderon EN, Castro CB, Bianchini A, Marques JA, van Elsland JD, Peixoto RS. 2018. Coral bacterial-core abundance and network complexity as proxies for anthropogenic pollution. *Front Microbiol.* 9:833.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00833>
- Li M, Sheng H-X, Dai M, Kao S-J. 2023. Understanding nitrogen dynamics in coral holobionts: comprehensive review of processes, advancements, gaps, and future directions. *Front Mar Sci.* 10:1203399.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1203399>
- Lirman D, Schopmeyer S, Galvan V, Drury C, Baker AC, Baums IB. 2014. Growth dynamics of the threatened Caribbean staghorn coral *Acropora cervicornis*: influence of host genotype, symbiont identity, colony size, and environmental setting. *PLoS ONE* 9(9):e107253.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107253>
- Littman RA, Willis BL, Pfeffer C, Bourne DG. 2009. Diversities of coral associated bacteria differ with location, but not species, for three acroporid corals on the Great Barrier Reef. *FEMS Microbiol Ecol.* 68:152-163.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2009.00666.x>
- Louca S, Jacques SMS, Pires APF, Leal JS, González AL, Doebeli M, Farjalla VF. 2017. Functional structure of the bromeliad tank microbiome is strongly shaped by local geochemical conditions. *Environ Microbiol.* 19(8):3132-3151.
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.13788>
- Louca S, Jacques SMS, Pires APF, Leal JS, Srivastava DS, Parfrey LW, Doebeli M. 2016. High taxonomic variability despite stable functional structure across microbial communities. *Nat Ecol Evol.* 1(1):0015.
<https://doi.org/10.1038/s41559-016-0015>
- Magoc T, Salzberg SL. 2011. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies. *Bioinformatics* 27:2957-2963.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btr507>
- McDevitt-Irwin JM, Baum JK, Garren M, Vega Thurber RL. 2017. Responses of coral-associated bacterial communities to local and global stressors. *Front Mar Sci.* 4:262.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00262>
- McGonigle JM, Bernau JA, Bowen BB, Brazelton WJ. 2019. Robust archaeal and bacterial communities inhabit shallow subsurface sediments of the Bonneville Salt Flats. *mSphere.* 4(4):e00378-19.
<https://doi.org/10.1128/mSphere.00378-19>
- Meunier V, Bonnet S, Pernice M, Benavides M, Lorrain A, Grosso O, Lambert C, Houlbrèque F. 2019. Bleaching forces coral's heterotrophy on diazotrophs and *Synechococcus*. *ISME J.* 13(11):2882-2886.
<https://doi.org/10.1038/s41396-019-0456-2>
- Meyer JL, Paul VJ, Teplitski M. 2014. Community shifts in the surface microbiomes of the coral *Porites astreoides* with unusual lesions. *PLOS One.* 9(6):e100316.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100316>
- Miller MW, Bourque AS, Bohnsack JA. 2002. An analysis of the loss of acroporid corals at Looe Key, Florida, USA: 1983-2000. *Coral Reefs.* 21:179-182.
<https://doi.org/10.1007/s00338-002-0228-7>
- Miller N, Maneval P, Manfrino C, Frazer TK, Meyer JL. 2020. Spatial distribution of microbial communities among colonies and genotypes in nursery-reared *Acropora cervicornis*. *PeerJ* 8:e9635.
<https://doi.org/10.7717/peerj.9635>
- Miller MW, Lohr KE, Cameron CM, Williams DE, Peters EC. 2014. Disease dynamics and potential mitigation among restored and wild staghorn coral, *Acropora cervicornis*. *PeerJ.* 2:e541.
<https://doi.org/10.7717/peerj.541>
- Mohamed AR, Ochsenkühn MA, Kazlak AM, Moustafa A, Amin SA. 2023. The coral microbiome: towards an understanding of the molecular mechanisms of coral-microbiota interactions. *FEMS Microbiol Rev.* 47(2):fuad005.
<https://doi.org/10.1093/femsre/fuad005>
- Mori AS, Furukawa T, Sasaki T. 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biol Rev.* 88:349-364.
- Nursyirwani N, Feliatra F, Yoswaty D, Dinata RL. 2018. Activity of heterotrophic bacteria from marine area of Siak District against pathogenic bacteria. *IOP Conf Ser Earth Environ Sci.* 116:012047.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/116/1/012047>
- Nyström M. 2006. Redundancy and response diversity of functional groups: implications for the resilience of coral reefs. *Ambio.* 35:30-35.
- Ostria-Hernández ML, Hernández-Zulueta J, Vargas-Ponce O, Díaz-Pérez L, Araya R, Rodríguez-Troncoso AP, Ríos-Jara E, Rodríguez-Zaragoza FA. 2022. Core microbiome of corals

- Pocillopora damicornis* and *Pocillopora verrucosa* in the northeastern tropical Pacific. *Mar Ecol.* 43:e12729. <https://doi.org/10.1111/maec.12729>
- Peixoto RS, Rosado PM, Leite DCA, Rosado AS, Bourne DG. 2017. Beneficial Microorganisms for Corals (BMC): Proposed Mechanisms for Coral Health and Resilience. *Front Microbiol.* 8:16. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00341>
- Pogoreutz C, Radecker N, Cardenas A, Gardes A, Wild C, Voolstra CR. 2017. Nitrogen fixation aligns with nifH abundance and expression in two coral trophic functional groups. *Front Microbiol.* 8:1187. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01187>
- Pollock FJ, Wada N, Torda G, Willis BL, Bourne DG. 2016. White Syndrome-Affected Corals Have a Distinct Microbiome at Disease Lesion Fronts. *Appl Environ Microbiol.* 83(2):e02799-16. <https://doi.org/10.1128/AEM.02799-16>
- Precht WF, Gintert BE, Robbart ML, Fura R, van Woesik R. 2016. Unprecedented disease-related coral mortality in southeastern Florida. *Sci Rep.* 6:31374. <https://doi.org/10.1038/srep31374>
- Raina JB, Dinsdale EA, Willis BL, Bourne DG. 2010. Do the organic sulfur compounds DMSP and DMS drive coral microbial associations? *Trends Microbiol.* 18:101-108. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2009.12.002>
- Raina JB, Tapiolas D, Willis BL, Bourne DG. 2009. Coral-associated bacteria and their role in the biogeochemical cycling of sulfur. *Appl Environ Microbiol.* 75(11):3492-501. <https://doi.org/10.1128/AEM.02567-08>
- Reshef L, Koren O, Loya Y, Zilber-Rosenberg I, Rosenberg E. 2006. The coral probiotic hypothesis. *Environ Microbiol.* 8:2067-2073.
- Rodríguez-Lanetty M, Granados-Cifuentes C, Barberan A, Bellantuono AJ, Bastidas C. 2013. Ecological inferences from a deep screening of the complex bacterial consortia associated with the coral, *Porites astreoides*. *Mol Ecol.* 22(16):4349-4362. <https://doi.org/10.1111/mec.12392>
- Rodríguez-Martínez RE, Medina-Valmaseda AE, Blanchon P, Monroy-Velásquez LV, Almazán-Becerril A, Delgado-Pech P, Vásquez-Yeomans L, Francisco V, García-Rivas MC. 2019. Faunal mortality associated with massive beaching and decomposition of pelagic Sargassum. *Mar Pollut Bull.* 146:201-205.
- Rodríguez-Muñoz R. 2020. Evaluación del efecto del sargazo pelágico en la calidad del agua de la laguna arrecifal de tres sitios del Caribe mexicano [Msc thesis]. [México]: Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional. 90 p.
- Rohwer F, Breitbart M, Jara J, Azam F, Knowlton N. 2001. Diversity of bacteria associated with the Caribbean coral *Monasteria franksi*. *Coral Reefs.* 20:85-91. <https://doi.org/10.1007/s003380100138>
- Rohwer F, Seguritan V, Azam F, Knowlton N. 2002. Diversity and distribution of coral-associated bacteria. *Mar Ecol Prog Ser.* 243:1-10. <https://doi.org/10.3354/meps243001>
- Romanenko LA, Uchino M, Tanaka N, Frolova GM, Slinkina NN, Mikhailov VV. 2007. Occurrence and antagonistic potential of *Stenotrophomonas* strains isolated from deep-sea invertebrates. *Arch Microbiol.* 189:337-344. <https://doi.org/10.1007/s00203-007-0324-8>
- Rosado PM, Leite DCA, Duarte GAS, Chaloub RM, Jospin G, Nunes da Rocha U, Saraiva J, Dini-Andreote F, Eisen JA, Bourne DG, et al. 2019. Marine probiotics: increasing coral resistance to bleaching through microbiome manipulation. *ISME J.* 13:921-936. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0323-6>
- Rosales SM, Miller MW, Williams DE, Traylor-Knowles N, Young B, Serrano XM. 2019. Microbiome differences in disease-resistant vs. susceptible *Acropora* corals subjected to disease challenge assays. *Sci Rep.* 9(1):18279. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54855-y>
- Sabdon A, Sawonua PH, DwiKartika AG, Amelias JM, Radjasa OK. 2015. Coral diseases in Panjang Island, Java Sea: Diversity of anti-pathogenic bacterial coral symbionts. *Procedia Chem.* 14:15-21. <https://doi.org/10.1016/j.proche.2015.03.004>
- Salas-Ovillo R, Gálvez-López D, Vázquez-Ovando A, Salvador-Figueroa M, Rosas-Quijano R. 2019. Isolation and identification of marine strains of *Stenotrophomonas maltophilia* with high chitinolytic activity. *PeerJ.* 7:e6102. <https://doi.org/10.7717/peerj.6102>
- Selwyn JD, Vollmer SV. 2023. Whole genome assembly and annotation of the endangered Caribbean coral *Acropora cervicornis*. G3 (Bethesda). 13(12):jkad232. <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkad232>
- Schöttner S, Wild C, Hoffmann F, Boetius A, Ramette A. 2012. Spatial scales of bacterial diversity in cold-water coral reef ecosystems. *PLOS One.* 7:e32093. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032093>
- Sharma AR, Zhou T, Harunari E, Oku N, Trianto A, Igarashi Y. 2019. Labrenzbactin from a coral associated bacterium *Labrenzia* sp. *J Antibiot.* 72:634-639. <https://doi.org/10.1038/s41429-019-0192-x>
- Shaver EC, Shantz AA, McMinds R, Burkepile DE, Vega-Thurber RL, Silliman BR. 2017. Effects of predation and nutrient enrichment on the success and microbiome of a foundational coral. *Ecology.* 98:830-839. <https://doi.org/10.1002/ecs.1709>
- Shiu JH, Keshavmurthy S, Chiang PW, Chen HJ, Lou SP, Tseng CH, Hsieh JH, Chen CA, Tang SL. 2017. Dynamics of coral-associated bacterial communities acclimated to temperature stress based on recent thermal history. *Sci Rep.* 7(1):14933. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14927-3>
- Sohm JA, Webb EA, Capone DG. 2011. Emerging patterns of marine nitrogen fixation. *Nat Rev Microbiol.* 9(7):499-508. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2594>
- Su X, Pan W, Song B, Xu J, Ning K. 2014. Parallel-META 2.0: Enhanced metagenomic data analysis with functional annotation, high performance computing and advanced visualization. *PLoS ONE.* 9(3):e89323. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089323>
- Suárez-Moo P, Lamelas A, Garcia-Bautista I, Barahona-Pérez LF, Sandoval-Flores G, Valdes-Lozano D, Toledano-Thompson T, Polanco-Lugo E, Valdez-Ojeda R. 2020. Characterization of sediment microbial communities at two sites with low hydrocarbon pollution in the southeast Gulf of Mexico. *PeerJ.* 8:e10339. <https://doi.org/10.7717/peerj.10339>
- Sweet MJ, Croquer A, Bythell JC. 2011. Bacterial assemblages differ between compartments within the coral holobiont. *Coral Reefs.* 30:39-52. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0695-1>
- Sweet MJ, Brown BE, Dunne RP, Singleton I, Bulling M. 2017. Evidence for rapid, tide-related shifts in the microbiome of the coral *Coelastrea aspera*. *Coral Reefs.* 36:815-828.
- Takai K, Miyazaki M, Hirayama H, Nakagawa S, Querellou J, Godfroy A. 2009. Isolation and physiological characterization of two novel, piezophilic, thermophilic chemolithoautotrophs from a deep-sea hydrothermal vent chimney. *Environ Microbiol.* 11:1983-1997. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.01921.x>
- Tandon K, Lu CY, Chiang PW, Wada N, Yang SH, Chan YF, Chen PY, Chang HY, Chiou YJ, Chou MS, et al. 2020. Comparative genomics: Dominant coral-bacterium *Endozoicomonas acroporae* metabolizes dimethylsulfoniopropionate (DMSP).

- ISME J. 14(5):1290-1303.
<https://doi.org/10.1038/s41396-020-0610-x>
- Vanwonderghem I, Webster NS. 2020. Coral reef microorganisms in a changing climate. *iScience* 23(4):100972.
<https://doi.org/10.1016/j.isci.2020.100972>
- Voolstra CR, Ziegler M. 2020. Adapting with microbial help: microbiome flexibility facilitates rapid responses to environmental change. *Bioessays*. 42(7):e2000004.
<https://doi.org/10.1002/bies.202000004>
- Zaneveld JR, Burkepille DE, Shantz AA, Pritchard CE, McMinds R, Payet JP, Welsh R, Correa AMS, Lemoine NP, Rosales S, et al. 2016. Overfishing and nutrient pollution interact with temperature to disrupt coral reefs down to microbial scales. *Nat Commun*. 7:11833.
<https://doi.org/10.1038/ncomms11833>
- Zhou J, Lin ZJ, Cai ZH, Zeng YH, Zhu JM, Du XP. 2020. Opportunistic bacteria use quorum sensing to disturb coral symbiotic communities and mediate the occurrence of coral bleaching. *Environ Microbiol*. 22(5):1944-1962.
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.15009>
- Ziegler M, Roik A, Porter A, Zubier K, Mudarris MS, Ormond R, Voolstra CR. 2016. Coral microbial community dynamics in response to anthropogenic impacts near a major city in the central Red Sea. *Mar Pollut Bull*. 105(2):629-40.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.12.045>
- Ziegler M, Seneca FO, Yum LK, Palumbi SR, Voolstra CR. 2017. Bacterial community dynamics are linked to patterns of coral heat tolerance. *Nat Commun*. 8:14213.
<https://doi.org/10.1038/ncomms14213>

Este artículo forma parte de un número especial de *Ciencias Marinas* que comprende artículos seleccionados del "XII Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos y III Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos" de 2024 celebrado en Ensenada, Baja California, México.

Eficiencia en la auto-recuperación de tejido de coral vivo en colonias donadoras de *Orbicella faveolata* utilizadas para intervención coralina en el Caribe mexicano

Amayrani M Gutiérrez-Coral^{1,2}, Gabriela Gutiérrez-Estrada², Juan P Carricart-Ganivet², JJ Adolfo Tortolero-Langarica^{2,3*}

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 17 de junio de 2024

Aceptado 03 de junio de 2025

Publicado 27 de junio de 2025

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3511>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: adolfo.tl@bahia.tecnm.mx

¹ Escuela Nacional de Estudios Superiores, Universidad Autónoma de México, 97357 Mérida, Yucatán, México.

² Laboratorio de Esclerocronología de Corales Arrecifales, Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Autónoma de México, 77580 Puerto Morelos, Quintana Roo, México.

³ Tecnológico Nacional de México/IT Bahía de Banderas, 63734 Bahía de Banderas, Nayarit, México.

RESUMEN. Los efectos del cambio climático e impactos locales, como enfermedades, huracanes y el aporte de nutrientes, han derivado en la rápida degradación de los ecosistemas arrecifales. La implementación de métodos de restauración activa se ha extendido globalmente para mitigar la pérdida de estos hábitats importantes. Sin embargo, muchas estrategias de intervención se encuentran en fase de desarrollo y se desconoce el impacto de su aplicación. El objetivo del presente estudio fue evaluar la eficiencia de la autorecuperación de tejido vivo de *Orbicella faveolata* utilizado como microfragmentos donantes de mayo de 2021 a mayo de 2023 en el Parque Nacional Arrecife Puerto Morelos. Se midió la recuperación del área desnuda ($\sim 1,250$ mm²), diámetro transversal (mm), diámetro longitudinal (mm) y número de pólipos nuevos en las colonias donantes mediante el análisis de imágenes digitales. Después de 2 años los resultados mostraron que el área desnuda de tejido presentó una recuperación promedio de $1,065 \pm 237$ mm² de tejido vivo con un 97% de tejido recuperado. Los diámetros transversal y longitudinal presentaron promedios de crecimiento mensual de 0.88 mm y 0.98 mm, respectivamente, y recuperación de 93-96%, con un incremento de ~ 18 pólipos nuevos al final del periodo de estudio. La remoción de microfragmentos con tejido vivo no afecta a colonias sanas donantes, las cuales se recuperan en un plazo relativamente corto (24 meses). Esta información revela el potencial del uso de microtrasplantes para acelerar la recuperación de tejido vivo en colonias afectadas por diversas causas. Pese a la factibilidad para su uso en proyectos de rehabilitación de especies de coral, es necesario seguir investigando los efectos relacionados con su susceptibilidad a la erosión y enfermedades a largo plazo para establecer una estrategia más adecuada que pueda ayudar a mantener colonias de coral y hábitats arrecifales, así como, la provisión de servicios ecosistémicos.

Palabras clave: recuperación coralina, tejido vivo, restauración, *Orbicella faveolata*, Caribe mexicano.

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos representan uno de los ecosistemas más biodiversos y productivos del planeta, proporcionando servicios ecosistémicos, como la provisión de recursos pesqueros, la protección costera, el secuestro de carbono, la retención de sedimentos para la formación de playas y el atractivo turístico (Moberg y Folke 1999, Shepard et al. 2009). A pesar de su importancia ecológica y

socioeconómica, estos ecosistemas han experimentado una degradación acelerada debido a factores antropogénicos, como la sobrepesca, la eutrofización y la contaminación (Hughes et al. 2003). Además, en las últimas 2 décadas, los efectos del cambio climático, incluidos el aumento de la temperatura, la acidificación oceánica y la contaminación, han provocado una reducción global de más del 60% en la cobertura coralina (Hughes et al. 2017, Boström et al. 2020). En el Caribe, la cobertura de coral vivo ha

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3511>



Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

disminuido drásticamente, pasando de aproximadamente un 50% en 1980 a solo un 10% en 2024 (Gardner et al. 2003, Perera-Valderrama et al. 2017, Reimer et al. 2024).

La construcción y el mantenimiento de los arrecifes de coral dependen de la acumulación de carbonato de calcio (CaCO_3) por parte de los corales hermatípicos, los cuales aportan complejidad estructural al ecosistema (Spalding et al. 2001, González-Barrios et al. 2018, Tortolero-Langarica et al. 2023). En particular, se ha documentado una reducción en la abundancia de especies constructoras de arrecifes, como *Acropora* spp. y *Orbicella* spp. (Álvarez-Filip et al. 2011). Aunque se ha registrado una relativa recuperación coralina en algunos sitios del Caribe, esta ha estado dominada por especies de bajo relieve y poca capacidad constructiva (González-Barrios et al. 2018, Gouezo 2019). No obstante, el incremento en la frecuencia, intensidad y severidad de los disturbios actuales ha limitado notablemente esta recuperación natural (Cheal 2017, Hughes et al. 2018).

Ante la pérdida acelerada de cobertura coralina, se han implementado estrategias de restauración activa a nivel global con el objetivo de mitigar el deterioro de los arrecifes y favorecer su recuperación (Rinkevich 2019). Entre estas estrategias, la trasplante de corales se ha consolidado como una de las más utilizadas y con mayor éxito a mediano y largo plazo (Boström-Einarsson et al. 2020). En este contexto, la microfragmentación ha surgido como un método alternativo de restauración coralina, basada en la extracción de pequeños fragmentos ($<3 \text{ cm}^2$) de tejido vivo de una pequeña porción de colonias donantes (Page et al. 2018; Tortolero-Langarica et al. 2020, 2023). Se ha observado que la remoción de una fracción reducida de tejido ($<10\%$ del total) no compromete la viabilidad de la colonia donante y permite una recuperación relativamente rápida en algunas especies de coral (Padilla-Souza et al. 2023). Sin embargo, la capacidad de regeneración está influenciada principalmente por el estado de salud de la colonia donante, siendo más eficiente en colonias saludables (Rodríguez-Martínez et al. 2016). Sin embargo, algunos procesos fisiológicos, como el crecimiento y la reproducción, pueden verse afectados debido a la redistribución de recursos energéticos hacia la regeneración y reparación (Carricart-Ganivet 2007).

Si bien la microfragmentación ha mostrado resultados prometedores en la restauración de arrecifes coralinos, aún se encuentra en una fase inicial de desarrollo. Existen incertidumbres sobre sus efectos en la salud, y en el crecimiento y la recuperación de las colonias donantes, lo que resalta la necesidad de investigaciones a largo plazo para evaluar su eficacia y su relación con condiciones ambientales. En este contexto, el objetivo de este estudio fue evaluar la eficiencia de la autorrecuperación del tejido vivo en colonias del coral constructor de arrecifes *Orbicella faveolata* utilizadas como donantes y su respuesta en el crecimiento lo largo de 2 años.

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención de parámetros de crecimiento

El estudio fue realizado durante el periodo de mayo de 2021 a mayo de 2023 en el Parque Nacional Arrecifes Puerto Morelos en la zona norte del Caribe Mexicano ($21^{\circ}00'00''$ a $20^{\circ}48'33''\text{N}$, $86^{\circ}53'14.94''$ a $86^{\circ}46'38.94''\text{O}$). Fueron seleccionadas 5 colonias adultas con la misma morfología y talla ($\sim 100 \text{ cm}$ de alto), y de apariencia saludable (sin evidencia de enfermedad, erosión, blanqueamiento o competencia), a un rango de entre 5 y 8 m de profundidad. Para cada colonia se extrajeron de 3 a 6 pequeños fragmentos circulares (para un proyecto de trasplante de tejido) con radio de $\sim 20\text{-}30 \text{ mm}$ y profundidad de 20 mm mediante un taladro eléctrico hidráulico sumergible (Nemo Power Tools, Tucson, EE. UU.) usando una broca cilíndrica de punta diamantada de 30 mm de diámetro, derivando áreas desnudas de tejido ($\sim 1,250 \text{ mm}^2$) con profundidad de $\sim 30 \text{ mm}$. Las zonas desnudas de tejido, resultantes del procedimiento de obtención de tejido donante, fueron monitoreadas y evaluadas mensualmente durante 24 meses en relación con su recuperación en términos de crecimiento superficial (área), crecimiento radial (diámetro longitudinal y transversal) y el número de nuevos pólipos formados, mediante fotografías digitales (Hero 10; GoPro, San Mateo, EE. UU.) en formato lineal y 25 MP de resolución utilizando un calibrador vernier de plástico (precisión: 0.5 mm) como escala de referencia. Las imágenes derivadas de los muestreos mensuales fueron procesadas utilizando el programa de acceso libre ImageJ v. 1.53t (Schneider et al. 2012). Para determinar el crecimiento en área recuperado (crecimiento superficial), se midió el contorno de la cavidad desnuda de tejido vivo de coral (mm^2). Para obtener los valores de ambos diámetros, se midió la longitud máxima (mm) por medio de 2 rectas perpendiculares (longitudinal y transversal) tomadas en el mismo ángulo de referencia para cada mes. Para obtener el número de pólipos nuevos, se registró el incremento (número) de cálices con tejido vivo a partir del área o cavidad desnuda inicial desde una perspectiva aérea.

Obtención de variables ambientales

Las variables ambientales utilizadas en este estudio fueron la temperatura del mar superficial (TMS, $^{\circ}\text{C}$) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA, $\mu\text{mol quanta}\cdot\text{día}^{-1}$) con la finalidad de describir la influencia de factores externos en la autorrecuperación de tejido vivo del coral masivo *O. faveolata*. Se obtuvieron datos cada hora para ambos parámetros a partir de la base de datos del Sistema Académico de Monitoreo Meteorológico y Oceanográfico (SAMMO) de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México (SAMMO 2025) para los meses de estudio (mayo de 2021 a mayo de 2023), los cuales se promediaron para

obtener un valor mensual y relacionarlo con el crecimiento de coral.

Análisis estadísticos

Se calcularon valores descriptivos para cada variable (promedio, rango, máximo y mínimo); asimismo, fueron probados supuestos de distribución de normalidad (Kolmogorov-Smirnoff, $P < 0.05$) y homocedasticidad (Bartlett, $P < 0.05$). Debido a que los datos no presentaron distribución normal ni sus varianzas fueron homogéneas, se realizaron análisis de varianza (ANDEVA) de 2 vías con medidas repetidas, utilizando modelos lineales generalizados (MLG), para evaluar las diferencias a nivel colonia, tiempo (mensual) y su respectiva interacción. Asimismo, se utilizaron modelos de regresión lineal simple (coeficiente de determinación, r^2) para identificar la relación entre las características de crecimiento y los factores ambientales (temperatura y RFA). Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el programa Sigma Plot v. 11.0 (Systat Software, Inc., San Jose, EE. UU.), utilizando un intervalo de confianza del 95% ($\alpha = 0.05$).

RESULTADOS

Crecimiento superficial

Después de un periodo de 24 meses las áreas desnudas presentaron una recuperación promedio de $1,065 \pm 237 \text{ mm}^2$ en área de tejido vivo cuando se agruparon todas las colonias, con un promedio mensual de 29.50 ± 19.40 (rango: 11.50-150.18 mm^2) (Tabla 1) y una recuperación total del 97% (Fig. 1). Los resultados mostraron diferencias significativas a nivel temporal ($F_{22} = 10.212$, $P < 0.001$) (Fig. 2), pero no se presentaron diferencias a nivel de colonia ($F_4 = 1.788$, $P = 0.196$) ni en la interacción ($F_{88} = 0.978$, $P = 0.538$) (Tabla S1). Los resultados *a posteriori* mostraron que las diferencias se encontraban dadas entre meses de los periodos de junio a agosto (menor crecimiento) y noviembre a febrero (mayor crecimiento), presentando la misma tendencia interanual durante ambos años de estudio (Fig. 2).

Diámetro transversal y longitudinal

En el caso de los diámetros, se obtuvo que, para el transversal, el promedio de crecimiento acumulado fue de 20.97 mm con una tasa promedio mensual de 0.88 ± 0.60 mm (rango: 0.35 \pm 2.47) (Tabla 1 y 2), por lo que su recuperación al final del estudio fue del 96% (Fig. 1). Los resultados evidenciaron diferencias entre colonias ($F_4 = 3.369$, $P = 0.046$) y entre los meses ($F_{22} = 11.981$, $P < 0.001$), pero no en la interacción de colonias \times meses ($F_{88} = 0.994$, $P = 0.502$). En el caso del diámetro longitudinal, éste presentó un crecimiento acumulado de 22.77 mm con un promedio mensual de 0.98 ± 0.40 mm (rango: 0.32 \pm 3.15) y un porcentaje de recuperación de 94% (Tabla 2). De igual forma, los resultados no revelaron diferencias entre colonias ($F_4 = 3.132$, $P = 0.056$), pero si entre los meses ($F_{22} =$

16.274, $P < 0.001$) y la interacción de colonias \times meses ($F_{88} = 1.576$, $P = 0.003$) (Tabla S1). Las diferencias en ambos casos fueron dadas por los meses de noviembre y diciembre de ambos años, que presentaron los valores mensuales más altos (Fig. 2).

Formación de pólipos

El área dañada (donada) presentó un acumulado de pólipos nuevos de 18 después de 24 meses de monitoreo, con un aumento mensual de 0.77 ± 0.91 pólipos (Tabla 1 y 2). Se mostraron diferencias significativas entre el incremento del número de pólipos entre las colonias, y las variaciones se presentaron también a nivel temporal y la interacción de colonias \times meses (Tabla S1), principalmente en los meses más cálidos (agosto a octubre) (Fig. 3) cuando se presentaron los valores más altos.

Variables ambientales

La temperatura presentó un promedio mensual de 28.62 °C (rango: 25.95-30.56 °C) (Tabla 1). Las temperaturas más elevadas se observaron en los meses de julio

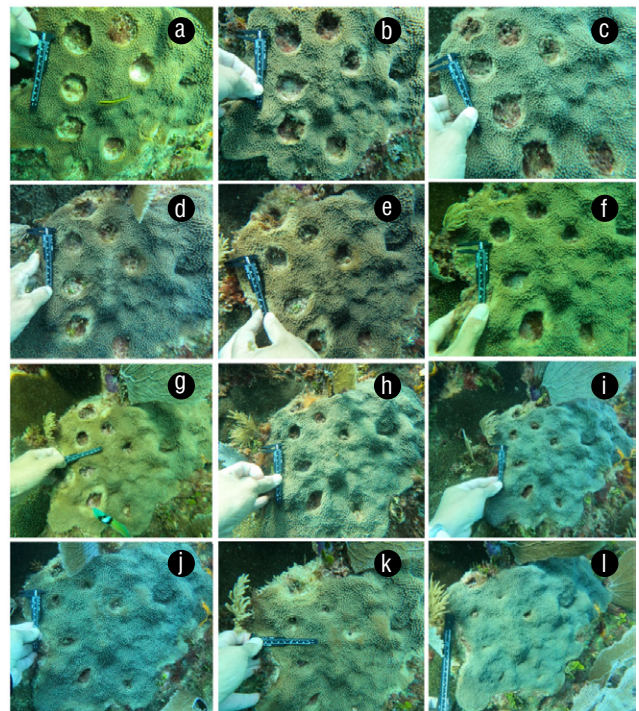


Figura 1. Experimento de recuperación de tejido de coral a lo largo de un periodo de 2 años. Área desnuda un mes posterior a la remoción de fragmentos de *Orbicella faveolata* (junio de 2021) (a). Progreso en la recuperación de tejido dañado en agosto de 2021 (b), octubre de 2021 (c), diciembre de 2021 (d), febrero de 2022 (e), abril de 2022 (f), junio de 2022 (g), agosto de 2022 (h), octubre de 2022 (i), diciembre de 2022 (j) y febrero de 2023 (k), y el área recuperada al final del estudio (mayo de 2023) (l).

Tabla 1. Promedios mensuales de los parámetros de crecimiento (\pm SD), área real, diámetros ($\text{mm}\cdot\text{mes}^{-1}$) y número de pólipos ($\text{N}\cdot\text{mes}^{-1}$) en fragmentos de *Orbicella faveolata*. Descripción de los factores ambientales, como la temperatura del mar superficial (TMS) y radiación fotosintéticamente activa (RFA), para el Parque Nacional Arrecifes Puerto Morelos.

Mes	Área real ($\text{mm}^2\cdot\text{mes}^{-1}$)	Diámetro transversal ($\text{mm}\cdot\text{mes}^{-1}$)	Diámetro longitudinal ($\text{mm}\cdot\text{mes}^{-1}$)	Pólipos ($\text{N}\cdot\text{mes}^{-1}$)	TMS ($^{\circ}\text{C}$)	RFA (μmol quanta $\cdot\text{día}^{-1}$)
Junio 2021	48.9 \pm 32.8	0.48 \pm 0.46	0.62 \pm 0.44	0.39 \pm 0.70	29.61 \pm 1.09	52,539 \pm 39,084
Julio 2021	43.2 \pm 38.6	0.35 \pm 0.30	0.52 \pm 0.47	0.61 \pm 0.78	30.54 \pm 1.02	51,542 \pm 42,297
Agosto 2021	58.7 \pm 57.9	0.54 \pm 0.39	0.77 \pm 0.32	1.94 \pm 1.47	30.56 \pm 1.10	60,112 \pm 40,072
Septiembre 2021	40.0 \pm 41.6	0.72 \pm 0.64	0.55 \pm 0.67	0.22 \pm 0.55	30.09 \pm 0.97	54,275 \pm 38,510
Octubre 2021	44.7 \pm 53.9	0.88 \pm 0.88	0.87 \pm 0.71	0.17 \pm 0.38	29.94 \pm 0.88	54,513 \pm 34,755
Noviembre 2021	146.7 \pm 74.3	1.77 \pm 0.88	1.96 \pm 1.19	0.78 \pm 0.81	27.21 \pm 0.87	42,145 \pm 28,672
Diciembre 2021	151.8 \pm 58.6	2.47 \pm 1.13	2.32 \pm 1.29	0.44 \pm 0.51	27.02 \pm 1.02	44,825 \pm 28,663
Enero 2022	37.3 \pm 62.6	0.64 \pm 0.59	0.61 \pm 0.74	2.61 \pm 2.44	25.95 \pm 1.15	42,612 \pm 30,077
Febrero 2022	22.3 \pm 31.6	0.48 \pm 0.53	0.32 \pm 0.33	0.83 \pm 0.92	26.48 \pm 1.10	52,144 \pm 34,325
Marzo 2022	18.4 \pm 16.0	0.35 \pm 0.30	0.36 \pm 0.54	0.78 \pm 1.17	27.18 \pm 1.11	61,573 \pm 37,202
Abril 2022	31.9 \pm 29.5	0.42 \pm 0.39	0.43 \pm 0.41	0.67 \pm 0.84	28.01 \pm 1.19	63,577 \pm 40,322
Mayo 2022	20.5 \pm 12.7	0.43 \pm 0.24	0.35 \pm 0.27	0.33 \pm 0.55	29.14 \pm 0.94	61,381 \pm 37,809
Junio 2022	29.9 \pm 24.8	0.91 \pm 0.73	0.88 \pm 0.63	0.61 \pm 0.50	29.71 \pm 1.35	57,781 \pm 38,243
Julio 2022	22.8 \pm 20.4	0.37 \pm 0.42	0.35 \pm 0.38	0.06 \pm 0.24	30.72 \pm 0.91	60,327 \pm 38,043
Agosto 2022	11.5 \pm 8.9	0.82 \pm 0.62	0.49 \pm 0.51	0.78 \pm 2.10	30.98 \pm 0.94	58,666 \pm 38,903
Septiembre 2022	28.7 \pm 25.5	0.47 \pm 0.34	0.50 \pm 0.47	0.67 \pm 0.97	30.41 \pm 1.03	52,459 \pm 38,394
Octubre 2022	42.8 \pm 40.9	1.03 \pm 0.71	1.03 \pm 0.58	1.28 \pm 1.56	28.80 \pm 1.06	53,917 \pm 33,296
Noviembre 2022	78.6 \pm 64.1	1.86 \pm 0.75	2.72 \pm 1.48	1.67 \pm 1.37	28.59 \pm 0.69	49,863 \pm 29,993
Diciembre 2022	55.7 \pm 32.5	2.29 \pm 1.06	3.15 \pm 0.91	1.39 \pm 1.14	27.25 \pm 0.86	43,210 \pm 29,090
Enero 2023	36.0 \pm 22.3	1.00 \pm 0.78	1.68 \pm 1.42	0.39 \pm 0.50	26.5 \pm 0.98	54,809 \pm 51,616
Febrero 2023	22.5 \pm 9.5	0.70 \pm 0.44	0.73 \pm 0.36	0.33 \pm 0.49	26.85 \pm 0.79	75,159 \pm 44,280
Marzo 2023	20.1 \pm 12.0	0.64 \pm 0.37	0.54 \pm 0.40	0.17 \pm 0.39	27.18 \pm 1.06	67,717 \pm 51,804
Abril 2023	20.7 \pm 10.5	0.72 \pm 0.51	0.77 \pm 0.72	0.67 \pm 0.49	28.42 \pm 0.84	68,402 \pm 36,762

a septiembre (~ 30.32 $^{\circ}\text{C}$) y las más bajas en los meses de enero a febrero (~ 26.21 $^{\circ}\text{C}$). Por otro lado, la luz se mantuvo en un promedio de 52,286 μmol quanta $\cdot\text{día}^{-1}$, con una variación de 42,145 μmol quanta $\cdot\text{día}^{-1}$ (noviembre) a 60,112 μmol quanta $\cdot\text{día}^{-1}$ (agosto) (Tabla 1). Durante el mes de agosto, se presentó una mayor incidencia lumínica, lo cual coincidió con los valores más altos en temperatura. Los análisis de regresión lineal solo mostraron una correlación negativa con el factor RFA y todos los parámetros de crecimiento ($P < 0.005$) (Fig. 4).

DISCUSIÓN

Este estudio evidencia la rápida recuperación de las lesiones por microfragmentación en un periodo relativamente corto (24 meses) en colonias sanas de *O. faveolata*. Este resultado es similar a reportes previos sobre la regeneración de tejido en heridas causadas por la extracción de núcleos en especies de la región del Caribe mexicano (Rodríguez-Martínez et al. 2016), donde se destaca que la recuperación puede ser alta ($>80\%$) cuando la colonia

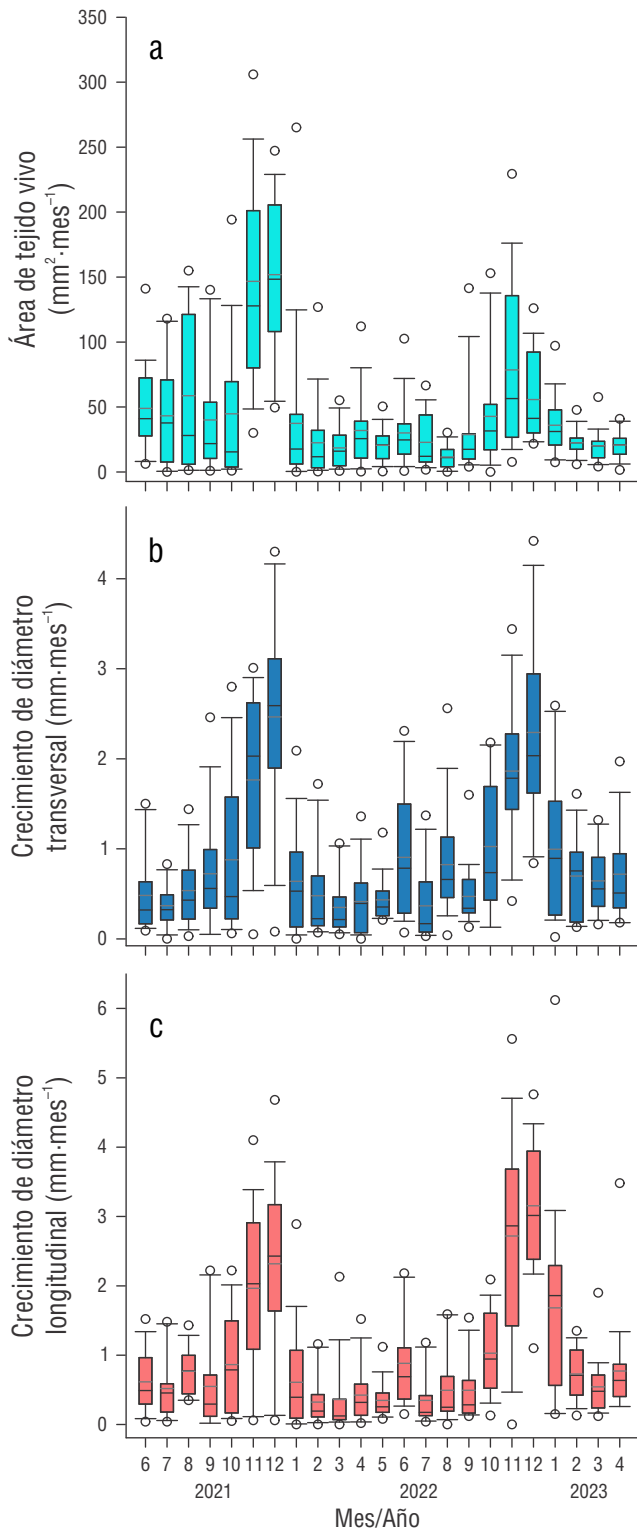


Figura 2. Diagrama de cajas del crecimiento mensual de tejido vivo en el coral *Orbicella faveolata* en un periodo de 2 años. Tasa de crecimiento en área (mm²·mes⁻¹) (a), diámetro transversal (mm·mes⁻¹) (b) y diámetro longitudinal (mm·mes⁻¹) (c).

donante se encuentra en condiciones óptimas de salud (es decir, sin daños por blanqueamiento, enfermedad o competencia por espacio). No obstante, esta capacidad regenerativa puede ser variable debido a factores extrínsecos, como las microcondiciones ambientales, las interacciones interespecíficas y la severidad de la lesión (Meesters et al. 1996, Martínez et al. 2016).

Dado el régimen ambiental que influyó en el Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos durante el periodo de estudio, la tasa de crecimiento recuperación de tejido vivo en las colonias donantes respondió principalmente a las

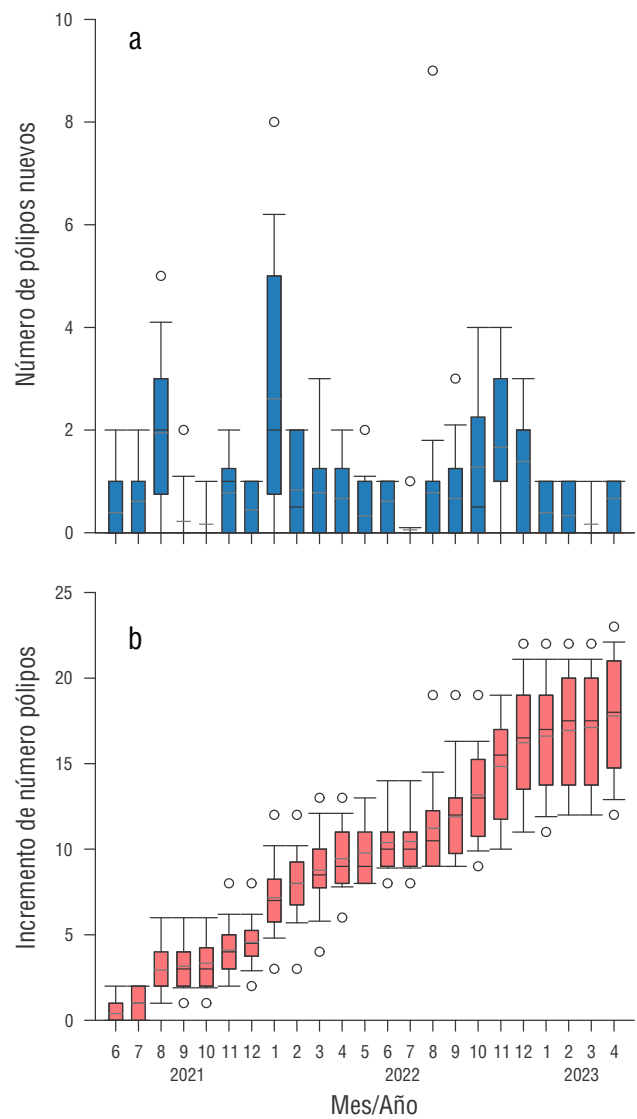


Figura 3. Diagrama de cajas de la formación de nuevos pólipos a largo del periodo de estudio. Número de pólipos incorporados en cada mes (a) y número acumulado de pólipos nuevos después de un periodo de 2 años (b).

variaciones intraanuales de irradiancia lumínica y temperatura. Estos factores podrían estar determinando la provisión de energía del simbionte al coral y, en consecuencia, su capacidad de recuperación (Allemand et al. 2011). Los resultados de este estudio mostraron una variabilidad relativa (10-40%) en la recuperación de tejido vivo, observándose una mejor reparación de las lesiones cuando la TMS y RFA se mantuvieron en valores promedio de 28-29 °C y 48,078 $\mu\text{mol quanta}\cdot\text{día}^{-1}$, respectivamente. Este patrón

de variabilidad temporal también ha sido documentado en corales masivos de otras regiones del Pacífico, donde su capacidad de recuperación suele ser mayor bajo condiciones óptimas de luz (400-700 nm) y temperatura (26-29 °C), favoreciendo procesos fisiológicos como el crecimiento, la calcificación y la reparación del tejido dañado (Lough y Barnes 2000, Tortolero-Langarica et al. 2020). Contrario a lo esperado, los meses más cálidos (agosto a octubre) presentaron los valores más bajos en los parámetros de regeneración de

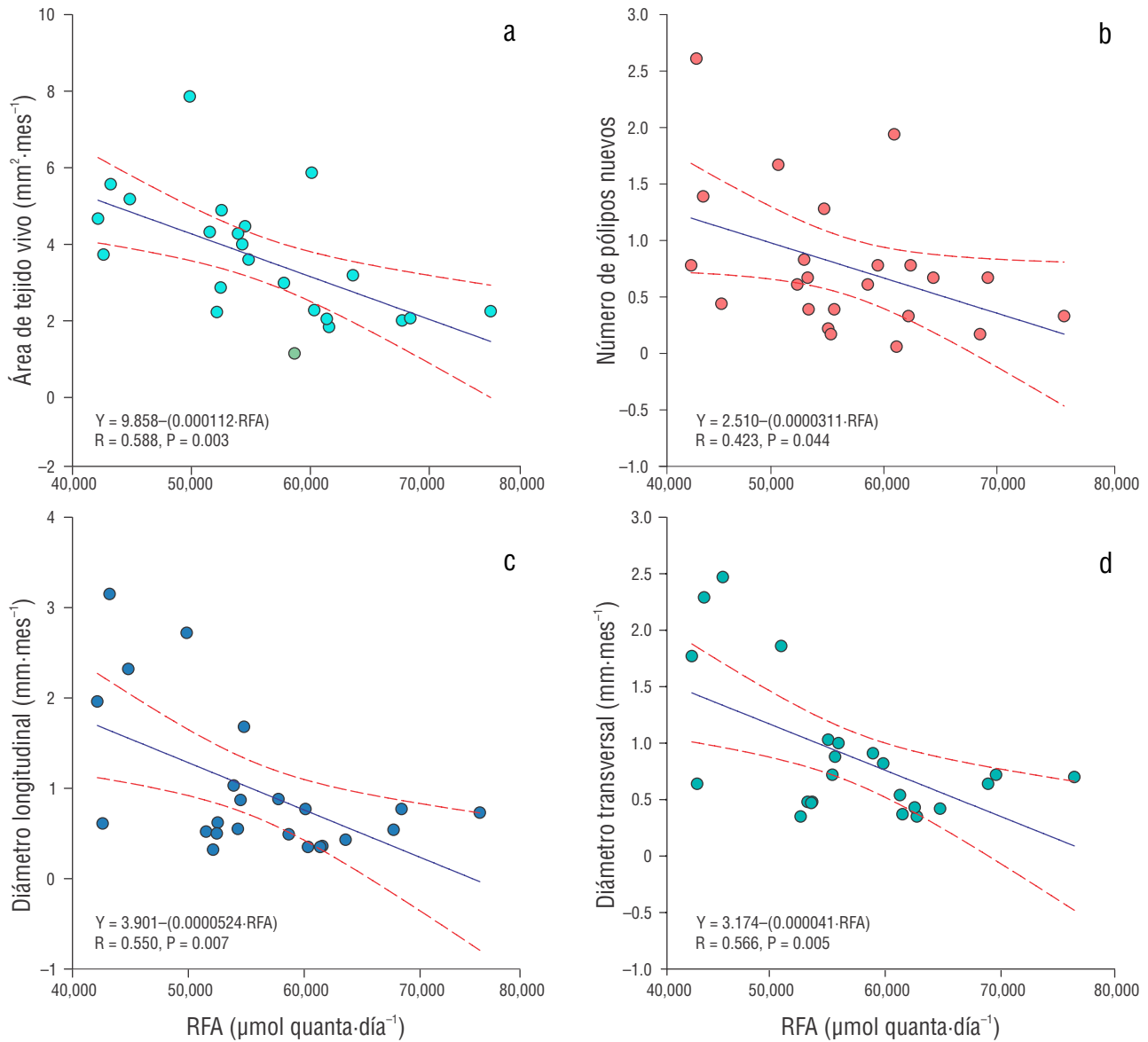


Figura 4. Diagrama de dispersión de los parámetros de recuperación mensual de *Orbicella faveolata* y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) durante 2 años (2021-2023). Área de tejido recuperado vs. radiación fotosintéticamente activa (RFA) (a), número de pólipos nuevos vs. RFA (b), diámetro transversal vs. RFA (c) y diámetro longitudinal vs. RFA (d). Se muestran una línea de regresión y una ecuación para la última relación.

Tabla 2. Crecimiento acumulado (\pm SD) y proporción de recuperación (%) para el área (mm^2) y los diámetros transversal y longitudinal (mm) en zonas desnudas de tejido de *Orbicella faveolata*.

Mes	Área Acumulada (mm^2)	Área Acumulada (%)	Diámetro transversal (mm)	Diámetro transversal (%)	Diámetro longitudinal (mm)	Diámetro longitudinal (%)
Junio 2021	48.9 \pm 32.8	4.45%	0.48 \pm 0.46	2.19%	0.62 \pm 0.44	3.08%
Julio 2021	92.1 \pm 60.1	8.38%	0.85 \pm 0.51	3.86%	0.68 \pm 0.42	3.39%
Agosto 2021	150.8 \pm 92.1	13.72%	1.39 \pm 0.53	6.30%	1.28 \pm 0.64	6.42%
Septiembre 2021	190.9 \pm 107.4	17.36%	2.11 \pm 0.78	9.59%	1.53 \pm 0.57	7.64%
Octubre 2021	235.7 \pm 148.6	21.43%	2.99 \pm 1.16	13.59%	2.01 \pm 1.08	10.03%
Noviembre 2021	382.4 \pm 197.5	34.77%	4.76 \pm 1.94	21.62%	2.92 \pm 1.47	14.58%
Diciembre 2021	534.2 \pm 212.8	48.56%	7.22 \pm 2.90	32.82%	4.75 \pm 2.72	22.86%
Enero 2022	571.6 \pm 224.7	51.96%	7.86 \pm 3.05	35.73%	5.30 \pm 2.29	26.52%
Febrero 2022	594.0 \pm 228.6	54.00%	8.34 \pm 3.19	37.90%	5.24 \pm 3.05	26.19%
Marzo 2022	612.4 \pm 225.6	55.68%	8.69 \pm 3.30	39.49%	5.66 \pm 2.20	28.31%
Abril 2022	644.3 \pm 217.2	58.58%	9.10 \pm 3.34	41.38%	5.99 \pm 2.99	28.45%
Mayo 2022	664.9 \pm 215.5	60.45%	9.54 \pm 3.48	43.35%	6.13 \pm 2.31	30.65%
Junio 2022	694.9 \pm 205.7	63.17%	10.44 \pm 3.68	47.47%	6.28 \pm 3.34	31.41%
Julio 2022	717.7 \pm 200.8	65.25%	10.81 \pm 3.79	49.14%	6.98 \pm 3.42	34.90%
Agosto 2022	729.2 \pm 199.2	66.30%	11.63 \pm 3.53	52.88%	7.44 \pm 3.54	37.19%
Septiembre 2022	758.0 \pm 180.6	68.91%	12.11 \pm 3.54	55.03%	7.87 \pm 3.56	39.36%
Octubre 2022	800.8 \pm 181.4	72.80%	13.13 \pm 3.73	59.69%	8.63 \pm 3.77	43.13%
Noviembre 2022	879.4 \pm 206.7	79.95%	15.00 \pm 4.08	68.17%	9.83 \pm 4.32	49.14%
Diciembre 2022	935.1 \pm 198.4	85.01%	17.29 \pm 4.40	78.59%	12.98 \pm 4.43	64.92%
Enero 2023	971.1 \pm 210.0	88.29%	18.28 \pm 4.30	83.11%	14.67 \pm 3.93	73.33%
Febrero 2023	993.7 \pm 209.7	90.34%	18.98 \pm 4.31	86.28%	15.31 \pm 3.91	76.97%
Marzo 2023	1,029.7 \pm 222.8	93.61%	19.98 \pm 4.32	90.81%	17.08 \pm 3.92	85.38%
Abril 2023	1,065.7 \pm 23.72	96.89%	20.97 \pm 4.59	95.33%	18.76 \pm 4.41	93.79%

las lesiones, lo que se relacionó con los valores más altos de irradiancia (Fig. 3) y temperatura (Van Woesik 1998). La radiación alta y las temperaturas elevadas podrían haber influido en la reducción de la tasa de calcificación recuperación de las lesiones, posiblemente debido a la disminución de la eficiencia fotosintética del alga (i.e., de la familia Symbiodinacea) por estrés lumínico (Allemand et al. 2011, Gutiérrez-Estrada et al. 2025). Sin embargo, una explicación alternativa para la variación en las tasas de regeneración podría estar relacionada con el tamaño de la herida y factores

intrínsecos, como el genotipo del coral y su simbionte. Se ha documentado que la tasa de recuperación tiende a ser relativamente baja en lesiones de gran tamaño ($\leq 1,310 \text{ mm}^2$; Van Woesik 1998) y en colonias enfermas o con mortalidad parcial (Rodríguez-Martínez et al. 2016). Por consiguiente, es fundamental considerar estos factores intrínsecos al momento de utilizar o extraer tejido vivo (Allemand et al. 2011, Padilla-Souza et al. 2023).

Adicionalmente, en el presente estudio, se observó un alto porcentaje de recuperación de tejido vivo ($>90\%$) y

regeneración de nuevos pólipos, lo que podría favorecer la reposición de la pigmentación y la mejora en la eficiencia fotosintética (Sabine et al. 2015). Se ha documentado que la recuperación de las lesiones está mediada principalmente por procesos fisiológicos clave, como la reproducción y la clonación de pólipos, los cuales pueden exhibir patrones estacionales (Selman et al. 2012). Asimismo, se ha observado una menor capacidad regenerativa del tejido antes o después de los eventos de desove, debido a que el requerimiento energético para la gametogénesis es mayor durante el periodo reproductivo (Kramarsky-Winter y Loya 2000). El patrón reproductivo observado, que ocurrió entre diciembre y principios de febrero, sugiere que la maduración de los gametos de coral coincide con la temporada cálida. Esta distribución de la energía entre reproducción y regeneración de tejido podría explicar la reducción en la capacidad regenerativa registrada en este estudio (Stearns 1989, Selman et al. 2012). Por lo tanto, es fundamental considerar estos efectos al planificar los muestreos, con el fin de optimizar el éxito en la regeneración de tejido, particularmente en intervenciones mediante trasplante de microfragmentos.

CONCLUSIONES

Si bien los resultados sugieren que el uso de tejido vivo en corales masivos puede ser una estrategia efectiva para su aplicación en intervenciones activas sin comprometer la salud de las colonias donantes en el arrecife, es fundamental considerar diversos factores antes de su implementación. Entre ellos, la condición de salud de la colonia y factores extrínsecos, como la temporalidad de la extracción del tejido en relación con condiciones ambientales óptimas (e.g., TMS y RFA), son determinantes para maximizar el crecimiento y la capacidad de reparación del daño. Se recomienda evitar periodos en los que la influencia de anomalías térmicas o brotes de enfermedades pueda comprometer la resiliencia de las poblaciones de *O. faveolata*. Aunque el uso de tejido vivo para trasplante aún se encuentra en una fase inicial en desarrollo, es necesario seguir explorando sus limitaciones para su implementación a gran escala. Esto permitirá obtener información clave para mejorar las estrategias de manejo en los arrecifes del Caribe mexicano.

DECLARACIONES FINALES

Material suplementario

El material suplementario de este trabajo se puede descargar del siguiente enlace: <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarias/article/view/3511/420421196>.

Agradecimientos

Agradecemos a las autoridades mexicanas del Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos (SEMARNAT/

CONANP) por el permiso de colecta (número de bitácora 23/LW-0103/04/21) y facilidades proporcionadas. También agradecemos a Miguel I Gómez Reali, Edgar Escalante Mancera y Fernando Negrete Soto por su asistencia durante el trabajo de campo.

Fondos

El presente trabajo fue apoyado por la beca posdoctoral otorgada por la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) para JJATL (CVU 41020), el Tecnológico Nacional de México (proyecto de Investigación Científica, Desarrollo Tecnológico e Innovación Clave 21786.25P) para JJATL y el proyecto PAPIIT (IN200420) para JPCG.

Conflictos de intereses

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

Contribución de autor

Conceptualización: JJATL y JPCG; Curación de datos: AMGC; Análisis formal: JJATL y AMGC; Adquisición de financiamiento: JPCG y JJATL; Metodología: GGE, JJATL; Software: AMGC y JJATL; Supervisión: JJATL y JPCG; Validación: GGE, JJATL y JPCG; Visualización: AMGC y JJATL; Redacción—borrador original: AMGC y JJATL; Redacción—revisión y edición: AMGC, JJATL, GGE y JPCG.

Disponibilidad de datos

Los datos de este se encuentran disponibles dentro del manuscrito.

Aprobaciones y permisos éticos para estudios con animales

El trabajo de campo se llevó a cabo con el permiso de colecta (número de bitácora 23/LW-0103/04/21) otorgado por las autoridades mexicanas del Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos (SEMARNAT/CONANP).

Uso de herramientas de IA

Los autores no utilizaron ninguna herramienta de inteligencia artificial para este trabajo.

REFERENCIAS

- Allemand D, Tambutté E, Zoccola D, Tambutté S. 2011. Coral calcification, cells to reefs. In: Dubinsky Z, Stambler N (eds.), Coral reefs: an ecosystem in transition. Springer. p. 119-15.
- Alvarez-Filip L, Cote IM, Gill JA, Watkinson AR, Dulvy NK. 2011. Region-wide temporal and spatial variation in Caribbean reef architecture: is coral cover the whole story? *Global Change Biology* 17:2470-2477. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02385.x>

- Alvarez-Filip L, Carricart-Ganivet JP, Horta-Puga G, Iglesias-Prieto R. 2013. Shifts in coral-assembly composition do not ensure persistence of reef functionality. *Sci Rep*. 3(1):3486. <https://doi.org/10.1038/srep03486>
- Bayraktarov E, Stewart-Sinclair PJ, Brisbane S, Boström-Einarsson L, Saunders MI, Lovelock CE, Possingham HP, Mumby PJ, Wilson KA. 2019. Motivations, success and cost of coral reef restoration. *Restor Ecol*. 27:981-991. <https://doi.org/10.1111/rec.12977>
- Boström-Einarsson L, Babcock RC, Bayraktarov E, Ceccarelli D, Cook N, Ferse SCA. 2020. Coral restoration—A systematic review of current methods, successes, failures and future directions. *PLoS ONE*. 15(1):e0226631. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226631>
- Carricart-Ganivet JP. 2007. Annual density banding in massive coral skeletons: result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity?. *Mar Biol*. 153:1-5. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0780-3>
- Castro P, Huber ME. 2010. *Marine biology*. New York (USA): McGraw-Hill. 468 p.
- Cheal AJ, MacNeil MA, Emslie MJ, Sweatman H. 2017. The threat to coral reefs from more intense cyclones under climate change. *Glob Change Biol*. 23:1511-1524. <https://doi.org/10.1111/gcb.13593>
- Davis Reimer J, Peixoto RS, Davies SW, Traylor-Knowles N, Short ML, Cabral-Tena RA, Burt JA, Pessoa I, Banaszak AT, Winters RS, et al. 2024. The fourth global coral bleaching event: Where do we go from here?. *Coral Reefs*. <https://doi.org/10.1007/s00338-024-02504-w>
- Fisher EM, Fauth JE, Hallock P, Woodley CM. 2007. Lesion regeneration rates in reef-building corals *Montastraea* spp. as indicators of colony condition. *Mar Ecol Progr Ser*. 339:61-71. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v339/p61-71/>
- García RDP, Acosta A. 1995. Regeneración de colonias y trasplante de fragmentos de *Acropora palmata* (Cnidaria: Scleractinia) en el Parque Nacional Natural Corales del Rosario, Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR*. 24(1):5-21. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.1995.24.0.374>
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Alastair G, Walkinson AR. 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science*. 301(5635):958-960. <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.1086050>
- González-Barrios FJ, Álvarez-Filip L. 2018. A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Ecol Indicators*. 95:877-886. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.08.038>
- Gouezo M, Golbuu Y, Fabricius K, Olsudong D, Mereb G, Nestor V, Wolanski E, Harrison P, Doropoulos C. 2019. Drivers of recovery and reassembly of coral reef communities. *Proceedings of the Royal Society B*. 286(1897):20182908. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2908>
- Gutiérrez-Estrada G, Tortolero-Langarica JJA, Carricart-Ganivet JP. 2025. Modelling coral calcification rates in *Orbicella faveolata* (Cnidaria: Scleractinia) using light attenuation coefficients in water (KdPAR). *Mar Environ Res*. e:107074. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2025.107074>
- Hoegh-Gulberg O. 2011. The impact of climate change on coral reef ecosystems. In: Dubinsky Z, Stambler N (eds.), *Coral reefs: an ecosystem in transition*. Dordrecht (Netherlands): Springer. p. 391-403.
- Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR, Card M, Connolly SR, Folke C, Roughgarden J. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*. 301(5635):929-933. <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.1085046>
- Hughes TP, Kerry JT, Álvarez-Noriega M, Álvarez-Romero JG, Anderson KD, Baird AH, Wilson SK. 2017. Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature*. 543(7645):373-377. <https://doi.org/10.1038/nature21707>
- Hughes TP, Anderson KD, Connolly SR, Heron SF, Kerry JT, Lough JM, Baird AH, Baum JK, Berumen ML, Bridge TC. 2018. Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene. *Science*. 359:80-83. <https://doi.org/10.1126/science.aan8048>
- Kramarsky-Winter E, Loya Y. 2000. Tissue regeneration in the coral *Fungia granulosa*: the effect of extrinsic and intrinsic factors. *Mar Biol*. 137:867-873. <https://doi.org/10.1007/s002270000416>
- Lirman D. 2000. Lesion regeneration in the branching coral *Acropora palmata*: effects of colonization, colony size, lesion size, and lesion shape. *Mar Ecol Progr Ser*. 197:209-215. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v197/p209-215>
- Lough JM, Barnes DJ. 2000. Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. *J Exp Mar Biol Ecol*. 245(2):225-243. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00168-9](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00168-9)
- Meesters EH, Pauchli W, Bak RP. 1997. Predicting regeneration of physical damage on a reef-building coral by regeneration capacity and lesion shape. *Mar Ecol Progr Ser*. 146:91-99. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v146/p91-99>
- Moberg F, Folke C. 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecol Econ*. 29:215-233. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00009-9](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00009-9)
- Oren U, Benayahu Y, Loya Y. 1997. Effect of lesion size and shape on regeneration of the Red Sea coral *Favia fava*. *Mar Ecol Progr Ser*. 146:101-107. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v146/p101-107>
- Padilla-Souza C, Navarro-Espinoza E, García-Medrano D, González-Vázquez D, Gutiérrez-Plata S, Ramírez-Mata E, Estrada-Saldívar N. 2023. The effect of pruning *Acropora palmata* as a strategy for obtaining living tissue for reef restoration actions. *Rev Biol Trop*. 71(Suppl. 1):e54910. <https://dx.doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v71is1.54910>
- Page CP, Muller EM, Vaughan DE. 2018. Microfragmenting for the successful restoration of slow growing massive corals. *Ecol Eng*. 123:86-94. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.08.017>
- Perera-Valderrama S, Hernández-Arana H, Ruiz-Zárate MÁ, Alcolado PM, Caballero-Aragón H, González-Cano J, Vega-Zepeda A, Victoria-Salazar I, Cobián-Rojas D. 2017. Temporal dynamic of reef benthic communities in two marine protected areas in the Caribbean. *J Sea Res*. 128:15-24. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.07.007>
- Rinkevich B. 2019. The active reef restoration toolbox is a vehicle for coral resilience and adaptation in a changing world. *J Mar Sci Eng*. 7:201. <https://doi.org/10.3390/jmse7070201>
- Rodríguez-Martínez RE, Jordán-Garza AG, Jordán-Dahlgren E. 2016. Low regeneration of lesions produced by coring in *Orbicella faveolata*. *PeerJ*. 4:e1596. <https://doi.org/10.7717/peerj.1596>
- [SAMMO] Servicio Académico de Monitoreo Meteorológico y Oceanográfico. 2025. Servicio Académico de Monitoreo Meteorológico y Oceanográfico: Universidad Nacional Autónoma de México; [accessed:2023, July 10]. <http://www.sammo.icmyl.unam.mx>
- Schneider C, Rasband W, Eliceiri K. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat Methods*. 9:671-675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Selman C, Blout JD, Nussey DH, Speakman JR. 2012. Oxidative damage, ageing, and life-history evolution: where now? *Trends Ecol Evol*. 27(10):570-577.

- <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.06.006>
- Sheppard C, Davy S, Pilling G. 2009. *The Biology of Coral Reefs*. Oxford (England): Oxford University Press. 370 p.
- Spalding M, Ravilious C, Green EP. 2001. *World Atlas of Coral Reefs*. Berkeley (USA): University of California Press. 424 p.
- Stearns SC. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience*. 39:436-444.
<https://doi.org/10.2307/1311135>
- Tortolero-Langarica JJA, Rodríguez-Troncoso AP, Cupul-Magaña A, Rinkevich B. 2020. Micro-fragmentation as an effective and applied tool to restore remote reefs in the Eastern Tropical Pacific. *Int J Environ Res Pub Health*. 17(18):6574.
<https://doi.org/10.3390/ijerph17186574>
- Tortolero-Langarica JJA, Rodríguez-Troncoso AP, Alvarez-Filip L, Cupul-Magaña AL, Carricart-Ganivet JP. 2023. The contribution of assisted coral restoration to calcium carbonate production in Eastern Pacific reefs. *Rev Biol Trop*. 71(S1):e54849.
<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v71iS1.54849>
- Van Veghel ML, Kahmann ME. 1994. Reproductive characteristics of the polymorphic Caribbean reef building coral *Montastrea annularis*. II. Fecundity and colony structure. *Mar Ecol Progr Ser*. 109(2/3):221-227.
<http://www.jstor.org/stable/24846187>
- Van Woesik R. 1998. Lesion healing on massive *Porites* spp. corals. *Mar Ecol Progr Ser*. 164:213-220.
<https://www.int-res.com/abstracts/meps/v164/p213-220>

Este artículo forma parte de un número especial de *Ciencias Marinas* que comprende artículos seleccionados del "XII Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos y III Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos" de 2024 celebrado en Ensenada, Baja California, México.

Recuperación y estado de salud de los corales escleractinios ante el blanqueamiento en el Sistema Arrecifal Veracruzano en el suroeste del Golfo de México

Daniela Carreño-Loaiza^{1*}, Horacio Pérez-España², Alejandro Granados-Barba², Lorenzo Alvarez-Filip³

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 14 de junio de 2024

Aceptado 22 de mayo de 2025

Publicado 27 de junio de 2025

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.y2025.3500>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: danloaiza28@gmail.com

¹ Posgrado en Ecología y Pesquerías, Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Laboratorio de Ecología de Arrecifes, 94290 Boca del Río, Veracruz, México.

² Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, 94290 Boca del Río, Veracruz, México.

³ Laboratorio de Biodiversidad y Conservación Arrecifal, Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 77580 Puerto Morelos, Quintana Roo, México.

RESUMEN. El blanqueamiento coralino es principalmente causado por estrés térmico, ya que el aumento de temperatura genera olas de calor cada vez más frecuentes e intensas. Además del incremento de temperatura, el aporte de sedimentos en el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) podría incrementar el estrés y, con ello, la susceptibilidad de los corales al blanqueamiento. Este trabajo evaluó 2 arrecifes del SAV en 2 escalas de tiempo: (1) a corto plazo (2022 al 2023), mediante el índice de respuesta al blanqueamiento (IRB) para evaluar la recuperación de 104 colonias de corales escleractinios con una escala de 1 a 6, y (2) a mediano plazo (2008 al 2021), por medio del índice de coral (IC) para evaluar la salud de la comunidad coralina con una escala de 1 a 5. Valores altos de los índices reflejan un mejor estado de los corales. Se relacionó el número de colonias blanqueadas con valores de *degree heating week* (DHW) y tasas de sedimentación en ambos periodos. Se obtuvo que los grados de calor acumulado fueron la causa principal de los eventos de blanqueamiento, mientras que los sedimentos no tuvieron una influencia directa. En 2022 la prevalencia de blanqueamiento fue de 17% con valores de 5 DHW, siendo *Montastraea cavernosa*, *Siderastrea siderea*, *Siderastrea stellata* y *Colpophyllia natans* las especies más afectadas. Sin embargo, la mayoría exhibieron una pigmentación creciente dentro de los primeros 5 meses, con valores del IRB de 5 y 6. Durante el periodo de 2008 a 2021, la salud de las comunidades coralinas se clasificó como buena, con valores del IC de 3.8 y 3.6. Los resultados ilustran que los corales escleractinios han sido resilientes a los eventos de blanqueamiento bajo las condiciones del SAV, resaltando la necesidad de continuar con estudios *in situ* de las especies susceptibles en este estudio.

Palabras clave: blanqueamiento, coral escleractinio, estrés térmico, recuperación, Sistema Arrecifal Veracruzano.

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral son estructuras masivas de carbonato de calcio, rígidas y resistentes a las olas y construidas principalmente por esqueletos de generaciones sucesivas de corales escleractinios (Done 2011). Son ecosistemas con gran importancia ecológica. Entre los servicios ecosistémicos que presentan, destaca el ser la principal protección a la costa al disminuir la fuerza del oleaje y prevenir su erosión durante tormentas tropicales y huracanes (Ferrario et al. 2014). Asimismo, los arrecifes de coral presentan una alta

complejidad estructural que proporciona hábitats de refugio y crianza para diversas especies de importancia comercial, y son económicamente relevantes por los ingresos que generan al sector turístico, producto de las actividades deportivas y recreativas que se realizan en ellos (Woodhead et al. 2019).

Los corales, por lo general, habitan en aguas oligotróficas con baja concentración de nutrientes y sedimentos y en un rango de temperatura entre 25 y 29 °C (Lough y van Oppen 2018). Son organismos estenotolerantes, es decir, organismos con un margen estrecho de tolerancia a los cambios en las variables ambientales debido a la simbiosis que mantienen con

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.y2025.3500>



Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

dinoflagelados endosimbióticos de la familia Symbiodiniaceae (Grimsditch y Salm 2005, Quigley et al. 2018). Estos endosimbiontes, por medio de la fotosíntesis, proporcionan a los corales más del 90% de la energía necesaria para llevar a cabo funciones esenciales como el crecimiento, la calcificación, la reproducción, la reparación del tejido ante lesiones, la producción de mucus y la defensa contra depredadores (LaJeunesse et al. 2018, Lough y van Oppen 2018).

El aumento de la temperatura, los sedimentos y los contaminantes; las actividades humanas, y el desarrollo costero son perturbaciones que impactan negativamente en la salud y recuperación de los corales (Grimsditch y Salm 2005). Uno de los signos de la gravedad es el aumento en la frecuencia e intensidad de los eventos de blanqueamiento coralino (Warner y Suggett 2016). El blanqueamiento se presenta como una respuesta de estrés ante las alteraciones en las variables ambientales (Rosenberg y Loya 2004) que provocan la degradación o expulsión de las zooxantelas del tejido del pólipo, resultando en una pérdida de pigmentos fotosintéticos (Jokiel 2004).

El aumento de la temperatura superficial del mar, especialmente el calor acumulado al que están expuestos los corales, es la causa principal de estrés que provoca el blanqueamiento en las colonias (Eakin et al. 2009). El estrés por calor acumulado generalmente se mide en grados centígrados, como las anomalías térmicas semanales acumuladas por encima de la media máxima mensual histórica (MMM) de las últimas 12 semanas. A este indicador se le domina *degree heating week* (DHW), y de acuerdo con su escala, el blanqueamiento se presenta a partir de 4 DHW. A medida que incrementa el valor de DHW, aumenta el riesgo de un blanqueamiento masivo generalizado y una mortalidad alta (NOAA 2023). Por otro lado, el estrés y la temperatura no son los únicos desencadenantes del blanqueamiento. Existen otros estresores que pueden detonar la ruptura de la simbiosis. Por ejemplo, el exceso de sedimentos provenientes tanto de ríos como de descargas de aguas residuales aumentan la turbidez del agua, lo que desencadena una disminución de la capacidad fotosintética en zonas profundas y un aumento en la demanda energética para la remoción activa de sedimentos que afecta negativamente el balance energético y la sobrevivencia de los organismos (López-Lodoño et al. 2023). Esto es particularmente importante en arrecifes cercanos a descargas de ríos, ya que dichas condiciones de estrés por sedimentos pueden ocurrir de manera recurrente.

Los corales son organismos capaces de recuperarse de lesiones por blanqueamiento, donde su recuperación depende de diversos factores como la región geográfica, el género de simbionte que posea la colonia, el porcentaje de tejido afectado, la cantidad de simbiontes remanentes, la habilidad de recuperación y la resistencia de cada especie de coral (López-Patoni 2014). Para fines de este trabajo, la recuperación al blanqueamiento se consideró como la velocidad con la que una colonia de coral recupera el color de su tejido después de un evento de blanqueamiento (Grimsditch y Salm 2006), y la resistencia al blanqueamiento se consideró como

la capacidad de las colonias para tolerar la perturbación sin presentar decoloración (Obura y Grimsdith 2009).

Dentro de las especies más susceptibles al blanqueamiento en el mar Caribe y el Golfo de México, se encuentran *Montastraea cavernosa*, *Colpophyllia natans*, *Porites furcata*, *Siderastrea siderea*, *Pseudodiploria strigosa*, *Orbicella franksi*, *Orbicella annularis*, *Acropora cervicornis*, *Agaricia tenuifolia* y *Agaricia lamarcki* (González-Gándara 2008, Eakin et al. 2009, Alemu y Clement 2014, Muñiz-Castillo et al. 2024). Sin embargo, parte de su susceptibilidad depende de la forma de crecimiento de los corales, donde por lo regular los géneros con crecimiento ramificado (Acroporidos) son más afectados que los de crecimiento masivo, tales como *Colpophyllia*, *Montastraea*, *Orbicella* y *Siderastrea* (Loya et al. 2001).

A pesar de que las especies anteriormente mencionadas pertenecen a distintos grupos morfofuncionales, se ha visto que se recuperan del blanqueamiento en un periodo de 1 a 11 meses, lo cual depende de la intensidad del evento de blanqueamiento (Levas et al. 2018, Matsuda et al. 2020), y sólo *S. siderea* y *M. cavernosa* parecieran presentar una resistencia al estrés crónico por sedimentos. La evidencia en islas del Caribe indica que estas especies casi no se ven estresadas (blanqueadas) por la sedimentación, a pesar de estar expuestas a tasas de sedimentación de más de $400 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ (Torres y Morelock 2002, Vargas-Ángel et al. 2007).

El Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) es un caso de estudio excepcional para evaluar el efecto de estrés sobre los corales. A pesar de ser considerado uno de los sistemas arrecifales con mayor exposición a agentes de estrés para las colonias, tanto de índole antrópico (e.g., la contaminación derivada del crecimiento urbano y de las actividades portuarias, turísticas y pesqueras), como de índole natural (e.g., los eventos atmosféricos como los vientos nortes y huracanes, la alta descarga fluvial y la sedimentación proveniente de ríos adyacentes) (Salas-Pérez y Granados-Barba 2008, Ortiz-Lozano 2012). La cobertura de coral vivo disminuyó de 1960 hasta finales de los 1980, y desde entonces ha permanecido estable en alrededor del 20% (Horta-Puga et al. 2015), aunque otros autores han reportado una disminución de la cobertura en el mismo periodo de tiempo (e.g., Jackson et al. 2014). El SAV se caracteriza por estar ubicado en un ambiente altamente turbio con tasas de sedimentación promedio en la temporada de nortes (invierno) de $500 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ (Pérez-España et al. 2012). El complejo arrecifal ubicado frente a la localidad de Antón Lizardo es el que se encuentra más expuesto a un estrés constante de sedimentos por el aporte de los ríos Jamapa y Papaloapan (Salas-Monreal et al. 2022).

De este modo, las perturbaciones constantes a las que se encuentran expuestos los corales del SAV, especialmente la tasa de sedimentos provenientes de ríos adyacentes, más el creciente estrés térmico que estamos experimentando a nivel global (NOAA 2024), podrían aumentar la gravedad del blanqueamiento, resultando en una mayor pérdida de coloración en las colonias y afectando su proceso de recuperación. Por lo tanto, en el presente estudio evaluamos si los corales

localizados en un arrecife cercano a la desembocadura de un río estaban más afectados y tenían una recuperación más lenta después de un evento de blanqueamiento, en comparación con los de un arrecife con poca influencia de ríos. Para ello, en este trabajo evaluamos la recuperación (respecto a la coloración de las colonias) en un periodo de 8 meses después de un blanqueamiento en 2 arrecifes del SAV a distinta distancia de la desembocadura de un río y, a la vez, evaluamos la salud de la comunidad de corales escleractinios en el periodo de 2008 a 2023. Tanto la recuperación de las colonias como la salud de la comunidad se consideraron atributos individuales de la resiliencia, *sensu* Lam et al. (2020), de los corales escleractinios.

La información que se obtuvo servirá como línea base para conocer el tiempo que tardan los corales escleractinios del SAV en recuperar el color de su tejido posterior a un evento de blanqueamiento e identificar las diferencias entre especies que den indicios de respuestas específicas para estudiar más adelante. Además, este estudio proporciona datos históricos de la salud de los corales, así como valores del estrés térmico y tasas de sedimentación que puedan servir para futuros estudios en la zona.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el SAV, localizado dentro de un área natural protegida en el suroeste del Golfo de México, en el litoral del estado de Veracruz de Ignacio de la Llave (19°15' a 19°02'N, 96°12' a 95°47'O) (Lara et al. 1992). Los arrecifes que lo componen se dividen en 2 grupos, uno al norte, localizado frente a la ciudad y puerto de Veracruz con mayor impacto antropogénico, y el otro al sur, frente a la localidad de Antón Lizardo con más influencia de sedimentos provenientes de los ríos Jamapa y Papaloapan (Krutak 1997).

Con la finalidad de comparar la recuperación de las colonias y la salud de la comunidad coralina bajo distintos factores estresantes del SAV, los muestreos se realizaron en 2 arrecifes de plataforma emergente que, por su ubicación, se encuentran bajo distinta exposición a sedimentos (Fig. 1): Blanquilla y Blanca. Blanquilla se localiza en el subgrupo norte, a 2 km de la costa frente al puerto de Veracruz (19°13'24"N, 96°05'49"O), y está más expuesto al impacto antropogénico por parte de la población. Blanca se localiza en el subgrupo sur, a 2.6 km de la costa, frente a la localidad de Antón Lizardo (19°05'06" N, 95°59'57"O), y está expuesto a tasas de sedimentación más altas por la influencia de las descargas de ríos adyacentes (Pérez-España et al. 2015b).

Análisis de temperatura y tasa de sedimentación

Se trabajó con una serie de tiempo de la temperatura superficial del mar diaria nocturna (TSMN) de enero de 2008 a julio de 2023 del área de estudio, y con valores de DHW, calculados con información satelital con una resolución de 1 km. Esta información nos indicó los DHW a los

que se encontraban expuestos los corales durante el muestreo. Los datos se tomaron del sistema satelital de alerta temprana de blanqueamiento de corales (SATcoral) del sitio web del Sistema de Información y Análisis Marino Costero (SIMAR) v. 02 (SIMAR 2024).

Para evaluar la tasa de sedimentación, se analizó una serie de datos del periodo 2012 a 2023 proporcionados por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) de los arrecifes Blanquilla y Blanca. Dichos datos fueron recolectados a partir de trampas colocadas en la parte de sotavento cada 4 meses (una por temporada climática), considerando los meses de octubre a febrero como “nortes”, de marzo a junio como “secas” y de julio a octubre como “lluvias”. La tasa de sedimentación se calculó en unidades de $\text{cm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$.

Se realizó una prueba de Kruskal-Wallis considerando las 3 temporadas climáticas y los 2 arrecifes, con el fin de conocer la variación de la tasa de sedimentación entre temporadas y entre arrecifes. Por otro lado, para conocer si el blanqueamiento estaba influenciado tanto por la presencia de sedimentos como por los valores de calor acumulado en el área de estudio, se realizó una correlación de Spearman de la tasa de sedimentación y DHW, con el número de colonias blanqueadas en cada fecha de muestreo de ambos análisis temporales (a corto plazo: 2022 a 2023; a mediano plazo: 2008 a 2021) (Material suplementario 1). Tanto la prueba de Kruskal-Wallis como la correlación de Spearman se realizaron tras aplicar pruebas de normalidad (Shapiro-Wilk) y de homogeneidad de varianza (Test F) para determinar la idoneidad del uso de análisis paramétricos. Ambas pruebas indicaron que los datos eran homogéneos ($P > 0.05$), pero no se ajustaban a la normalidad ($P < 0.05$), justificando así el uso de técnicas estadísticas no paramétricas en el tratamiento de los datos. Los análisis se realizaron en el programa InfoStat v. 2020.

Trabajo de campo

La condición de los corales escleractinios se evaluó en 2 escalas de tiempo. El primero consistió en un análisis a corto plazo que se enfocó en el proceso de recuperación de color de las colonias posterior al evento de blanqueamiento del 2022, y el segundo en un análisis a mediano plazo por medio del IC para el periodo de 2008 a 2021.

Análisis a corto plazo: recuperación de las colonias

El trabajo de campo consistió en realizar muestreos por medio del buceo autónomo (SCUBA) en los arrecifes Blanquilla y Blanca. Durante el mes de octubre de 2022, en cada arrecife se marcaron todas las colonias afectadas por blanqueamiento a lo largo de 2 transectos de banda fijos (50 m × 2 m) que fueron colocados paralelamente a la pendiente arrecifal de sotavento, entre 8 y 15 m de profundidad. A cada una de las colonias marcadas se les dio seguimiento por medio de fotografías tomadas a una distancia aproximada de 1 m con ángulo cenital con una cámara Canon G16 (Tokio,

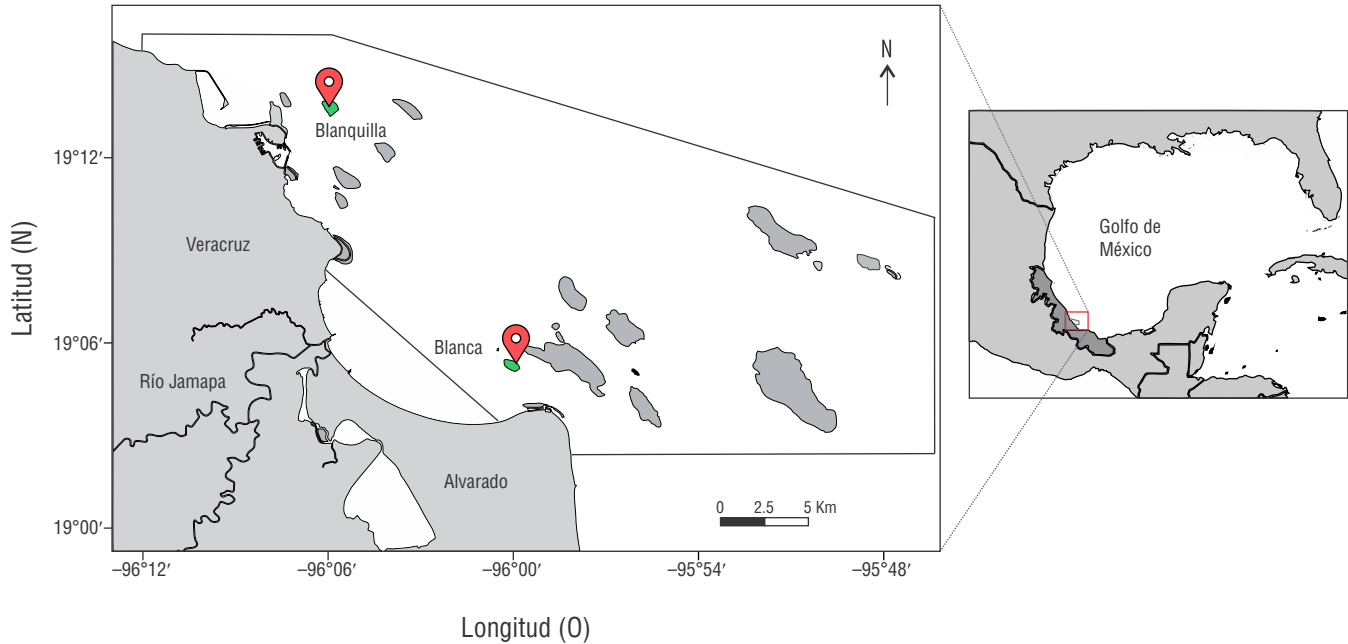


Figura 1. Mapa del área de estudio. Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) con los 2 arrecifes muestreados resaltados en color verde.

Japón) con lente de 6.1-30.5 mm (ISO: 400; tiempo de exposición: 1/80 s; distancia focal: 18 mm; flash: no obligatorio) a los 15 días (para registrar cambios rápidos), a los 5 meses (marzo de 2023) y a los 8.5 meses (julio de 2023; justo previo al evento masivo de blanqueamiento). Posteriormente, las fotografías fueron analizadas en GIMP v. 2.10, en el cual se determinó el porcentaje de tejido blanqueado de las colonias en cada periodo muestreado. Los datos se capturaron en una base de Excel para su uso en la estimación de la recuperación de las especies (Material suplementario 1).

Además, al inicio del muestreo se contabilizaron todas las colonias que se encontraban a lo largo del transecto de banda (con y sin signos de blanqueamiento) para estimar la prevalencia de blanqueamiento inicial por arrecife y especie (PBI) con la ecuación (1):

$$Prevalencia = \frac{CB}{TC} \times 100, \quad (1)$$

donde CB es el número de colonias blanqueadas y TC es el número total de colonias en el transecto.

Para determinar el tiempo de recuperación de las colonias, se utilizó el índice de respuesta al blanqueamiento (IRB), basado y modificado del índice utilizado por Matsuda et al. (2020). El IRB consistió en clasificar el porcentaje de tejido blanqueado de las colonias en 6 categorías representadas con un indicador individual (ID) del 1 al 6: (1) colonia con blanqueamiento severo (>90% del tejido afectado), (2) colonia con blanqueamiento grave (70-89% del tejido afectado), (3) colonia con blanqueamiento moderado (50-69% del tejido afectado), (4) colonia con blanqueamiento parcial (30-49%

del tejido afectado), (5) colonia con blanqueamiento leve (1-29% del tejido afectado) y (6) colonia recuperada (tejido sin blanqueamiento). Con base en dicha clasificación se calculó el IRB por especie mediante la ecuación (2):

$$IRB = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N ID_i, \quad (2)$$

donde ID es la categoría de blanqueamiento de la i -ésima colonia (escala del 1 al 6) y N es el total de colonias de coral analizadas.

El IRB indica la categoría en la que se agrupa el mayor número de colonias de la especie; un valor cercano a 6 indica la recuperación del color del tejido en la mayoría de las colonias, y un valor cercano a 1 representa un blanqueamiento de >90%. Dado que el índice trabaja sobre la recuperación de las colonias blanqueadas, este se aplicó a aquellas especies con más de 15 colonias y una prevalencia superior al 10%. Estos criterios se establecieron considerando el bajo número de colonias presentes en las demás especies, con el fin de garantizar una representación robusta en función del número de colonias muestreadas. Además, las colonias que murieron por completo durante el estudio fueron reportadas con una categoría de mortalidad. Esto permitió describir el evento del blanqueamiento por especie a lo largo del tiempo, por medio de las variaciones en la prevalencia.

Para identificar tendencias de asociación entre el IRB, tiempo y especies, se realizó un análisis de redundancia (RDA) en CANOCO v. 4.5. Para esto, la matriz de variables dependientes (porcentaje de blanqueamiento, IRB y muerte), se relacionó con una matriz factorial de variables independientes

(especies), utilizando el tiempo de muestreo como variable complementaria. Los primeros 2 ejes canónicos fueron considerados importantes, probando su significancia por medio de la prueba Monte Carlo, utilizando 999 permutaciones.

Análisis a mediano plazo: índice de coral (IC)

Se analizó una base de datos del periodo 2008 a 2021 del proyecto “Monitoreo del Sistema Arrecifal Veracruzano” proporcionada por el laboratorio de arrecifes coralinos del Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías (ICIMAP), la cual contiene datos de cobertura coralina, densidad de reclutamiento, riqueza de especies y número de colonias blanqueadas en 7 años (2008, 2010, 2012, 2013, 2017, 2019 y 2021). Los muestreos fueron realizados a lo largo de 5 transectos fijos de 10 m de longitud, paralelos a la pendiente arrecifal, a una profundidad de 10 a 15 m. La estimación de la cobertura se realizó por video transectos que se analizaron mediante *Coral Point Count with Excel Extensions* (CPCe) v. 4.1, el cual genera 10 puntos aleatorios en cada imagen, registrando el bentos y tipo de fondo donde se coloca cada punto. De esta forma la abundancia total y de corales se representó con el número de puntos de las imágenes analizadas. Para el reclutamiento se utilizaron 5 cuadrantes de 25 × 25 cm para cada transecto (total: 0.3125 m² muestreados por transecto) y, además, se contaron todas las colonias con blanqueamiento a lo largo de los transectos (Pérez-España et al. 2015a).

Con la finalidad de conocer el estado en el que se ha encontrado la comunidad coralina de ambos arrecifes a lo largo del tiempo, se aplicó el índice de coral IC, basado en los métodos de NEPA (2013), a los 7 años de la base de datos. Este método consiste en evaluar 4 indicadores esenciales para analizar si los arrecifes de coral se encuentran en buena condición: (1) cobertura de coral, (2) riqueza de especies, (3) densidad de reclutamiento y (4) prevalencia de blanqueamiento. El índice consistió en obtener el valor promedio anual de los 4 indicadores mencionados anteriormente para cada arrecife. El porcentaje de cobertura coralina se calculó con ecuación (3):

$$\text{Cobertura coralina (\%)} = \frac{NPCT}{NPT} \times 100, \quad (3)$$

donde *NPCT* es el número de puntos de coral por transecto y *NPT* es el número de puntos totales. La densidad de reclutamiento se calculó con ecuación (4):

$$\text{Densidad de reclutamiento (reclutas \cdot m^{-2})} = \frac{ART}{0.3125 m^2}, \quad (4)$$

donde *ART* es la abundancia de reclutas por transecto. El porcentaje de blanqueamiento se calculó con ecuación (5):

$$\text{Blanqueamiento (\%)} = \frac{NCBT}{ATC} \times 100, \quad (5)$$

donde *NCBT* es el número de colonias blanqueadas por transecto y *ATC* es la abundancia total de coral de cada arrecife.

Cabe aclarar que, dado que la base de datos no contaba con la abundancia total de colonias, ésta se consideró como el mayor número de colonias enfermas registrado en los 7 años analizados en cada arrecife (Blanquilla: 131 colonias; Blanca: 206 colonias).

Posteriormente, el promedio anual de cada indicador para cada uno de los arrecifes se convirtió en valores dentro de los rangos de umbral propuesto por NEPA (2013) y Hernández-Delgado et al. (2018), el cual utiliza una escala de 1 (estado crítico) a 5 (estado muy bueno). Por último, se promedió el conjunto de indicadores escalados por año y se obtuvo un valor final del IC. Siguiendo los intervalos propuestos por NEPA (2013), se consideraron estos valores como muy bueno (4.5-5), bueno (3.4-4.2), regular (2.6-3.4), malo (1.8-2.6) y crítico (1-1.8).

RESULTADOS

Dinámica de la temperatura y sedimentación en el blanqueamiento coralino

Mediante el promedio mensual de la TSMN en la zona de estudio, se obtuvo un valor de MMM local de 29.3 ± 0.3 °C, siendo los meses de agosto (29-30 °C) y septiembre (28.7-30.6 °C) los más cálidos. En el periodo de 2008 a 2023, se observó que el grado de calentamiento semanal en el SAV, comenzó cada año entre los meses de junio y julio, siendo 2018 el de mayor calor acumulado (9 DHW). Durante 2008, 2010, 2012, 2013, 2017, 2019 y 2021, el calor acumulado alcanzó su valor máximo en septiembre (4 ± 1 DHW), descendiendo en los 7 años a finales de octubre (Fig. 2). Durante el 2022, la TSMN diaria comenzó a incrementar a partir de abril, superando la MMM en agosto con un valor de 30.5 °C; las anomalías positivas a partir de julio dieron como resultado un estrés por calor acumulado de 5 DHW en septiembre. Al inicio del muestreo en 2022, los corales se encontraban bajo 4 semanas de estrés de calor acumulado (4 DHW), el cual disminuyó hasta finales de noviembre (<2 DHW). En el 2023, el incremento de la temperatura comenzó un mes antes (a partir de marzo), de tal manera que para julio ya había una acumulación de 2 DHW (Fig. 3).

En cuanto a la tasa de sedimentación, los arrecifes estudiados estuvieron dentro del promedio del SAV (661 cm³·m⁻²·día⁻¹ ± 191), con valores de 657 cm³·m⁻²·día⁻¹ para Blanquilla y 591 cm³·m⁻²·día⁻¹ para Blanca. A partir de la prueba de Kruskal-Wallis se obtuvo que la tasa de sedimentación no varió entre arrecifes (*P* > 0.05) (Fig. 4a), pero sí entre temporadas (*P* < 0.05) (Fig. 4b), siendo en la temporada de nortes cuando se presentaron las tasas de sedimentación más altas, con promedios de 927 y 956 cm³·m⁻²·día⁻¹ para Blanquilla y Blanca, respectivamente.

En la correlación de Spearman, no se encontró una relación significativa entre el número de colonias blanqueadas en el periodo de 2008 a 2021 y 2022 a 2023 con la tasa de sedimentación en ambos arrecifes (*P* = 0.17, *r* = 0.31); sin embargo, se obtuvo una correlación positiva (*P* = 0.03, *r* = 0.66) con los valores de DHW.

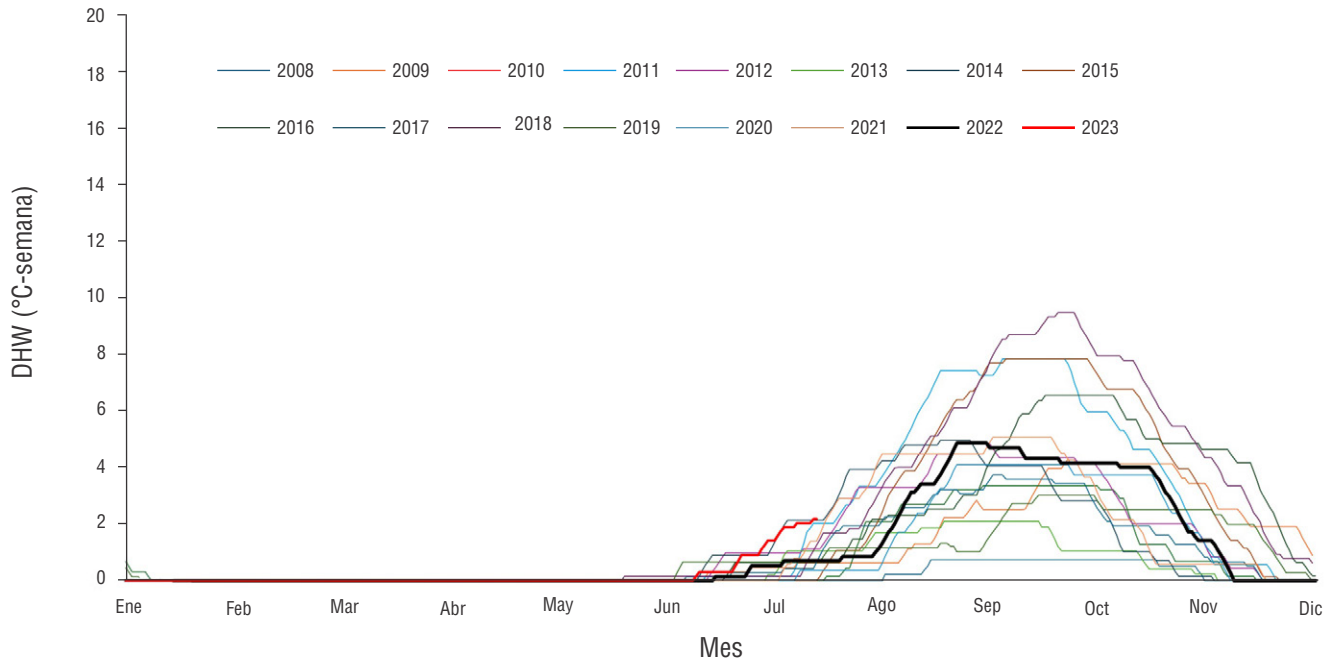


Figura 2. Valores de *degree heating week* (DHW) en el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) durante los 7 años analizados dentro del periodo de 2008 a 2023.

Análisis a corto plazo: recuperación de las colonias

Composición de la comunidad coralina y prevalencia de blanqueamiento

A lo largo de los 200 m² muestreados, se registraron 348 colonias coralinas pertenecientes a 17 especies en el arrecife Blanca, de las cuales las más abundantes fueron *S. siderea* (25.2%, 88 colonias) y *S. stellata* (23.2%, 81 colonias). Al inicio del muestreo, 58 colonias pertenecientes a 9 especies presentaron blanqueamiento, mientras que 8 especies no estuvieron afectadas (Tabla 1).

Por otro lado, se identificaron 11 especies con 278 colonias en Blanquilla, siendo *Montastraea cavernosa* (42%) y *Colpophyllia natans* (28.4%) las especies más abundantes con 117 y 79 colonias, respectivamente. El blanqueamiento se presentó en 46 colonias pertenecientes a 5 especies, mientras que 6 especies no presentaron blanqueamiento. En ambos arrecifes el valor de PBI fue de 17%, siendo las especies que dominaron las que tuvieron el mayor número de colonias afectadas, con prevalencias de 14-32% (Tabla 1).

Dinámica de la recuperación por especie

En ambos arrecifes al inicio del muestreo, el IRB osciló entre 3 y 5 (Fig. 5a, b), siendo *C. natans* la más afectada en el arrecife Blanquilla con una recuperación completa de >80% de sus colonias (9 colonias) a los 8.5 meses y la única

que tuvo mortalidad del 9%, correspondiente a una colonia. Mientras que, para el arrecife Blanca, la especie más afectada por blanqueamiento fue *M. cavernosa* con una recuperación de >80% de sus colonias a los 5 meses y *S. stellata* con una recuperación máxima del 60% de las colonias (Fig. 6).

Con excepción de *C. natans* y *S. stellata*, todas las especies en ambos arrecifes durante el periodo de estudio exhibieron una pigmentación creciente en >80% de sus colonias a los 5 meses de recuperación, donde el porcentaje de blanqueamiento en las colonias disminuyó a una categoría de blanqueamiento leve (*S. siderea*: 10% y 20% de blanqueamiento; *M. cavernosa*: <10% de blanqueamiento) y a una categoría de recuperado (todas las colonias de *P. astreoides* y *A. lamarcki* sin tejido blanqueado), posicionando a las especies con valores de IRB de 5 y 6. Para los 8.5 meses, correspondientes a julio de 2022, el porcentaje de blanqueamiento aumentó en la mayoría de las colonias, siendo las especies del género *Siderastrea* las más afectadas (Figs. 5, 6).

Mediante el RDA se observó una correlación positiva ($P = 0.001$) entre la presencia de las especies *P. astreoides* y *A. lamarcki* con el IRB a los 5 y 8.5 meses. Por el contrario, la presencia de las especies del género *Siderastrea* fue la única variable que mostró una relación positiva con el blanqueamiento. En general, la presencia de las especies *S. stellata*, *S. siderea*, *M. cavernosa* o *C. natans* no mostró una correlación positiva con el IRB, y de estas sólo la presencia de *C. natans* se relacionó con la variable de muerte antigua (Fig. 7).

Tabla 1. Prevalencia y resistencia de las colonias blanqueadas por especie en los 2 arrecifes de estudio del Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) durante el muestreo de octubre de 2022 a julio de 2023. BLA: colonias blanqueadas; RES: colonias resistentes; PBI: prevalencia de blanqueamiento por especie al inicio del muestreo.

Arrecife	Blanquilla			Blanca		
	BLA	RES	PBI	BLA	RES	PBI
<i>Montastraea cavernosa</i>	26	91	22	4	14	22
<i>Colpophyllia natans</i>	11	68	14	2	19	10
<i>Siderastrea siderea</i>	6	13	32	20	68	23
<i>Porites astreoides</i>	2	13	13	3	20	13
<i>Orbicella faveolata</i>	0	15	0	1	24	4
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0	14	0	0	1	0
<i>Siderastrea stellata</i>	0	8	0	23	58	28
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	0	6	0	0	18	0
<i>Helioseris cucullata</i>	1	1	50	2	0	100
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	0	2	0	0	5	0
<i>Dichocoenia stokesii</i>	0	1	0	0	0	
<i>Agaricia lamarcki</i>	0	0		2	17	11
<i>Madracis decactis</i>	0	0		0	20	0
<i>Agaricia fragilis</i>	0	0		1	17	6
<i>Agaricia agaricites</i>	0	0		0	5	0
<i>Siderastrea radians</i>	0	0		0	1	0
<i>Porites porites</i>	0	0		0	2	0
<i>Oculina difusa</i>	0	0		0	1	0
Número de colonias	46	232		58	290	
Número de especies	5	11		9	16	
Prevalencia de blanqueamiento (%)		17			17	

Análisis a mediano plazo: índice de coral (IC)

El promedio de cada indicador en los 7 años analizados mostró que el arrecife Blanquilla presentó una mejor cobertura de coral, mientras que el arrecife Blanca tuvo valores más altos de densidad de reclutamiento. Los indicadores de porcentaje de blanqueamiento y riqueza de especies fueron iguales a lo largo de los años analizados (Tabla 2).

El IC varió entre arrecifes, fluctuando entre 3 y 4. El valor de IC más bajo (3.25) en los arrecifes Blanquilla y Blanca, correspondiente a la categoría regular, se observó durante el 2010 y 2017, respectivamente (Fig. 8). Los valores bajos no mostraron una relación directa con los años donde el blanqueamiento fue mayor. En general, la salud de la comunidad coralina en ambos arrecifes durante los 7 años analizados se categorizó como buena (IC = 3.6 y 3.8) (Tabla 2).

DISCUSIÓN

Dinámica de la temperatura y sedimentación en el blanqueamiento coralino

Durante el periodo de 2008 a 2022, los valores de calor acumulado (DHW) en el SAV marcaron una ventana de estrés térmico que comenzó durante junio (~0.5 DHW) y terminó

en diciembre (<2 DHW). Consistentemente, se observó que el mes con mayor acumulación de calor fue septiembre (2-9 DHW). De acuerdo con los parámetros de calor acumulado propuestos por la NOAA (2024), el estrés térmico al que estuvieron expuestos los corales del SAV durante el periodo de 2008 a 2022 fue generalmente de una alerta de blanqueamiento de nivel 1, la cual indica que existió una baja probabilidad de blanqueamiento en todo el arrecife.

En estudios realizados en el Caribe mexicano, una región vecina al área de estudio en el Golfo de México, se ha documentado que los corales son altamente susceptibles al blanqueamiento, con un porcentaje de colonias blanqueadas de 20-45% (Randazzo-Eisemann y Garza-Pérez 2021, Sellares-Blasco et al. 2022, Muñoz-Castillo et al. 2024). En este contexto, la prevalencia de blanqueamiento registrada en este estudio al inicio del muestreo de 2022 en ambos arrecifes (17%) reflejó un valor relativamente bajo, la cual llegó a estar principalmente determinada por los grados semanales de calor acumulado a los que estuvieron expuestos (5 DHW). Específicamente, para el muestreo de 2022 a 2023, los valores bajos de DHW explicaron la prevalencia de blanqueamiento del 17% en ambos arrecifes. Además, los primeros muestreos (octubre y noviembre de 2022) correspondieron a la temporada de nortes, cuando la mezcla en la columna de agua ayuda a que la temperatura descienda (Salas-Monreal et al. 2022) y

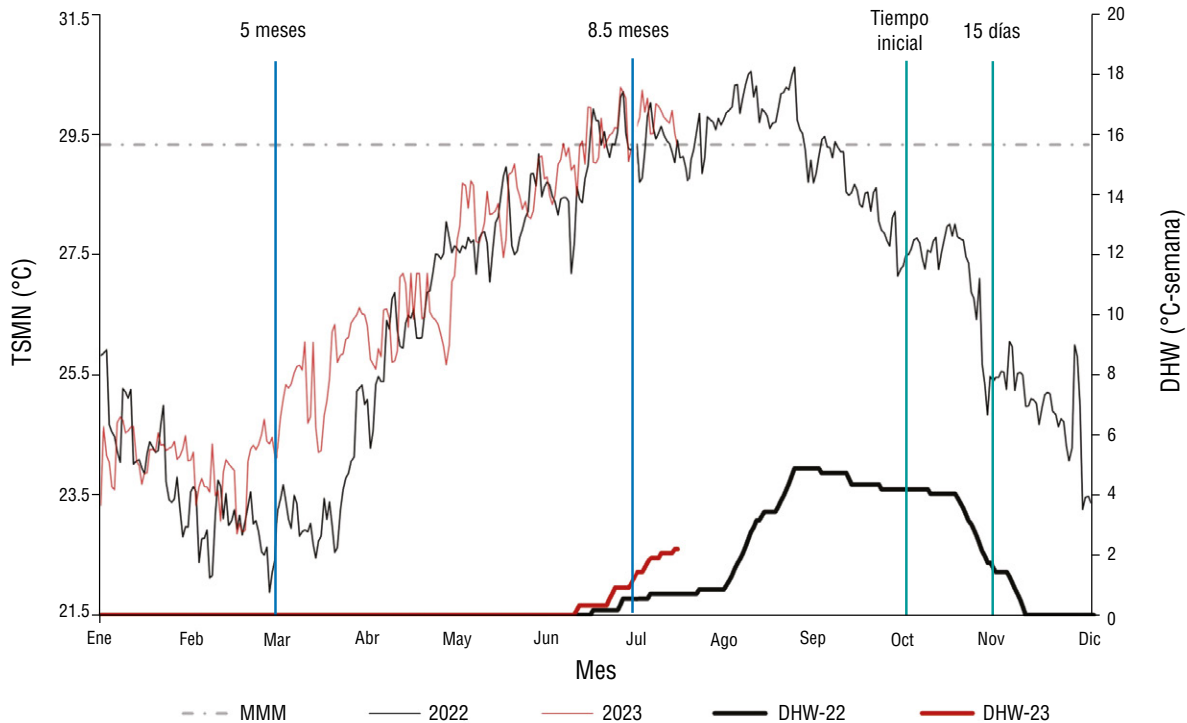


Figura 3. Temperatura superficial del mar diaria nocturna (TSMN) durante el 2022 y 2023 en el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV). Media máxima mensual (MMM) del área de estudio (línea punteada gris), temperatura (líneas delgadas), grado de calentamiento semanal satelital (1-km diario) de blanqueamiento de corales (D-DHW) representado (líneas gruesas) y los meses de muestreo (líneas verticales).

Tabla 2. Valores de los indicadores del índice de coral (IC) para los arrecifes de estudio convertidos al rango de umbral de acuerdo con NEPA (2013). CC: cobertura de coral; DR: densidad de reclutamiento; BLA (%): porcentaje de blanqueamiento; S: riqueza de especies; ICA: índice de coral anual.

Arrecife	Blanquilla					Blanca				
	CC	DR	BLA	S	ICA	CC	DR	BLA	S	ICA
2008	5●	1●	3●	5●	3.50●	3●	4●	3●	4●	3.50●
2010	5●	3●	1●	4●	3.25●	4●	5●	2●	4●	3.75●
2012	5●	4●	2●	5●	4.00●	3●	5●	2●	5●	3.75●
2013	5●	3●	2●	5●	3.75●	4●	5●	2●	5●	4.00●
2017	4●	1●	5●	4●	3.50●	2●	5●	2●	4●	3.25●
2019	4●	4●	3●	4●	3.75●	3●	5●	3●	5●	4.00●
2021	4●	4●	3●	4●	3.75●	3●	5●	3●	5●	4.00●
Indicador										
ICA	4.6	2.9	2.7	4.4		3.1	4.9	2.4	4.6	
IC Total			3.6●					3.8●		

Categoría del indicador: ● muy bueno, ● bueno, ● regular, ● mal, ● crítico.

el estrés térmico disminuya. Por lo tanto, la prevalencia de blanqueamiento observada al inicio del muestreo ya era la máxima que se había alcanzado en la zona.

En el SAV, la influencia de los sedimentos provenientes de los ríos adyacentes varía con la temporada climática (Krutak 1997). Durante las lluvias, el río Papaloapan, con un aporte de $1,331.4 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, y el río Jamapa, con un aporte de $68.2 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (CNA 2021), afectan directamente a los arrecifes localizados frente a la localidad de Antón Lizardo, principalmente al arrecife Blanca, permitiendo que los sedimentos se depositen en los corales, mientras que en la temporada de nortes, el aporte de estos ríos no llega a los arrecifes (Salas-Monreal et al. 2022). A pesar de eso, en este estudio, se registró una tasa de sedimentación más alta durante la temporada de nortes, lo que podría deberse a que las trampas de sedimentos capturaron las partículas suspendidas debido a la mezcla en la columna de agua durante esta temporada.

Por otro lado, los arrecifes también se encuentran expuestos a descargas de aguas residuales. El arrecife Blanquilla está expuesto a un aporte de 54 descargas de aguas residuales localizadas a lo largo del puerto de Veracruz, y el arrecife Blanca está influenciado por 19 descargas de aguas residuales reportadas para la zona sur (Mapel-Hernández et al. 2021). Esto podría sugerir que la tasa de sedimentación en dichos arrecifes está influenciada tanto por el aporte de sedimentos provenientes de los ríos adyacentes como por las descargas de aguas residuales de la zona, ya que la tasa de sedimentación registrada no varió entre arrecifes. Además, aunque inicialmente se seleccionaron dichos arrecifes esperando encontrar

diferencias en las tasas de sedimentación y en la susceptibilidad de las especies, al final fue evidente que en ambos arrecifes las colonias de corales se encontraron bajo el mismo grado de estrés por la acumulación de sedimentos.

Se sabe que el incremento de la temperatura es el principal factor de estrés para las colonias de corales (Eakin et al. 2009), situación que se reafirmó en este estudio con la correlación positiva entre el número de colonias blanqueadas y los grados de calor acumulados. En el SAV, además de la temperatura, los corales también se encontraron expuestos a un estrés constante por sedimentos; sin embargo, en este estudio, la tasa de sedimentación no influyó de forma directa en el blanqueamiento. Esto muestra una cierta tolerancia de las colonias ante las altas tasas de sedimentación reportadas en los arrecifes de estudio. A pesar de esto, no debe descartarse la posibilidad de que los sedimentos puedan jugar un papel de estresor secundario que incrementa la sensibilidad de las colonias, ya que durante la temporada de nortes, la resuspensión de sedimentos provocada por la mezcla de la columna de agua, que alcanzó los 25 m de profundidad en promedio (Salas-Monreal et al. 2022), podría generar un estrés al coral por la fricción de las partículas en su tejido y provocar un agotamiento nutricional, tal como lo mencionan Salih et al. (2000) y López-Lodoño et al. (2023).

Análisis a corto plazo: recuperación de las colonias

Durante el muestreo de 2022 a 2023, se observó que las especies de corales escleractinios que fueron las más susceptibles al blanqueamiento en ambos arrecifes (*S. siderea*,

S. stellata, *M. cavernosa* y *C. natans*) pertenecieron a las principales especies que contribuyeron principalmente en la construcción de los arrecifes del SAV (Horta-Puga y Tello-Musi 2009), mismas que han sido reportadas dentro de las más afectadas por blanqueamiento en el Caribe por Alemu y Clement (2014) y en el SAV por Pérez-España et al. (2015a).

Sin embargo, en este trabajo, la mayoría de las especies (exceptuando a *C. natans* y *S. stellata*), mostraron una recuperación en un tiempo similar a lo obtenido por Matsuda et al. (2020), quienes reportaron que las recuperaciones fueron

de 1 a 4 meses previas al siguiente evento de blanqueamiento, y a lo obtenido por Hughes y Grottoli (2013), quienes reportaron que a los 4 meses las colonias presentaban concentraciones de pigmentos fotosintéticos y asimilación de carbono fotoautótrofo en niveles normales, mostrándose visualmente sanos. Por lo tanto, la disminución visual del tejido blanqueado dentro de los primeros 5 meses posteriores al evento de blanqueamiento en las colonias de corales analizadas en este trabajo podría indicar que también hubo una recuperación fisiológica durante ese tiempo.

Estudios de campo han mostrado que, bajo temperaturas elevadas, los arrecifes que se caracterizan por tener aguas turbias son menos propensos al blanqueamiento coralino que los arrecifes de aguas claras (Morgan et al. 2017). Esto se debe a que la abundante materia orgánica particulada presente en arrecifes turbios, junto con el blanqueamiento térmico, pueden provocar que algunas especies de corales se vuelvan permanente o facultativamente heterótrofas (Anthony y Fabricius 2000). Este mismo suceso lo reportaron Hughes y Grottoli (2013), quienes indicaron que los corales que habían presentado blanqueamiento tenían mayores cantidades de carbono heterótrofo asimilado durante su proceso de recuperación que los corales no blanqueados. En el caso del SAV, al ser un sistema arrecifal con aporte de ríos que llevan consigo materia orgánica (Carreón-Palau 2019), la alta tasa de recuperación observada en las especies analizadas en este estudio podría deberse, en parte, al acceso a nutrientes y energía por heterotrofia durante el evento de blanqueamiento, lo cual estaría permitiendo a las colonias resistir y recuperarse con mayor velocidad, tal como lo mencionan Hughes y Grottoli (2013) y Tremblay et al. (2016). Sin embargo, se necesitarían realizar análisis específicos en las colonias para aseverar dicho suceso.

El análisis de la respuesta al blanqueamiento por especie indicó que *C. natans* tardó más tiempo en presentar tejido visualmente sano, además de haber sido la única que tuvo mortalidad de una de las colonias. Esto sugiere una mayor sensibilidad de la especie ante el estrés térmico, lo cual concuerda con lo reportado por González-Gándara (2008) y Pérez-España et al. (2015a), quienes mencionaron que dicha especie se encuentra dentro de las más afectadas por blanqueamiento. Por otro lado, considerando que hubo un evento de El Niño en 2023, en el cual las temperaturas estuvieron por encima del registro histórico y desencadenaron un blanqueamiento que afectó al Pacífico, Caribe y Golfo de México (Goreau y Hayes 2024, López-Pérez et al. 2024), la sensibilidad de las colonias del género *Siderastrea* durante el último muestreo (julio de 2023) incrementó por el estrés térmico al que estuvieron expuestas, ya que para esa fecha existía una acumulación de calor de 2 °C en el SAV (Fig. 3).

Se ha visto que *M. cavernosa* es una especie con la capacidad de permanecer en ambientes donde hay un estrés constante de sedimentos con tasas de sedimentación de hasta 400 g·m⁻²·día⁻¹, sin presentar daños severos de blanqueamiento y mortalidad (Vargas-Ángel et al. 2007). En los

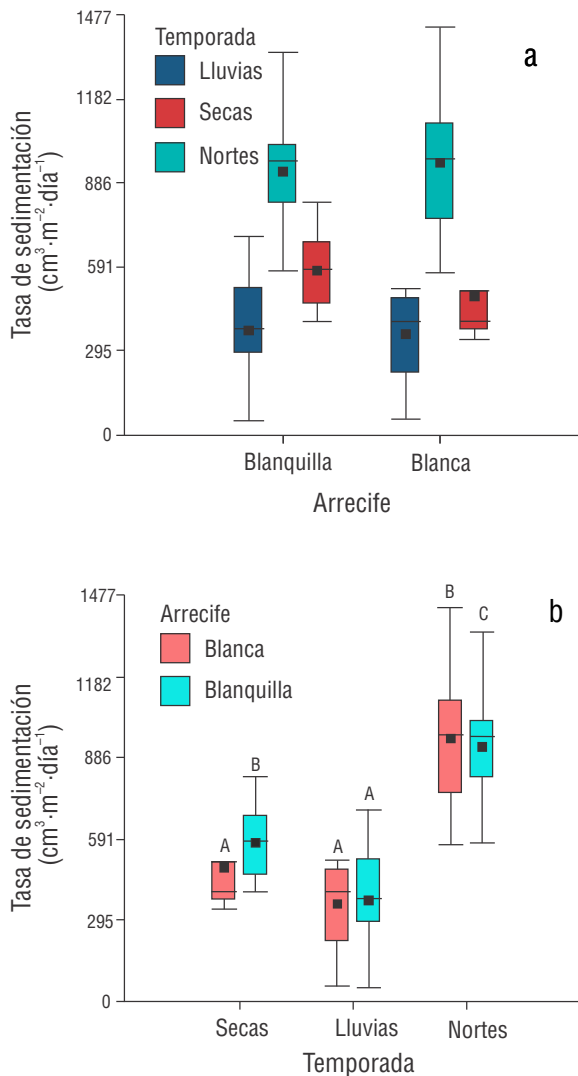


Figura 4. Tasa de sedimentación. Variación de la tasa de sedimentación del periodo de 2012 a 2022 entre los arrecifes de estudio y las temporadas por medio de la prueba Kruskal-Wallis. Diferencia entre los arrecifes Blanquilla y Blanca en temporada de lluvias ($\chi^2 = 0.005$, $P = 0.9$), secas ($\chi^2 = 3.02$, $P = 0.08$) y nortes ($\chi^2 = 0.00019$, $P = >0.9$) (a). Diferencia entre temporadas en el arrecife Blanca ($\chi^2 = 15.5$, $P = 0.0004$) y arrecife Blanquilla ($\chi^2 = 19$, $P = 0.0001$) (b).

arrecifes Blanca y Blanquilla del SAV, esta especie llegó a estar expuesta a tasas de sedimentación de hasta $1,434 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$ y, en promedio, a $600 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$. Por lo tanto, a pesar de que *M. cavernosa* fue de las más afectadas por blanqueamiento, su recuperación dentro de los primeros 5 meses demostró su resiliencia en ambientes altamente sedimentados, ya que se le ha atribuido la capacidad de detener su tasa de crecimiento para dirigir los recursos energéticos a rechazar los sedimentos (Horta-Puga y Carriquiry 2008). Este mismo mecanismo para rechazar los sedimentos podría estar pasando con las colonias de *Siderastrea*, ya que también fueron de las que presentaron un mayor porcentaje de blanqueamiento en sus colonias con el mismo tiempo de recuperación.

Por otro lado, *P. astreoides* fue una de las especies que presentaron una completa recuperación de color del tejido

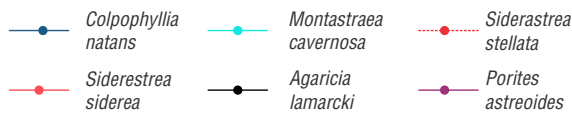
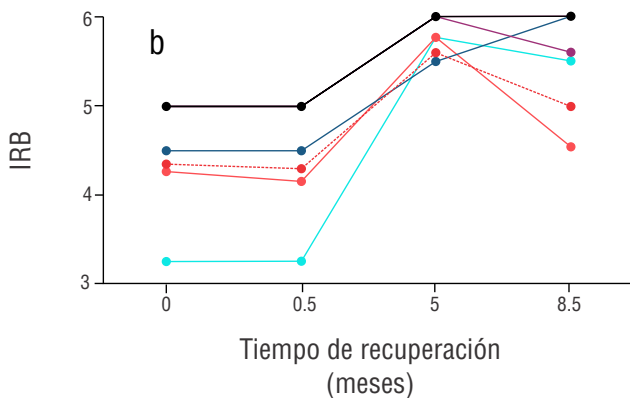
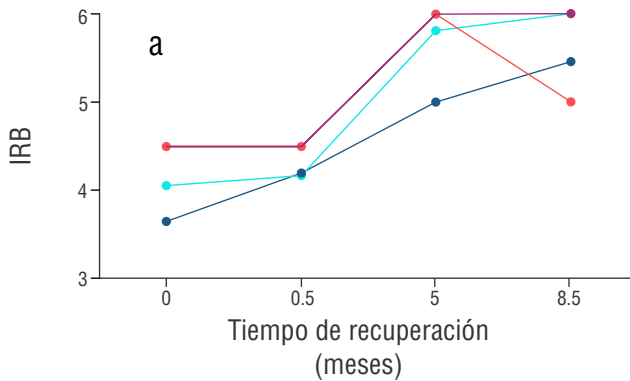


Figura 5. Índice de respuesta al blanqueamiento (IRB) representado por la puntuación promedio de la escala de blanqueamiento. Recuperación de las colonias susceptibles en el arrecife Blanquilla (a) y arrecife Blanca (b).

de todas sus colonias a los 5 meses posteriores al evento de blanqueamiento. De acuerdo con lo reportado por Levas et al. (2018), esta especie tiene la capacidad de recuperarse a partir de un mes y medio, por lo tanto, es posible que las colonias de *P. astreoides* en el presente estudio alcanzaran su máxima recuperación incluso antes de los 5 meses muestreados. Además, dentro de las especies analizadas, *P. astreoides* fue una de las menos afectadas por blanqueamiento, a pesar de encontrarse en un ambiente con distintos factores de estrés para los corales. Este resultado concuerda con lo reportado por Green et al. (2008), quienes señalaron que *P. astreoides* tiene el potencial de crecer en hábitats que no son óptimos para la mayoría de los corales. Asimismo, se ha visto que *P. astreoides* tiene tasas de recuperación altas debido a que posee simbiontes del género *Cladocopium* (clado C), los cuales se caracterizan por presentar una alta tasa de foto-reparación y una amplia tolerancia a variaciones de temperatura e irradiación, en comparación con los simbiontes de especies más sensibles al blanqueamiento (Hennige et al. 2011).

La mortalidad y recuperación de los corales se ha asociado con la gravedad del blanqueamiento (López-Patoni 2014, NOAA 2023). Dado que este estudio evaluó sólo el evento de blanqueamiento de 2022, siendo el último muestreo (julio de 2023) justo antes de que iniciara el cuarto evento de blanqueamiento, la recuperación de las colonias corresponde a un estrés térmico bajo, como se mencionó anteriormente. Por lo tanto, se desconoce el impacto que tendría el blanqueamiento en la recuperación de las especies de corales escleractinios ante un evento de blanqueamiento severo.

Análisis a mediano plazo: índice de coral (IC)

Los corales de los arrecifes estudiados presentaron altos valores de IC durante los 7 años analizados. A pesar de que los arrecifes Blanca y Blanquilla se localizan cerca de la costa (2 km), los valores del IC fueron mayores a 3, lo cual contrasta con lo reportado por Hernández-Delgado et al. (2018), quienes documentaron valores de IC menores a 2 en arrecifes ubicados a menos de 4 km de la costa. De acuerdo con lo reportado por Meesters y Bak (1993), los arrecifes de coral que se encuentran en ambientes perturbados muestran tasas más altas de regeneración y recuperación de su pigmento posterior a un periodo de blanqueamiento, resumido como una alta resiliencia. Por lo tanto, se puede decir que la categoría de bueno en la que se encontraron ambos arrecifes podría ser el resultado de un proceso de aclimatación en el que las colonias han tenido cambios fenotípicos bajo el estrés ambiental y antropogénico presentes en el SAV, que ha resultado en un reajuste de los niveles de tolerancia de las colonias de corales (Coles y Brown 2003).

Además, dentro de las características de cada arrecife de la parte profunda (>10 m), se conoce que Blanquilla es uno de los que presenta mayor cobertura coralina, mientras que Blanca es uno de los que presenta las densidades de reclutamiento más altas (Pérez-España et al. 2015a). Esto concuerda

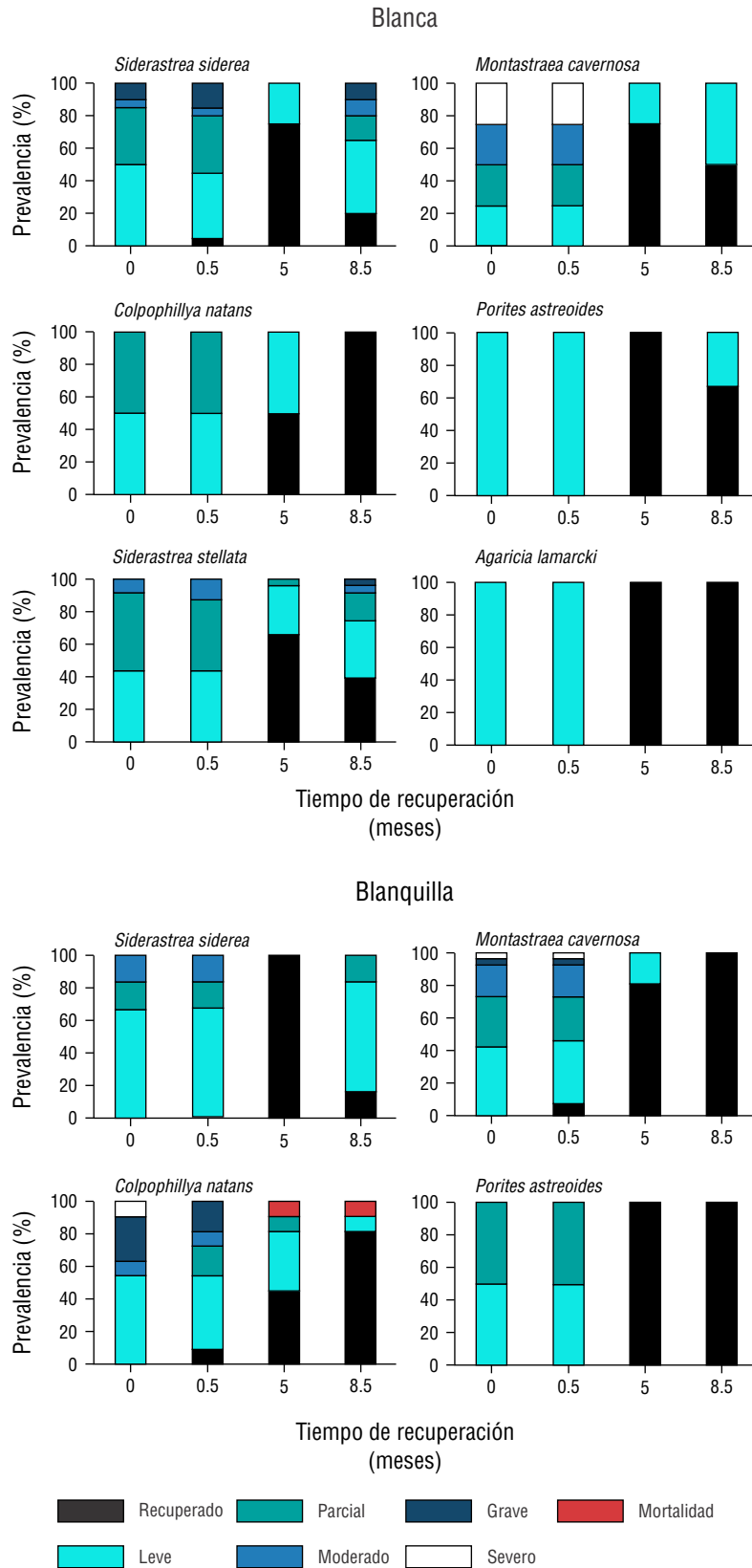


Figura 6. Prevalencia por especie de las colonias blanqueadas en el muestreo de octubre de 2022 y a los 15 días, 5 y 8.5 meses de recuperación.

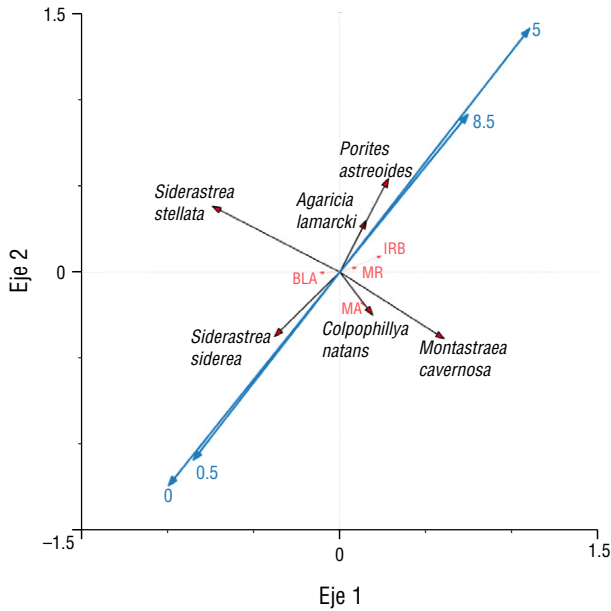


Figura 7. Análisis de redundancia parcial (RDA) de los parámetros ambientales y las especies con los meses de recuperación (primer eje: $F = 17.862$, $P = 0.0010$; segundo eje: $F = 3.021$, $P = 0.0010$; 60% del total de la varianza explicada para los primeros 2 ejes canónicos). Las flechas rojas indican los parámetros ambientales. Las flechas negras indican las especies y las flechas azules los meses de recuperación. IRB: índice de respuesta al blanqueamiento; BLA: porcentaje de blanqueamiento; MA: muerte antigua; MR: muerte reciente.

con los obtenido en nuestro trabajo, donde Blanquilla mostró una cobertura promedio de 41% pero una densidad de reclutamiento de 5%, mientras que Blanca presentó una cobertura de 17% con una densidad de reclutamiento de 16%.

Los indicadores del IC que se consideraron en este estudio son esenciales para que la comunidad coralina se encuentre en buenas condiciones y pueda recuperarse del estrés térmico (Maynard et al. 2017). En este sentido, los indicadores de densidad de reclutamiento y cobertura coralina que caracterizaron a los arrecifes de estudio tienen mayor peso en los valores del IC y determinan la condición de la comunidad coralina a lo largo del tiempo. Sin embargo, es importante considerar que no todos los reclutas contribuyen de igual manera al funcionamiento del ecosistema. Algunas especies oportunistas pueden presentar altos niveles de reclutamiento, pero su aporte a la estructura tridimensional del arrecife y, por ende, a los servicios ecosistémicos que este provee, puede ser limitado (Cetz-Navarro et al. 2016). Por lo tanto, futuros análisis deberán incluir la composición específica del reclutamiento para una evaluación más precisa del potencial de recuperación del arrecife.

Considerar el tiempo de recuperación de las colonias, junto con otros indicadores clave para el estudio de las comunidades coralinas (cobertura de coral, densidad de reclutamiento y riqueza de especies), ayudará a comprender la respuesta que han tenido los arrecifes y cada una de las especies a lo largo del tiempo. Horta-Puga y Tello-Musi (2009) mencionaron que el SAV se encontraba dominado por especies con límites de tolerancia amplios, situación que comprobamos con los

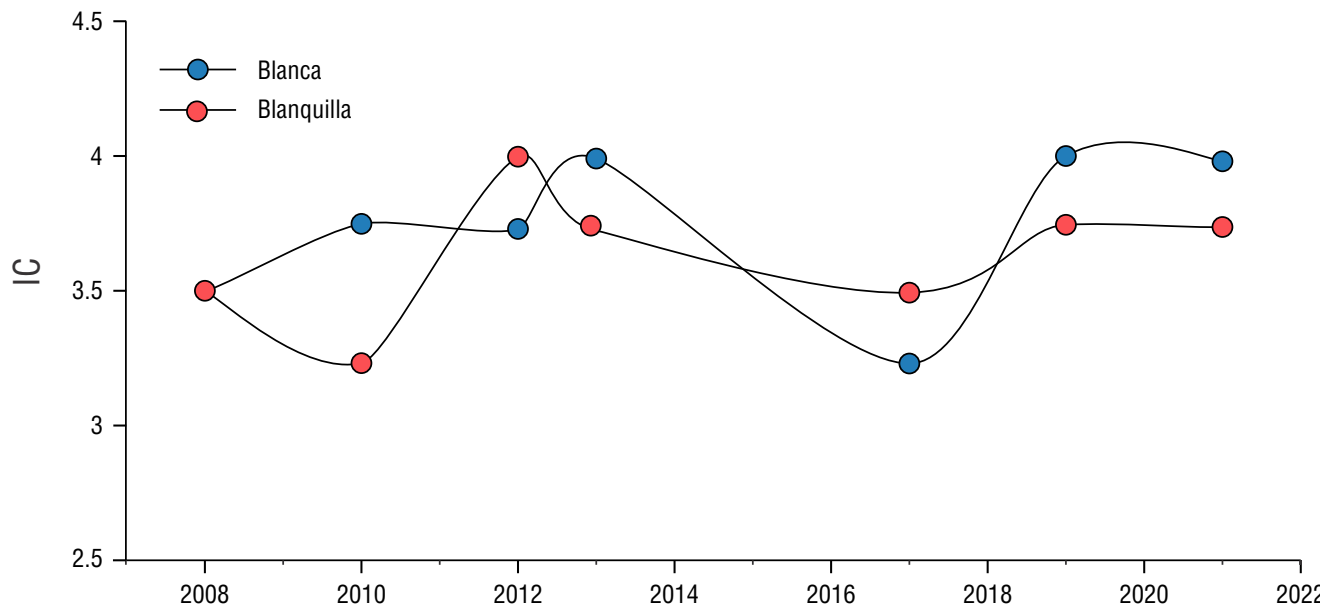


Figura 8. Índice de coral (IC) para cada uno de los arrecifes analizados en el periodo de 2008 a 2021: arrecife Blanca (círculos azules) y arrecife Blanquilla (círculos naranjas).

resultados del tiempo de recuperación de las especies dominantes. De acuerdo con lo reportado por Lam et al. (2020), tanto los indicadores tomados en el IC como la recuperación de las colonias podrían indicar que los sitios que tienen un conjunto deseable de métricas indican una mayor resiliencia. Sin embargo, debido al creciente estrés térmico que enfrentan las colonias y a los estresores antrópicos que perjudican a su salud, es necesario seguir realizando monitoreos de las colonias *in situ* para conocer el tiempo de recuperación posterior a eventos de blanqueamiento, especialmente el evento de 2023, para identificar si existen cambios en la recuperación de las especies.

Además, es importante destacar que en este trabajo la recuperación de las colonias se evaluó a través de la coloración tisular. Por ello, se sugiere que en futuros estudios se aborde la recuperación desde una perspectiva fisiológica, con el fin de comprender con mayor profundidad el proceso de blanqueamiento en cada una de las especies, así como tomar en cuenta otras variables ambientales que pudieran influir en su estado de salud.

CONCLUSIONES

Bajo un estrés por calor acumulado de 5 DHW y una tasa de sedimentación de aproximadamente $600 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$, las especies *M. cavernosa*, *S. siderea*, *P. astreoides* y *A. lamarcki* recuperaron el color de su tejido, alcanzando una categoría de blanqueamiento leve en >80% de sus colonias dentro de los primeros 5 meses posteriores al evento de blanqueamiento independientemente del porcentaje de tejido blanqueado que presentaron las colonias, mientras que *C. natans* fue de las especies más sensibles al estrés térmico y de las que más tardaron en recuperarse (8.5 meses). Por otro lado, *O. faveolata*, *M. decactis*, *A. fragilis* y *S. intercepta* no fueron afectadas por el estrés térmico de blanqueamiento bajo de nivel 1. La tasa de sedimentación a la que se encontraron expuestos los arrecifes de estudio no varió entre arrecifes y no influyó directamente en el blanqueamiento de las colonias de corales, sino que la principal causa del blanqueamiento fue el estrés térmico, y el tiempo de recuperación dependió de la disminución de los grados de calor acumulado. Finalmente, la similitud de las condiciones a las que se encontraron expuestos los corales escleractinios de ambos arrecifes, el tiempo de recuperación de las especies dominantes en cada uno y los atributos de cobertura y densidad de reclutamiento que los caracterizaron influyeron en que no hubiera diferencias en el IC y el IRB entre arrecifes.

DECLARACIONES FINALES

Material suplementario

El material suplementario de este trabajo se puede descargar del siguiente enlace: <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarinas/article/view/3500/420421187>

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por su apoyo a este trabajo con el otorgamiento de la beca para estudiar el posgrado del Programa Nacional de Posgrados de Calidad (PNPC) en la Maestría en Ecología y Pesquerías de la Universidad Veracruzana (UV). También se agradece a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) el financiamiento del proyecto “Monitoreo del Sistema Arrecifal Veracruzano”. Se agradece al personal de la CONANP Veracruz por proporcionarnos las bases de datos de sedimentación y a los buzos del Laboratorio de Ecosistemas de Arrecifes (LEA) del Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías (ICIMAP) de la UV, así como a Dorado Buceo, Manuel Victoria y Don Cipriano por su trabajo de campo y al Dr. Jimmy Argüelles Jiménez por su apoyo con los análisis estadísticos.

Fondos

Este estudio fue financiado por la CONABIO y la CONANP para algunos años del proyecto “Monitores del Sistema Arrecifal Veracruzano”. Daniela Carreño-Loaiza recibió una beca de maestría de SECIHTI (1196546).

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Contribuciones de autor

Conceptualización: DCL y HPE (igual); Curación de datos: DCL; Análisis formal: DCL; Investigación: DCL (principal) y HPE (apoyo); Metodología: DCL y HPE (igual); Recursos: HPE; Supervisión: HPE (principal), AGB, LAF; Validación: HPE, AGB, LÁF (igual); Visualización: HPE, AGB, LAF (igual); Redacción—borrador original: DCL (principal); Redacción—revisión y edición: DCL (principal), HPE, AGB, LAF (apoyo).

Disponibilidad de datos

Los datos para este estudio se pueden consultar en el material suplementario.

Uso de herramientas de IA

Los autores no utilizaron ninguna herramienta de inteligencia artificial para este trabajo.

REFERENCIAS

- Alemu JB, Clement Y. 2014. Mass coral bleaching in 2010 in the Southern Caribbean. *Plos One*. 9(1):e83829. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083829>

- Anthony KRN, Fabricius KE. 2000. Shifting roles of heterotrophy and autotrophy in coral energetics under varying turbidity. *J Exp Mar Biol Ecol.* 252(2):221-253. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00237-9](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00237-9)
- Carreón-Palau L, del Angel-Rodríguez JA, Parrish CC, Pérez-España H, Aguiñiga-García S. 2019. Evaluación de las fuentes naturales y antropogénicas de nitrógeno y carbono en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. In: Granados-Barba A, Ortiz-Lozano L, González-Gándara C, Salas-Monreal D (eds.), *Estudios Científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*. Campeche (Mexico): Universidad Autónoma de Campeche. p. 345-376.
- Cetz-Navarro NP, Espinoza-Avalos J, Vega-Zepeda A, Cerón-Flores AI, Raigoza-Figuera R, Carpizo-Ituarte EJ. 2016. Reclutamiento del coral *Acropora palmata* sobre sustratos de dos materiales. *Rev Biol Mar Oceanogr.* 51(3):643-653. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572016000300015>
- [CNA] Comisión Nacional del Agua. 2021. Estadísticas del agua en México 2021. Mexico City (Mexico): SEMARNAT. 349 p.
- Coles SL, Brown BE. 2003. Coral bleaching—capacity for acclimatization and adaptation. *Adv Mar Biol.* 46:183-223. [https://doi.org/10.1016/s0065-2881\(03\)46004-5](https://doi.org/10.1016/s0065-2881(03)46004-5)
- Done T. 2011. Coral reef, definition. In: Hopley D (ed.), *Encyclopedia of modern coral reefs: structure, form and Process*. Dordrecht (Netherlands): Springer Nature. p. 261-267.
- Eakin CM, Lough JM, Heron SF, Liu G. 2009. Climate variability and change: monitoring data and evidence for increased coral bleaching stress. In: Van Oppen MJH, Lough JM (eds.), *Coral Bleaching*. Cham (Switzerland): Springer Nature. p.51-84. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-540-69775-6_4
- Ferrario F, Beck MW, Storlazzi CD, Micheli F, Shepard CC, Airolidi L. 2014. The effectiveness of coral reefs for coastal hazard risk reduction and adaptation. *Nat Commun.* 5(3794):1-9. <https://doi.org/10.1038/ncomms4794>
- González-Gándara C. 2008. Blanqueamiento en arrecifes coralinos de Tuxpan, Veracruz. *Rev Divulg Cienc Tecnol Univ Veracruz.* 21(2).
- Goreau TJF, Hayes RL. 2024. 2023 Record marine heat waves: coral reef bleaching HotSpot maps reveal global sea surface temperature extremes, coral mortality, and ocean circulation changes. *Ox Open Clim Change.* 4(1):1-7. <https://doi.org/10.1093/oxfclm/kgae005>
- Green DH, Edmunds PJ, Carpenter RC. 2008. Increasing relative abundance of *Porites astreoides* on Caribbean reefs mediated by an overall decline in coral cover. *Mar Ecol Prog Ser.* 359:1-10. <https://doi.org/10.3354/MEPS07454>
- Grimsditch GD, Salm RV. 2006. Coral Reef Resilience and Resistance to Bleaching. Gland (Switzerland): The World Conservation Union. 52 p.
- Hennige SJ, McGinley MP, Grottoli AG, Warner ME. 2011. Photoinhibition of *Symbiodinium* spp. within the reef corals *Montastraea faveolata* and *Porites astreoides*: implications for coral bleaching. *Mar Biol.* 158:2515-2526. <https://doi.org/10.1007/S00227-011-1752-1>
- Hernández-Delgado EA, Barba-Herrera S, Torres-Valcárcel A, González-Ramos CM, Medina-Muñiz JL, Montañez-Acuña AA, Otaño-Cruz A, Rosado-Matías BJ, Cabrera-Beauchamp G. 2018. Coral reef resilience index for novel ecosystems: a spatial planning tool for managers and decision makers—a case study from Puerto Rico. In: Beltran CD, Camacho ET (eds.), *Corals in a Changing World*. London (United Kingdom): IntechOpen. p. 178-211. <https://doi.org/10.5772/intechopen.71605>
- Horta-Puga G, Carriquiry J. 2008. Growth of the hermatypic coral *Montastraea cavernosa* in the Veracruz Reef System = Crecimiento del coral hermatípico *Montastraea cavernosa* en el Sistema Arrecifal Veracruzano. *Cienc Mar.* 34(1):107-112. <https://doi.org/10.7773/cm.v34i1.1251>
- Horta-Puga G, Tello-Musi JL. 2009. Sistema Arrecifal Veracruzano: condición actual y programa permanente de monitoreo: Primera Etapa. Ciudad de México (Mexico): Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. SNIB-CONABIO. Technical report, No. DM005. 126 p.
- Horta-Puga G, Tello-Musi JL, Beltrán-Torres A, Carricart-Ganivet JP, Carriquiry JD, Villaescusa-Celaya J. 2015. Veracruz Reef System: a hermatypic coral community thriving in a sedimentary terrigenous environment. In: Granados-Barba A, Ortiz-Lozano L, Salas-Monreal D, González-Gándara C (eds.), *Aportes al Conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*. Campeche (Mexico): Universidad Autónoma de Campeche. p. 181-208.
- Hughes AD, Grottoli AG. 2013. Heterotrophic compensation: a possible mechanism for resilience of coral reefs to global warming or a sign of prolonged stress? *Plos One.* 8(11):e81172. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081172>
- Jackson JBC, Donovan MK, Cramer KL, Lam V. 2014. Status and Trends of Caribbean Coral Reefs: 1970-2012. Washington D.C (USA): Global Coral Reef Monitoring Network-UICN. Report. 304 p.
- Jokiel PL. 2004. Temperature stress and coral bleaching. In: Rosenberg E, Loya Y (eds.), *Coral Health and Disease*. Heidelberg (Germany): Springer Nature. p. 401-425. https://doi.org/10.1007/978-3-662-06414-6_25
- Krutak PR. 1997. Petrography and provenance of siliciclastic sediments, Veracruz-Antón Lizardo Reefs, Mexico. *Ocean Res.* 19(3):231-243.
- LaJeunesse TC, Parkinson JE, Gabrielson PW, Jin-Jeong H, Reimer JD, Voolstra CR, Santos SR. 2018. Systematic revision of Symbiodiniaceae highlights the antiquity and diversity of coral endosymbionts. *Curr Biol.* 28:2570-2580. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.07.008>
- Lam VYY, Doropoulos C, Bozec YM, Mumby PJ. 2020. Resilience concepts and their application to coral reefs. *Front Ecol Evol.* 8:49. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00049>
- Lara M, Padilla C, García C, Espejel JJ. 1992. Coral Reef of Veracruz Mexico I. Zonation and Community. In: Garcia-Saez C (ed.), *7th International Coral Reef Symposium, 1992 June 22-27. Guam (USA)*. p. 535-544.
- Levas S, Schoepf V, Warner ME, Aschaffenburg M, Baumann J, Grottoli AG. 2018. Long-term recovery of Caribbean corals from bleaching. *J Exp Mar Biol Ecol.* 506:124-134. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2018.06.003>
- López-Londoño T, Gómez-Campo K, Galindo-Martínez CT, González-Guerrero LA, Roitman S, Pollock FJ, Pizarro V, López-Victoria M, Medina M, Iglesias-Prieto R. 2023. Survival and physiological responses of corals exposed to elevated turbidity in the Varadero reef, Colombian Caribbean = Sobrevivencia y respuestas fisiológicas de corales expuestos a elevada turbidez en el arrecife Varadero, Caribe colombiano. *Bol Invest Mar Costeras.* 52(1):135-158. <https://doi.org/10.25268/bimc.invenmar.2023.52.1.1192>
- López-Patoni CA. 2014. Análisis comparativo entre dos arrecifes coralinos bajo diferentes presiones antropogénicas en un decenio [MSc thesis]. [Mexico]: Universidad Nacional Autónoma de México. 189 p. <https://repositorio.unam.mx/contenidos/94839>
- López-Pérez A, Granja-Fernández R, Ramírez-Chávez E, Valencia-Méndez O, Rodríguez-Zaragoza FA, González-Mendoza T, Martínez-Castro A. 2024. Widespread coral bleaching and mass mortality of reef-building corals in Southern Mexican Pacific Reefs due to 2023 El Niño warming. *Oceans.*

- 5(2):196-209.
<https://doi.org/10.3390/oceans5020012>
- Lough JM, van Oppen MJH. 2018. Introduction: coral bleaching—patterns, processes, causes and consequences. In: van Oppen MJH, Lough JM (eds.), *Coral Bleaching*. Cham (Switzerland): Springer Nature. p. 111-151.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-75393-5>
- Loya Y, Sakai K, Yamazato K, Nakano Y, Sambali H, Van Woesik R. 2001. Coral bleaching: the winners and the losers. *Cartas Ecol.* 4:122-131.
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00203.x>
- Mapel-Hernández MD, Armstrong-Altrin J, Botello AV. 2021. Bioavailability of Cd and Pb in sediments of the National Park Veracruz Reef System, Gulf of Mexico. *Appl Geochem.* 133:1-10.
<https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2021.105085>
- Matsuda SB, Huffmyer AS, Lenz EA, Davidson JM, Hancock JR, Przybylowski A, Innis T, Gates RD, Barott KL. 2020. Coral bleaching susceptibility is predictive of subsequent mortality within but not between coral species. *Front Ecol Evol.* 8:178.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00178>
- Maynard JA, Marshall PA, Parker B, Mcleod E, Ahmadi G, van Hooedonk R, Planes S, Williams GJ, Raymundo L, Beeden R, et al. 2017. A Guide to Assessing Coral Reef Resilience for Decision Support. Nairobi (Kenya): UN Environment. Full report, No. 978-92-807-3650-2. 44 p.
- Meesters EH, Bak RPM. 1993. Effects of coral bleaching on tissue regeneration potential and colony survival. *Mar Ecol Prog Ser.* 96:189-198.
<https://doi.org/10.3354/meps096189>
- Morgan KM, Perry CT, Johnson JA, Smithers SG. 2017. Nearshore turbid-zone corals exhibit high bleaching tolerance on the Great Barrier Reef following the 2016 ocean warming event. *Front Mar Sci.* 4:224.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00224>
- Muñiz-Castillo AI, Rivera-Sosa A, McField M, Chollett I, Eakin CM, Enríquez S, Giró A, Drysdale I, Rueda M, Soto M, et al. 2024. Underlying drivers of coral reef vulnerability to bleaching in the Mesoamerican Reef. *Commun Biol.* 7:1-11.
<https://doi.org/10.1038/s42003-024-07128-y>
- [NEPA] National Environment and Planning Agency. 2013. An Evaluation of Ecosystem Health: A Report Card for Reefs. Kingston (Jamaica): NEPA. General report. 15 p.
<https://www.nepa.gov.jm/node/855>
- [NOAA] National Oceanic and Atmospheric Administration. 2023. Coral Reef Watch: Daily Global 5km Satellite Coral Bleaching Heat Stress Degree Heating Week: NOAA; [accessed 2023 Sept 10]. https://coralreefwatch.noaa.gov/product/5km/index_5km_baa-max-7d.php
- [NOAA] National Oceanic and Atmospheric Administration. 2024. Coral Reef Watch: Daily Global 5km Satellite Coral Bleaching Heat Stress Degree Heating Week: NOAA; [accessed 2024 Apr 20]. https://coralreefwatch.noaa.gov/product/5km/index_5km_baa-max-7d.php
- Obura DO, Grimsdith G. 2009. Resilience Assessment of Coral Reefs – Assessment Protocol for Coral Reefs, Focusing on Coral Bleaching and Thermal Stress. Gland (Switzerland): IUCN working group on Climate Change and Coral Reefs. 70 p.
- Ortiz-Lozano L. 2012. Identification of priority conservation actions in marine protected areas. Using a causal networks approach. *Ocean Coast Manag.* 55:74-83.
<https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2011.10.013>
- Pérez-España H, Santander-Monsalvo J, Bello-Pineda J, Gómez-Villada RS, Aké-Castillo JA, Lozano-Aburto MA, Román-Vives MA, Marín-Hernández M. 2012. Caracterización ecológica del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. In: Sánchez AJ, Chiappa-Carrara X, Brito-Pérez R (eds.), *Recursos Acuáticos Costeros del Sureste. Mérida (Mexico): Universidad Autónoma de México.* p. 581-601.
- Pérez-España H, Ávila-Gutiérrez S, Melo-Merino SM, Berumen-Solórzano P, Flores-Arévalo RR. 2015a. Patrones interanuales e interarrecifales de las comunidades de peces, corales y equinodermos en el Sistema Arrecifal Veracruzano. In: Granados-Barba A, Ortiz-Lozano L, Salas-Monreal D, González-Gándara C (eds.), *Aportes al Conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: Hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México.* Campeche (Mexico): Universidad Autónoma de Campeche. p. 159-178.
- Pérez-España H, Bello-Pineda J, Ávila-Santiago P, Berumen-Solorzano P, Melo-Merino S, Flores-Arévalo RR, Santander-Monsalvo J, Gómez-Villada RS, Román-Vives MA, Ruiz-Lozano C, et al. 2015b. Monitoreo del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: Segunda Etapa. Ciudad de México (Mexico): Universidad Veracruzana, Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías. Informe final, SNIB-CONABIO proyecto GM004. 97 p.
- Quigley KM, Baker AC, Coffroth MA, Willis BL, van Open MJH. 2018. Bleaching resistance and the role of algal endosymbionts. In: van Oppen MJH, Lough JM (eds.), *Coral Bleach.* Cham (Switzerland): Springer Nature. p. 111-151.
- Randazzo-Eisemann A, Garza-Pérez JR. 2021. Análisis de los cambios en la estructura y la condición del Arrecife de Akumal para el soporte a la toma de decisiones en manejo. Sisal (Mexico): PIESACOM, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación. Technical report. 32 p.
- Rosenberg E, Loya Y. 2004. *Coral Health and Disease.* Heidelberg (Germany): Springer Nature. 488 p.
<https://doi.org/10.1007/978-3-662-06414-6>
- Salih A, Larkum A, Cox G, Kuhl M, Hoegh-Guldberg O. 2000. Fluorescent pigments in corals are photoprotective. *Nature.* 408:850-853.
<https://doi.org/10.1038/35048564>
- Salas-Monreal D, Monreal-Jiménez R, Contreras-Teresa VK, Monreal-Gómez MA, Salas-de-León DA, Riverón-Enzástiga ML. 2022. Hydrographic variation in a tropical coral reef system: The Veracruz Reef System, Gulf of Mexico. *Oceanologia.* 64:473-488.
<https://doi.org/10.1016/j.oceano.2022.03.002>
- Salas-Pérez JJ, Granados-Barba A. 2008. Oceanographic characterization of the Veracruz Reef System. *Atmosfera.* 21(3):281-301. <https://www.revistascca.unam.mx/atm/index.php/atm/article/view/8607>
- Sellares-Blasco RI, Valdez A, Villalpando MF, Guendulain-García SD, Croquer A, King SA, Shamir-Reynoso O, Delance J. 2022. Estado actual de los arrecifes del Barco de la Plata, República Dominicana: expedición abril 2022. Santo Domingo (República Dominicana): Autoridad Nacional de Asuntos Marítimos y Fundación Dominicana de Estudios Marinos. Technical report. 36 p. <https://bvearmb.do/handle/123456789/1104>
- [SIMAR] Sistema de Información y Análisis Marino Costero. 2024. Sistema satelital de alerta temprana de blanqueamiento de corales (SATcoral): CONABIO; [accessed 2024 Jan 13]. <https://simar.conabio.gob.mx/explorer/>
- Torres JL, Morelock J. 2002. Effect of terrigenous sediment influx on coral cover and linear extension rates of three Caribbean massive coral species. *Sacand J Caring Sci.* 38:222-229.
- Tremblay P, Gori A, Maguer JF, Hoogenboom M, Ferrier-Pagès C. 2016. Heterotrophy promotes the re-establishment of photosynthate translocation in a symbiotic coral after heat stress. *Sci Rep.* 6:1-14.
<https://doi.org/10.1038/srep38112>
- Vargas-Ángel B, Peters EC, Kramarsky-Winter E, Gilliam DS, Dodge RE. 2007. Cellular reactions to sedimentation and temperature stress in the Caribbean coral *Montastraea*

- cavernosa*. J Invertebr Pathol. 95(2):140-145.
<https://doi.org/10.1016/j.jip.2007.01.003>
- Warner ME, Soggett DJ. 2016. The photobiology of *Symbiodinium* spp.: linking physiological diversity to the implications of stress. In: Goffredo S, Dubinsky Z (eds.), The Cnidaria, Past, Present and Future: The World of Medusa and Her Sisters. Cham (Switzerland): Springer Nature. p. 489-509.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-31305-4_30
- Woodhead AJ, Hicks CC, Norström AV, Williams GJ, Graham NAJ. 2019. Coral reef ecosystem services in the Anthropocene. *Funct Ecol*. 33(6):1023-1034.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.13331>

Este artículo forma parte de un número especial de *Ciencias Marinas* que comprende artículos seleccionados del "XII Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos y III Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos" de 2024 celebrado en Ensenada, Baja California, México.

Efecto de las condiciones lumínicas ambientales en el crecimiento del coral *Orbicella faveolata* en el Caribe mexicano

Yasmin Lorenzo-Jiménez¹, Gabriela Gutiérrez-Estrada^{2,3}, Juan P Carricart-Ganivet², JJ Adolfo Tortolero-Langarica^{1,2*}

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 06 de junio de 2024

Aceptado 19 de septiembre de 2024

Publicado 30 de octubre de 2024

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.v2024.3497>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: adolfo.tl@bahia.tecnm.mx

¹ Tecnológico Nacional de México/IT Bahía de Banderas, 63734 Bahía de Banderas, Nayarit, México.

² Laboratorio de Esclerocronología de Corales Arrecifales, Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Autónoma de México, 77580 Puerto Morelos, Quintana Roo, México.

³ Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 Coyoacán, Ciudad de México, México.

RESUMEN. Los corales masivos del género *Orbicella* son organismos clave que ayudan a mantener la estructura física de los arrecifes de coral del Caribe. Sin embargo, estos arrecifes están actualmente amenazados por los cambios ambientales, como el aumento de nutrientes y la contaminación, los cuales afectan las características ópticas del agua de mar y, en consecuencia, limitan su desarrollo. Por lo tanto, analizar la respuesta de las especies de coral en relación a su crecimiento ante cambios en los ambientes lumínicos nos puede ayudar a mejorar las estrategias de mitigación y conservación para los arrecifes de coral. El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto del cambio en las condiciones lumínicas ambientales sobre la tasa de crecimiento de *Orbicella faveolata* mediante la comparación de fragmentos trasplantados de 9 m a 3 m de profundidad y fragmentos de control que se trasplantaron bajo la misma condición lumínica (3 m). Los fragmentos en ambos tratamientos mostraron crecimiento similar (16-23%), así como valores comparables de la extensión y del diámetro. La tasa de crecimiento anual para los fragmentos control y los fragmentos del tratamiento de trasplante fue de $1.04 \pm 0.18 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$ y $1.11 \pm 0.23 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$, respectivamente. Los resultados de este estudio revelan que *O. faveolata* puede aclimatarse fisiológicamente a nuevas condiciones lumínicas ambientales tras ser trasplantado desde un ambiente profundo a uno somero en un periodo corto (1-9 meses). Esto sugiere un gran potencial para el uso de *O. faveolata* en estrategias de restauración y programas de manejo que pretenden mantener las poblaciones y la estructura física de los arrecifes de coral en la región del Caribe.

Palabras clave: fragmentos de coral, arrecife de coral, trasplante de corales, corales masivos, crecimiento esqueletal.

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos son de los ecosistemas más complejos y diversos del planeta y se caracterizan por ser sitios de alimentación, reproducción y refugio, ya que albergan aproximadamente el 25% del total de las especies marinas (Sheppard et al. 2009, Veron 2010). Los arrecifes de coral son estructuras bentónicas marinas formadas por la acumulación de carbonato de calcio (CaCO_3) biogénico secretado por organismos calcificadores, como los corales hermatípicos, los moluscos y las algas coralinas (Sheppard et al. 2009). Los corales hermatípicos desempeñan un papel clave como productores primarios en la construcción de estas estructuras físicas; en condiciones óptimas, pueden generar

hasta $10 \text{ kg de CaCO}_3\cdot\text{m}^3\cdot\text{año}^{-1}$ (Chave et al. 1972, Kleypas et al. 1999). Los corales hermatípicos no solo incrementan la tridimensionalidad y complejidad del hábitat, sino que también juegan un papel fundamental en el mantenimiento del balance de diversas funciones biogeoquímicas y servicios ecosistémicos (Perry y Alvarez-Filip 2018).

Los corales hermatípicos tienen la capacidad de formar exoesqueletos a partir de la precipitación de CaCO_3 en forma de cristales de aragonita; este proceso es controlado por factores intrínsecos, como la variación genotípica, la comunidad simbiótica, la morfología y el sexo de los corales, así como factores extrínsecos, como la temperatura, la química del agua de mar y el ambiente lumínico (Foster et al. 1979, Todd 2008, Allemand et al. 2011). La tasa de crecimiento de

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3497>



Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

los corales depende de la calcificación de carbonato, la cual requiere recursos energéticos derivados de la fotosíntesis que son translocados por los simbioses (Colombo-Pallota et al. 2010).

Tanto el simbiote como el hospedero presentan una plasticidad fenotípica destacada que les permite desarrollarse en distintos ambientes lumínicos e hidrodinámicos (Kaniewska et al. 2011). La arquitectura esquelética que construye cada pólipo juega un papel importante en el ambiente lumínico interno; las propiedades ópticas (reflectivas) del esqueleto provocan la dispersión múltiple de la luz, favoreciendo la fotosíntesis de las algas simbioses (Enríquez et al. 2017). Por lo tanto, el papel de la comunidad simbiótica en la traslocación de energía al coral para la producción de CaCO_3 y la construcción de su esqueleto es de gran relevancia (Enríquez et al. 2005, 2017; Colombo-Pallotta et al. 2010; Scheufen et al. 2017).

Desde este punto, las propiedades de absorción y reflexión de los esqueletos de los corales hermatípicos dependen del arreglo estructural que conforma su arquitectura interna, lo cual modula la dispersión de luz e influye en la cantidad de energía disponible para los procesos metabólicos del hospedero (Enríquez et al. 2017). Por lo tanto, dependiendo de las condiciones lumínicas, los corales pueden presentar distintas morfologías a nivel de coralito y a nivel de colonia (Graus y Macintyre 1976, 1982; Klaus et al. 2007). En condiciones de baja disponibilidad de luz (>20 m) las morfologías de los corales son generalmente planares con el fin de captar la mayor cantidad de luz, mientras que en condiciones de mayor disponibilidad de luz (1-5 m), las morfologías de los corales son más complejas (e.g., columnares o hemisféricas) y las colonias emplean la autosombra para evitar el exceso de luz (Kramer et al. 2021).

Orbicella es uno de los géneros de corales hermatípicos más importantes en la región del Caribe y uno de los más amenazados por los cambios ambientales, como la contaminación o el incremento de los nutrientes en el agua de mar debido a la descarga de aguas residuales (Rico-Ensenaro et al. 2023). Las especies del género *Orbicella* obtienen energía a partir de la asimilación heterotrófica (15-35%), la alimentación de zooplancton y la asimilación autotrófica (70-90%) mediante la translocación de los nutrientes provenientes de las algas endosimbióticas (Houlbrèque y Ferrier-Pagès 2009, Yranzo et al. 2020). Los productos fotosintéticos del simbiote son los que mayormente aportan al balance energético necesario para la supervivencia y el crecimiento las colonias de *Orbicella* (Teece et al. 2011). Sin embargo, ante cambios en la calidad del agua de mar (e.g., cambios en las propiedades ópticas o químicas), es importante entender el efecto que tiene el ambiente lumínico en la capacidad fenotípica de los corales para aclimatarse a diferentes gradientes ambientales y en su crecimiento (Merks et al. 2004).

Pese al importante efecto que tiene la luz sobre la morfología y plasticidad fenotípica de los corales, hay poca información sobre los mecanismos de crecimiento asociados a

cambios en las condiciones lumínicas (Todd 2008). En particular, el efecto de los cambios en las condiciones lumínicas sobre el crecimiento de los corales ha sido poco explorado. Desde este punto, se cree que *Orbicella faveolata* tiene un gran potencial para aclimatarse fisiológicamente a nuevos ambientes lumínicos debido a que se distribuye a un amplio gradiente de profundidad (1-50 m). Por lo que, el objetivo del presente estudio fue evaluar la respuesta en el crecimiento de colonias de *O. faveolata* trasplantadas entre hábitats lumínicos diferentes (i.e., de un ambiente profundo a uno somero) y analizar su capacidad de aclimatación, así como su uso potencial en intervenciones de restauración.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en el arrecife Jardines del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos (PNAPM). Esta área natural protegida se estableció en 1998 y se encuentra frente al poblado de Puerto Morelos en el estado de Quintana Roo ($21^{\circ}00'00''$ a $20^{\circ}48'33''$ N, $86^{\circ}53'14.94''$ a $86^{\circ}46'38.94''$ O) (Fig. 1). El arrecife de Puerto Morelos es un arrecife costero tipo franja que forma una laguna interna, con una profundidad de 3-5 m, caracterizada por arena calcárea estabilizada por praderas de pastos marinos (CONANP 2000). El área tiene un arrecife posterior y una cresta arrecifal bien desarrollados, un arrecife frontal relativamente plano con algunas secciones de macizos y varios canales que descienden gradualmente a 20-25 m de profundidad hacia una extensa plataforma de arena (Rodríguez-Martínez et al. 2010). La zona arrecifal está compuesta por 41 especies de corales escleractíneos y 32 corales gorgonáceos. Las especies de corales hermatípicos más abundantes en la región son *O. faveolata*, *Orbicella annularis*, *Acropora palmata*, *Acropora cervicorni*, *Millepora complanata*, *Pseudodiploria strigosa*, *Montastraea cavernosa*, *Dichocoenia stokesii* y *Agaricia tenuifolia* (Ruíz-Rentería et al. 1998, Alvarez-Filip et al. 2019, Caballero-Aragón 2020, Molina-Ramos 2020). Sin embargo, en los últimos 5 años, la cobertura de coral vivo se ha reducido ($>60\%$) debido a efectos de anomalías térmicas, huracanes y enfermedades que ocasionan cambios en la composición y dominancia de especies (Alvarez-Filip et al. 2022).

Obtención de los parámetros de crecimiento

Se obtuvieron 16 fragmentos de *O. faveolata* a partir de 4 colonias adultas donantes de talla similar (hemisféricas de 40 cm de alto) y con apariencia saludable que se encontraban en el mismo gradiente lumínico (9 m) para el tratamiento de trasplante. El mismo procedimiento se llevó a cabo a un gradiente lumínico de 3 m de profundidad para el tratamiento de control. Todos los fragmentos (3 cm^2) fueron extraídos utilizando un taladro eléctrico hidráulico sumergible (Nemo Power Tools,

Hong Kong, China). Los fragmentos obtenidos a 9 m (tratamiento de trasplante) fueron traslocados a la profundidad de los fragmentos del tratamiento de control (3 m); se instalaron todos los fragmentos sobre 2 camas de fibra de vidrio. Se fijó cada fragmento a una placa de acrílico usando plastilina epóxica. Posterior a la instalación, se dejaron aclimatar los fragmentos durante 2 meses para disminuir el efecto de estrés por manipulación (Fig. 2).

Al finalizar el periodo de aclimatación, las siguientes variables se midieron mensualmente durante 9 meses en cada fragmento: extensión lineal (cm), definido como la distancia longitudinal desde la base del acrílico a la altura máxima de un fragmento; diámetro apical (cm), definido como el diámetro máximo de un fragmento desde una perspectiva aérea. Todas las mediciones fueron estimadas a partir de imágenes digitales (25 MP) obtenidas con una cámara GoPro Hero 9 (San Mateo, EE. UU.) (en función lineal) usando un vernier de plástico (precisión 0.05 cm) como escala de referencia. Las imágenes resultantes de cada muestreo mensual fueron procesadas para cada fragmento en los 2 tratamientos utilizando el programa ImageJ (Schneider et al. 2012).

Las variables ambientales que se tomaron en cuenta para este estudio fueron la temperatura del agua de mar ($^{\circ}\text{C}$) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA), con la finalidad de describir su influencia en el crecimiento del coral masivo *O. faveolata*. Se obtuvieron valores diarios (mayo de 2021 a febrero de 2022) para ambas variables a partir de la base de datos del Sistema Académico de Monitoreo Meteorológico y Oceanográfico (SAMMO 2002), los cuales se promediaron para obtener un valor mensual para cada variable.

Análisis estadísticos

Se calcularon los parámetros estadísticos mensuales (i.e., el promedio, la desviación estándar, los rangos y los valores máximos y mínimos) para todas las variables de crecimiento. La tasa anual de crecimiento fue obtenida mediante la extrapolación de los datos de los 9 meses de estudio, tomando el valor medio de cada mes para no sobreestimar el crecimiento. Se obtuvo un valor mensual general, el cual fue agregado a cada uno de los 3 meses faltantes para completar el periodo anual. Posterior a probar la normalidad y homocedasticidad de los datos, se realizó un análisis de varianza

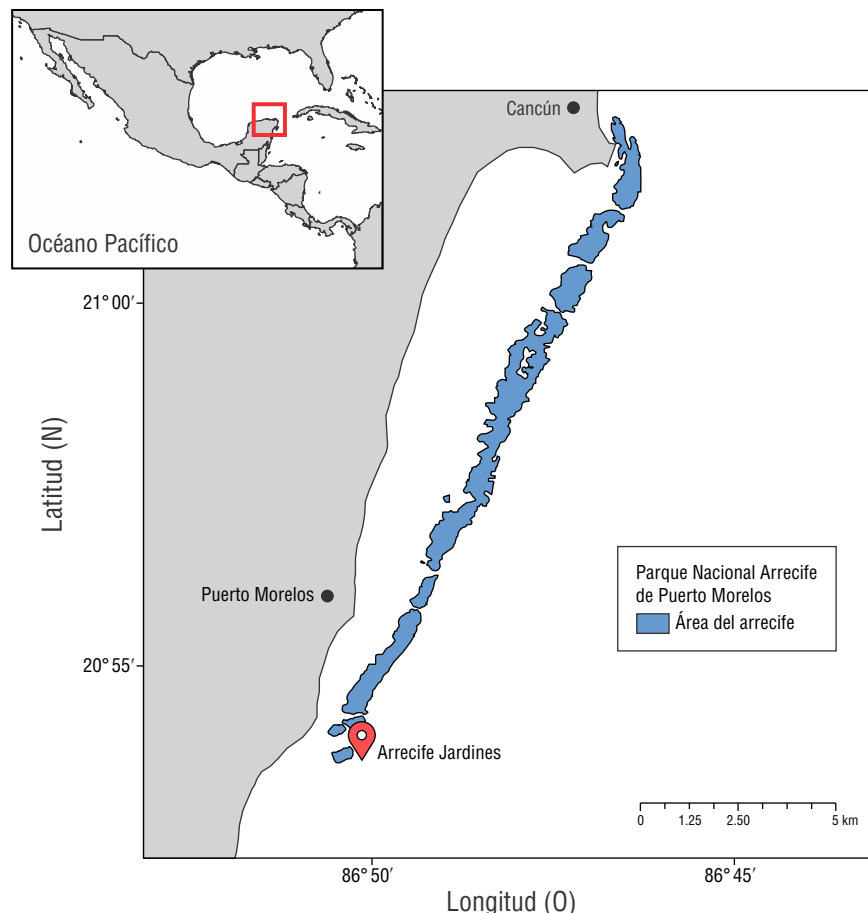


Figura 1. Localización del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos (PNAPM) (cuadro rojo) en México. El marcador rojo denota el sitio de estudio.

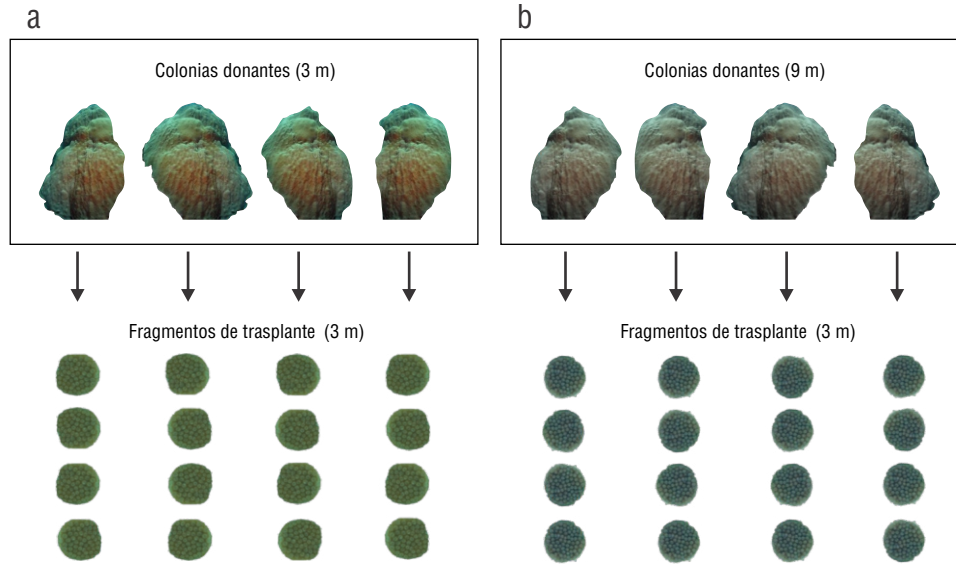


Figura 2. Diseño experimental. Se recolectaron fragmentos de corales donantes a 2 profundidades: (a) 3 m (tratamiento de control) y (b) 9 m (tratamiento de trasplante). Se obtuvieron 4 fragmentos de cada colonia donante, los cuales fueron trasplantados a 3 m de profundidad.

(ANDEVA) de una vía, utilizando modelos lineales generalizados, para evaluar las diferencias en los parámetros de crecimiento a nivel de tratamiento y tiempo (mensual), incluyendo su interacción. Por último, se utilizaron modelos de regresión lineal simple (r^2) para evaluar las relaciones entre las características de crecimiento y los factores ambientales (temperatura y RFA). Se realizaron todos los análisis estadísticos en el programa SigmaPlot v. 11 (Grafiti LLC, Palo Alto, EE. UU.), utilizando un intervalo de confianza del 95% ($\alpha = 0.05$).

RESULTADOS

Extensión lineal

Al final del periodo de experimentación no se observaron señales de blanqueamiento, pérdida o muerte del tejido en ninguno de los fragmentos en los 2 tratamientos. El crecimiento en extensión lineal presentó un incremento acumulado de 0.74 cm para el tratamiento de control después de un periodo de 9 meses, mostrando un crecimiento mensual de 0.09 ± 0.02 cm (rango: 0.04-0.26) (Tabla 1). Por otro lado, el tratamiento de trasplante presentó un crecimiento total acumulado de 0.70 cm, con un promedio mensual de 0.08 ± 0.01 cm (rango: 0.06-0.64). El crecimiento anual de la extensión lineal fue de 1.04 ± 0.18 cm·año⁻¹ y 1.11 ± 0.23 cm·año⁻¹ para el tratamiento de control y el tratamiento de trasplante, respectivamente. Los resultados obtenidos para la extensión lineal indicaron que no existían diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{1,69} = 0.050$, $P > 0.823$), ni en el tiempo (meses; $F_{6,69} = 2.154$, $P > 0.061$), ni en la interacción entre las variables ($F_{6,69} = 0.745$, $P > 0.616$) (Fig. 3). El crecimiento relativo de la extensión lineal aumentó de forma similar (control: 16%; trasplante: 15%) (Tabla 2).

Diámetro apical

El crecimiento total acumulado del diámetro apical para el tratamiento de control después del periodo de estudio fue de 0.96 cm, con un promedio mensual de 0.12 ± 0.02 cm (rango: 0.06-0.17) (Tabla 1). El crecimiento total acumulado del tratamiento de trasplante fue de 1.03 cm, con un promedio mensual de 0.13 ± 0.03 cm (rango: 0.09-0.22). El crecimiento anual del diámetro apical fue de 1.45 ± 0.67 cm·año⁻¹ para el tratamiento de control y de 1.54 ± 0.40 cm·año⁻¹ para el tratamiento de trasplante.

Los resultados del diámetro apical no mostraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{1,69} = 0.0641$, $P > 0.801$), ni en el tiempo (meses; $F_{6,69} = 0.365$, $P > 0.898$), ni en la interacción entre las variables ($F_{6,69} = 0.599$, $P > 0.730$) (Fig. 4). El crecimiento del diámetro apical incrementó en un 23% para el tratamiento de control y en un 24% para el tratamiento de trasplante (Tabla 2).

Variables ambientales

La temperatura de la superficie de mar para el PNAPM durante el periodo de estudio presentó un promedio mensual de 28.62 °C (25.95-30.56 °C) (Tabla 1), con los valores más altos en los meses de agosto y septiembre (~30.32 °C) y los valores más bajos en los meses de enero y febrero (~26.21 °C). Por otro lado, la irradiancia se mantuvo en un promedio de 52,286 $\mu\text{mol}\cdot\text{quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, con los valores más bajos en noviembre (42,145 $\mu\text{mol}\cdot\text{quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$) y valores máximos en agosto (60,112 $\mu\text{mol}\cdot\text{quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$) (Tabla 1). Los valores más altos de temperatura e incidencia lumínica se presentaron en el mes de agosto; sin embargo, los resultados de los modelos de regresión lineal indicaron que no existía una relación

Tabla 1. Las variables de crecimiento ($\text{cm}\cdot\text{mes}^{-1}$) medidos en los fragmentos de *Orbicella faveolata* en el tratamiento de trasplante y el tratamiento de control a 3 m de profundidad y las variables ambientales medidos en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos (PNANP).

Mes	Trasplante		Control		Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	RFA ($\mu\text{mol}\cdot\text{quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$)
	Extensión lineal (cm)	Diámetro apical (cm)	Extensión lineal (cm)	Diámetro apical (cm)		
Junio	0.64 ± 0.67	0.15 ± 0.15	0.04 ± 0.05	0.06 ± 0.11	29.61 ± 1.09	$52,539 \pm 39,084$
Agosto	0.11 ± 0.09	0.18 ± 0.16	0.13 ± 0.10	0.12 ± 0.17	30.56 ± 1.10	$60,112 \pm 40,072$
Septiembre	0.06 ± 0.07	0.09 ± 0.07	0.07 ± 0.05	0.17 ± 0.18	30.09 ± 0.97	$54,275 \pm 38,510$
Octubre	0.10 ± 0.07	0.17 ± 0.08	0.08 ± 0.07	0.14 ± 0.12	29.94 ± 0.88	$54,513 \pm 34,755$
Noviembre	0.13 ± 0.14	0.09 ± 0.04	0.26 ± 0.24	0.14 ± 0.11	27.21 ± 0.87	$42,145 \pm 28,672$
Enero	0.08 ± 0.10	0.10 ± 0.06	0.04 ± 0.01	0.16 ± 0.21	25.95 ± 1.15	$42,612 \pm 30,077$
Febrero	0.13 ± 0.09	0.22 ± 0.19	0.09 ± 0.06	0.15 ± 0.21	26.48 ± 1.10	$52,144 \pm 34,325$

RFA: radiación fotosintéticamente activa.

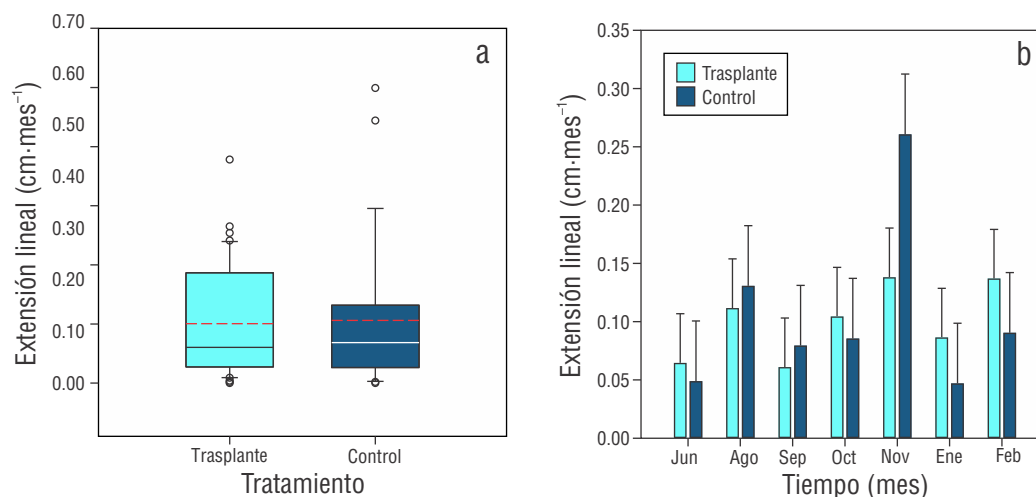


Figura 3. Diagramas de caja del crecimiento mensual promedio de la extensión lineal (\pm DE) de *Orbicella faveolata* a 3 m de profundidad durante 9 meses por (a) tratamiento (la línea negra representa la mediana y la línea roja punteada denota la media) y (b) tiempo (meses).

determinística (r^2) entre las variables ambientales, ni con la extensión lineal ($P > 0.05$), ni con el diámetro apical ($P > 0.05$).

DISCUSIÓN

El crecimiento esquelético en los corales es controlado por diversos factores, como la salinidad, los nutrientes, la exposición al oleaje, la sedimentación, el estado de saturación de aragonita, la temperatura y la luz, siendo estos 2 últimos los de mayor influencia (Nybakken 2001, Sheppard et al. 2009, Veron 2010, Calderón-Aguilera et al. 2017). En el caso de la luz, se ha planteado que la tasa de calcificación promedio, así como la tasa de extensión, disminuye de forma proporcional con la disminución de la irradiancia debido al aumento de profundidad (Dustan 1975, Bosscher 1993). Por el contrario,

en aguas someras, la irradiancia puede alcanzar niveles excesivos de energía, produciendo el fotodaño por estrés oxidativo (i.e., el incremento de especies reactivas de oxígeno) que reduce la capacidad fotosintética del alga simbionte (Todd et al. 2004, Rodríguez-Troncoso et al. 2014).

En estudios previos enfocados en la relación entre la morfología de los corales y la luz, se ha demostrado que las colonias modifican su morfología a formas más planas conforme aumenta la profundidad para aumentar su capacidad de capturar la luz (Graus y Macintyre 1982, Willis 1987, Gutiérrez-Estrada 2017, Prada et al. 2022). Ow y Todd (2010) sugirieron que estos cambios morfológicos proporcionan una solución a largo plazo que requiere una menor inversión de energía en comparación con la energía necesaria para realizar un ajuste fisiológico.

El efecto de la intensidad interlumínica en las características de crecimiento esquelético y la morfología de los corales hermatípicos ha sido estudiado anteriormente (Graus y Macintyre 1982, Hubbard y Scature 1985, Carricart-Ganivet et al. 2007, Todd 2008, Gutiérrez-Estrada 2017, Mallon et al. 2022). Sin embargo, el efecto del trasplante de corales entre profundidades con condiciones lumínicas ambientales diferentes ha sido poco explorado. Este trabajo muestra una rápida respuesta en el crecimiento esquelético del coral *O. faveolata* y su plasticidad fisiológica a corto plazo (1-9 meses), lo que podría ser un mecanismo para compensar los efectos del trasplante entre sitios con diferentes gradientes lumínicos. Por lo tanto, el coral *O. faveolata* muestra una plasticidad fisiológica a corto plazo que posiblemente conlleva una modificación

morfotípica a largo plazo (>1 año), lo cual le permite aclimatarse a nuevos ambientes lumínicos.

En el mar Caribe se ha reportado que los corales del género *Orbicella* son fisiológicamente capaces de vivir en hábitats someros o profundos por lo menos 6 meses después de ser trasplantados (trasplante de hábitat somero a hábitat profundo y de hábitat profundo a hábitat somero) (Prada et al. 2022). Este hallazgo coincide con los resultados obtenidos para este estudio; *O. faveolata* mostró plasticidad fisiológica (en términos de crecimiento) ante cambios lumínicos y cambios de profundidad. Esto podría explicar cómo los corales del género *Orbicella* se han adaptado a diferentes ambientes lumínicos mediante un balance energético vía autótrofia y heterotrofia en relación a la disponibilidad de la luz (Prada et al. 2022).

Tabla 2. Incremento en el porcentaje (%) de crecimiento mensual para las variables de extensión lineal y diámetro apical de los fragmentos de *Orbicella faveolata* en el tratamiento de control y el tratamiento de trasplante a 3 m de profundidad.

Mes	Trasplante		Control	
	Extensión lineal (cm)	Diámetro apical (cm)	Extensión lineal (cm)	Diámetro apical (cm)
Junio	1.37 ± 1.34	3.92 ± 3.92	1.38 ± 1.88	1.67 ± 2.84
Agosto	2.44 ± 2.44	4.78 ± 4.70	3.50 ± 3.70	3.05 ± 4.36
Septiembre	1.16 ± 1.32	2.03 ± 1.82	1.78 ± 1.56	4.11 ± 4.33
Octubre	2.34 ± 2.05	3.86 ± 1.90	2.08 ± 2.23	3.55 ± 3.62
Noviembre	2.54 ± 2.69	1.96 ± 0.99	4.70 ± 4.36	3.27 ± 2.72
Enero	2.08 ± 3.14	2.31 ± 1.60	0.88 ± 0.21	3.70 ± 5.07
Febrero	3.07 ± 2.70	4.83 ± 4.38	1.81 ± 1.31	3.15 ± 4.23

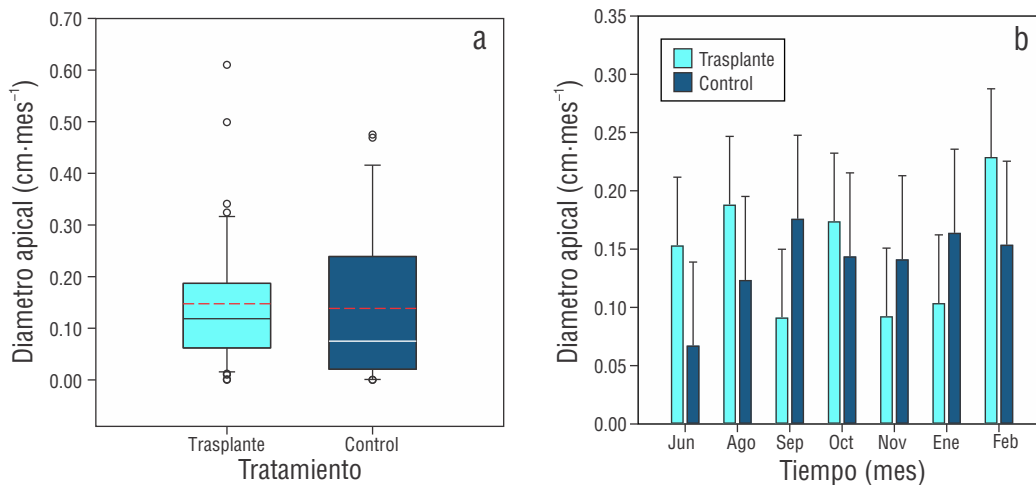


Figura 4. Diagramas de caja del crecimiento mensual del diámetro apical (\pm DE) de *Orbicella faveolata* a 3 m de profundidad durante 9 meses por (a) tratamiento (la línea negra representa la mediana y la línea roja punteada denota la media) y (b) tiempo (meses).

Nuestros resultados demostraron que las colonias del tratamiento de trasplante alcanzaron rápidamente la tasa de crecimiento de las colonias del tratamiento de control, mostrando un crecimiento mensual similar durante el periodo de 9 meses del estudio. A 3 m de profundidad, la extensión lineal anual para el tratamiento de control y el tratamiento de trasplante fue de $1.04 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$ y $1.11 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$, respectivamente. Estos resultados contrastan con la tasa de extensión ($0.80 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$) reportado para *O. faveolata* a 9 m de profundidad en el Caribe mexicano (Gutiérrez-Estrada 2017). En Florida (EE. UU.) se ha reportado un patrón similar, donde la extensión lineal de las colonias de la zona somera fue mayor a la de las colonias de la zona profunda (>6 m) durante el mismo periodo de tiempo (Manzello et al. 2015). Gutiérrez-Estrada (2017) sugirieron que esto podría deberse a que la extensión esquelética depende del número de diseppimentos exotocales depositados al año, mientras que la densidad depende de su grosor, los cuales están influenciados directamente por la luz azul (lunar) y las condiciones lumínicas detectadas por los corales a profundidades relativamente someras.

En ambientes lumínicos que favorecen el crecimiento óptimo se ha observado que las colonias masivas de *Porites* exhiben un mayor crecimiento en la extensión lineal en contraste con las colonias ubicadas en ambientes con alta turbidez (Lough et al. 1999). Además, se ha reportado que las colonias trasplantadas a ambientes más someros muestran un incremento en su extensión lateral (diámetro), lo cual coincide con los resultados del presente estudio (Tabla 1). Esto podría explicarse por el tamaño de los fragmentos de coral ($3\text{-}3.5 \text{ cm}^2$); al fragmentarse una colonia sexualmente madura, los recursos del coral se destinan al crecimiento y la calcificación en lugar de a la gametogénesis (Forsman et al. 2015). En este contexto, el sitio de trasplante y el genotipo de origen pueden influir en las tasas de calcificación, resultando en un efecto de la interacción entre el control ambiental y parental en las características esqueléticas de los corales masivos (Smith et al. 2007). Esto podría sugerir que la morfología de las colonias varía según el hábitat, resultando en una alta plasticidad fenotípica en las características esqueléticas de los corales (Smith et al. 2007).

Reportes previos con metodologías similares a este estudio han encontrado que las especies de corales, como *Turbinaria mesenterina*, encontradas a profundidades de 1 m (somero) y 4 m (profundo) lograron adaptarse a las condiciones ambientales de ambas profundidades después de ser trasplantadas; no obstante, su crecimiento fue más lento en la zona profunda (Willis 1987). En otras especies de corales masivos se han observado patrones similares en corales trasplantados a diferentes ambientes. Por ejemplo, Ow y Todd (2010) encontraron un crecimiento mayor en colonias de *Goniastrea pectinata* trasplantadas a una profundidad de 7 m en contraste con el crecimiento de las colonias trasplantadas a una profundidad de 3 m después de un periodo corto (163 días). Esto pudiera explicar la alta plasticidad fenotípica y la respuesta fotoadaptativa a la irradiación lumínica de algunos géneros de

corales masivos, como *Porites* y *Orbicella*, que les permiten distribirse a un amplio gradiente lumínico (Smith et al. 2007, Todd 2008).

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos indican que no hubo diferencias significativas en la extensión lineal o el diámetro apical entre los tratamientos ni en el tiempo (meses). Por lo tanto, el coral *O. faveolata* tiene el potencial de aclimatarse a nuevas condiciones lumínicas ambientales tras ser trasplantado de un ambiente profundo a un ambiente somero en un periodo corto de tiempo. Además, sugerimos que las colonias del tratamiento de trasplante pueden alcanzar tasas de crecimiento similares a las de las colonias del tratamiento de control relativamente rápido (1-9 meses), demostrando una plasticidad fenotípica ante cambios en su ambiente lumínico. Haciendo énfasis en el crecimiento radial de las colonias, observamos un mayor incremento en el diámetro en comparación con la extensión lineal en ambos tratamientos; por lo tanto, podemos concluir que las colonias de ambos tratamientos emplearon los recursos disponibles en reparar el daño en la periferia ocasionado por el corte en el tejido vivo.

A pesar de la capacidad de *O. faveolata* para aclimatarse a diferentes condiciones ambientales lumínicas, como se destaca en este estudio, el periodo de estudio fue relativamente corto para lograr determinar si la respuesta a corto plazo será beneficiosa a largo plazo o si podría comprometer la supervivencia y salud de la colonia en el futuro. Debido a esto, sugerimos llevar a cabo estudios similares que consideren periodos de tiempo de largo plazo (>9 meses). La información de este estudio revela que las colonias de *O. faveolata* trasplantadas de un ambiente profundo a uno somero tienen el potencial para aclimatarse fisiológicamente a las nuevas condiciones lumínicas en un periodo corto de tiempo.

Declaraciones finales

Agradecimientos

Agradecemos a las autoridades mexicanas del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos (SEMARNAT y CONANP) por el permiso de colecta (número de bitácora 23/LW-0103/04/21) y facilidades proporcionadas. También agradecemos a Miguel I. Gómez Reali, Edgar Escalante Mancera y Fernando Negrete Soto por su asistencia durante el trabajo de campo.

Fondos

El presente trabajo fue apoyado por la beca doctoral del Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnologías (CONAHCYT) otorgado a GGE (CVU No. 563743) y el proyecto PAPIIT IN200420 otorgado a JPCG.

Conflictos de intereses

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

Contribuciones de los autores

Conceptualización: GGE, JJATL y JPCG; Curación de datos: JLJ; Análisis formal: JJATL y JLJ; Adquisición de financiamiento: JPCG; Metodología: GGE, JJATL; *Software*: JLJ y JJATL; Supervisión: JJATL y JPCG; Validación: GGE, JJATL y JPCG; Visualización: JLJ y JJATL; Redacción—borrador original: JLJ y JJATL; Redacción—revisión y edición: JLJ, JJATL, GGE y JPCG.

Disponibilidad de datos

Se pueden obtener los datos para este estudio a través del autor correspondiente bajo petición razonable.

Uso de herramientas de IA

Los autores no utilizaron ninguna herramienta de inteligencia artificial para este trabajo.

REFERENCIAS

- Allemand D, Tambutte E, Zoccola D, Tambutte S. 2011. Coral calcification, cells to reefs. In: Dubinsky Z, Stambler N (eds.), *Coral reefs: an ecosystem in transition*. New York (USA): Springer. p. 119-150.
- Alvarez-Filip L, Estrada-Saldívar N, Pérez-Cervantes E, Molina-Hernández A, González-Barrios FJ. 2019. A rapid spread of the stony coral tissue loss disease outbreak in the Mexican Caribbean. *PeerJ Preprints*. 7:e27893v1. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.27893v1>
- Alvarez-Filip L, González-Barrios FJ, Pérez-Cervantes E, Molina-Hernández AM, Estrada-Saldívar N. 2022. Stony coral tissue loss disease decimated Caribbean coral populations and reshaped reef functionality. *Commun Biol*. 5:440. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03398-6>
- Bosscher H. 1993. Computerized tomography and skeletal density of coral skeletons. *Coral Reefs*. 12:97-103. <https://doi.org/10.1007/BF00302109>
- Caballero-Aragón H, Perera-Valderrama S, Cerdeira-Estrada S, Martell-Dubois R, Rosique-de la Cruz L, Álvarez-Filip L, Pérez-Cervantes E, Estrada-Saldívar N, Ressler R. 2020. Puerto Morelos coral reefs, their current state and classification by a scoring system. *Diversity*. 12(7):272. <https://doi.org/10.3390/d12070272>
- Calderón-Aguilera LE, Reyes-Bonilla H, Norzagaray-López CO, López-Pérez RA. 2017. Los arrecifes coralinos de México: Servicios ambientales y secuestro de carbono. *Elem Polit Públ*. 1:53-62.
- Carricart-Ganivet JP, Lough JM, Barnes DJ. 2007. Growth and luminescence characteristics in skeletons of massive *Porites* from a depth gradient in the central Great Barrier Reef. *J Exp Mar Biol Ecol*. 351(1-2):27-36. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.05.038>
- Chave KE, Smith SV, Roy KJ. 1972. Carbonate production by coral reefs. *Mar Geol*. 12(2):123-140. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(72\)90024-2](https://doi.org/10.1016/0025-3227(72)90024-2)
- Colombo-Pallotta MF, Rodríguez-Román A, Iglesias-Prieto R. 2010. Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glycerol. *Coral Reefs*. 29:899-907. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0638-x>
- [CONANP] Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2000. Programa de Manejo del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos. Puerto Morelos (Mexico): CONANP. Management program. 225 p.
- Dustan P. 1975. Growth and form in the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Mar Biol*. 33:101-107. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00390714>
- Enríquez S, Méndez ER, Iglesias-Prieto R. 2005. Multiple scattering on coral skeletons enhances light absorption by symbiotic algae. *Limnol Oceanogr*. 50(4):1025-1032. <https://doi.org/10.4319/lo.2005.50.4.1025>
- Enríquez S, Méndez ER, Hoegh-Guldberg O, Iglesias-Prieto R. 2017. Key functional role of the optical properties of coral skeletons in coral ecology and evolution. *Proc R Soc B*. 284:1-9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1667>
- Fitt WK, McFarland FK, Warner ME, Chilcoat GC. 2000. Seasonal patterns of tissue biomass and densities of symbiotic dinoflagellates in reef corals and relation to coral bleaching. *Limnol Oceanogr*. 45(3):677-685. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0677>
- Foster AB. 1979. Phenotypic plasticity in the reef corals *Montastraea annularis* (Ellis & Solander) and *Siderastrea siderea* (Ellis & Solander). *J Exp Mar Biol Ecol*. 39(1):25-54. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(79\)90003-0](https://doi.org/10.1016/0022-0981(79)90003-0)
- Forsman ZH, Page CA, Toonen RJ, Vaughan D. 2015. Growing coral larger and faster: micro-colony-fusion as a strategy for accelerating coral cover. *PeerJ*. 16:e1313. <https://doi.org/10.7717/peerj.1313>
- Graus RR, Macintyre IG. 1976. Light control of growth form in colonial reef corals: a computer simulation. *Science*. 193(4256):895-897. <https://doi.org/10.1126/science.193.4256.895>
- Graus RR, Macintyre IG. 1982. Variation in forms of the Reef Coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander): A quantitative evaluation of growth response to light distribution using computer simulation. In: Klaus R, Macintyre IG (eds.), *The Atlantic Barrier Ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize I. Structure and Communities*. Washington (USA): Smithsonian Institution Press. p. 441-464.
- Gutiérrez-Estrada G. 2017. Relación entre las características de crecimiento y los diseños en *Orbicella faveolata* creciendo en un gradiente lumínico [dissertation]. [Mexico]: Universidad Nacional Autónoma de México. 39 p.
- Houlbrèque F, Ferrier-Pagès C. 2009. Heterotrophy in tropical scleractinian corals. *Biol Rev*. 84(1):1-17
- Kaniewska P, Magnusson SH, Anthony KRN, Reef R, Kühl M, Hoegh-Guldberg O. 2011. Importance of macro-versus microstructure in modulating light levels inside coral colonies. *J Phycol*. 47(4):846-860. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.01021.x>
- Kramer N, Guan J, Chen S, Wangpraseurt D, Loya Y. 2021. Characterization of morpho-functional traits in mesophotic corals reveals optimized light capture and photosynthesis. *bioRxiv*. 2021(09). <https://doi.org/10.1101/2021.09.29.462347>
- Hubbard DK, Scaturro D. 1985. Growth rates of seven species of scleractinian corals from Cane Bay and Salt River, St. Croix, USVI. *Bull Mar Sci*. 36:325-338.
- Klaus J, Budd AF, Heikoop JM, Fouke BW. 2007. Environmental controls on corallite morphology in the reef coral *Montastraea annularis*. *Bull Mar Sci*. 80:233-260.

- Kleypas JA, Buddemeier RW, Archer D, Gattuso JP, Langdon C, Opdyke BN. 1999. Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science*. 284(5411):118-120. <https://doi.org/10.1126/science.284.5411.118>
- Lough JM, Barnes DJ, Devereux MJ, Tobin BJ, Tobin S. 1999. Variability in growth characteristics of massive *Porites* on the Great Barrier Reef. *CRC Reef Res Cen Tech Rep*. 28:95.
- Manzello DP, Enochs IC, Kolodziej G, Carlton R. 2015. Recent decade of growth and calcification of *Orbicella faveolata* in the Florida Keys: an inshore-offshore comparison. *Mar Ecol Prog Ser*. 521:81-89. <https://doi.org/10.3354/meps11085>
- Mallon J, Cyronak T, Hall ER, Banaszak AT, Exton DA, Bass AM. 2022. Light-driven dynamics between calcification and production in functionally diverse coral reef calcifiers. *Limnol Oceanogr*. 67(2):434-449. <https://doi.org/10.1002/lno.12002>
- Merks MH, Hoekstra AG, Kaandorp JA, Sloot PMA. 2004. Polyp oriented modelling of coral growth. *J Theor Biol*. 228(4):559-576. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2004.02.020>
- Molina-Ramos SI. 2020. Estado de conservación y cambios en el arrecife del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos ante las amenazas antropogénicas [dissertation]. [Mexico]: Universidad Iberoamericana Puebla. 55 p.
- Nybakken JW. 2001. *Marine Biology: an ecological approach*. 5th ed. San Francisco (USA): Benjamin Cummings. 516 p.
- Ow YX, Todd PA. 2010. Light-induced morphological plasticity in the scleractinian coral *Goniastrea pectinata* and its functional significance. *Coral Reefs*. 29:797-808. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0631-4>
- Page CA. 2013. Reskinning a reef: Mote marine lab scientists explore a new approach to reef restoration. *Reef Mar Aqua Mag*. 72-8. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4281.0967>
- Perry CT, Alvarez-Filip L. 2018. Changing geo-ecological functions of coral reefs in the Anthropocene. *Funct Ecol*. 33(6):976-988. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13247>
- Prada C, López-Londoño T, Pollock FJ, Roitman S, Ritchie KB, Levitan DR, Knowlton N, Woodley C, Iglesias-Prieto R, Medina M. 2022. Linking photoacclimation responses and microbiome shifts between depth-segregated sibling species of reef corals. *R Soc Open Sci*. 9:14. <https://doi.org/10.1098/rsos.211591>
- Rico-Esenaro SD, Tortolero-Langarica JJA, Iglesias-Prieto R, Carricart-Ganivet JP. 2023. The $\delta^{15}N$ in *Orbicella faveolata* organic matter reveals anthropogenic impact by sewage inputs in a Mexican Caribbean coral reef lagoon. *Environ Sci Pollut Res*. 30:118872-118880. <https://doi.org/10.1007/s11356-023-30476-x>
- Rodríguez-Martínez RE, Ruíz-Rentería F, Tussenbroek B, Barba-Santos G, Escalante-Mancera E, Jordán-Garza G, Jordán-Dahlgren E. 2010. Environmental state and tendencies of the Puerto Morelos CARICOMP site, México. *Rev Biol Trop*. 58(supp 3):23-43.
- Rodríguez-Troncoso AP, Tortolero-Langarica JJA. 2014. Corales: organismos base constructores de los ecosistemas arrecifales. In: Cifuentes-Lemus JL, Cupul-Magaña FG (eds.), *Temas sobre Investigaciones Costeras*. Guadalajara (Mexico): Universidad de Guadalajara. p. 33-55.
- Ruiz-Rentería F, Tussenbroek B, Jordán-Dahlgren E. 1998. Puerto Morelos, Quintana Roo, México. In: Björn Kjerfve (ed.), *Caribbean Coral Reef, Seagrass and Mangrove Sites*. Puerto Morelos (Mexico): UNESCO. p. 57-66.
- [SAMMO] Sistema Académico de Monitoreo Meteorológico y Oceanográfico. 2002. Datos Actuales Estación Puerto Morelos, Quintana Roo, México. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México; [15 marzo 2022]. <https://sammo.icmyl.unam.mx>.
- Scheufen T, Iglesias-Prieto R, Enriquez S. 2017. Changes in the number of symbionts and *Symbiodinium* cell pigmentation modulate differentially coral light absorption and photosynthetic performance. *Front Mar Sci*. 4:1-16. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00309>
- Schneider C, Rasband W, Eliceiri K. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat Methods*. 9:671-675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Sheppard CRC, Davy SK, Pilling GM. 2009. *The Biology of Coral Reefs*. New York (USA): OXFORD University Press. 339 p.
- Smith LW, Barshis D, Birkeland C. 2007. Phenotypic plasticity for skeletal growth, density and calcification of *Porites lobata* in response to habitat type. *Coral Reefs*. 26:559-667. <https://doi.org/10.1007/s00338-007-0216-z>
- Teece MA, Estes B, Gelsleichter E, Lirman D. 2011. Heterotrophic y autotrophic assimilation of fatty acids by two scleractinian corals, *Montastraea faveolata* and *Porites astreoides*. *Limnol Oceanogr*. 56(4):1285-1296. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.4.1285>
- Todd PA, Ladle RJ, Lewin-Koh NIJ, Chou LM. 2004. Genotype x environment interactions in transplanted clones of the massive corals *Favia speciosa* and *Diploastrea heliophora*. *Mar Ecol Prog Ser*. 271:167-182.
- Todd PA. 2008. Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biolo Rev*. 83(3):315-337. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00045.x>
- Veron JEN. 2010. *A Reef in Time*. Australia: Harvard University Press. 304 p.
- Willis BL. 1987. Phenotypic plasticity versus phenotypic stability in the reef corals *Turbinaria mesenterina* and *Pavona cactus*. In: *Morphological Variation in the reef corals Turbinaria esenterina and Pavona cactus: synthesis of transplant, histocompatibility, electrophoresis, growth, and reproduction studies* [dissertation]. [Australia]: University of North Queensland. 53-87 p.
- Yranzo A, Villamizar E, Herrera-Reveles AT, Pérez J, Boadas H, Pereira C, Rodríguez JG, Narciso S, Bustillos F, Cavada-Blanco F. 2020. Coral pilar estrella y coral estrella montañoso *Orbicella annularis* y *Orbicella faveolata* Venezuela. Venezuela: Instituto de Zoología y Ecología Tropical, EDGE of Existence, Zoological Society of London. Technical report. 38 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.35996.31361/1>

Este artículo forma parte de un número especial de *Ciencias Marinas* que comprende artículos seleccionados del "XII Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos y III Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos" de 2024 celebrado en Ensenada, Baja California, México.

Actualización del conocimiento de los sistemas coralinos poco conocidos del sur del Pacífico mexicano

[Andrés López-Pérez](#)^{1*}, [Rebeca Granja-Fernández](#)^{2,3}, [Omar Valencia-Méndez](#)⁴, [Tania González-Mendoza](#)⁴, [Eduardo Ramírez-Chávez](#)⁵, [Abigail Pañola-Madrigal](#)⁴, [Daniel López-López](#)⁴, [Luis E. Calderón-Aguilera](#)⁴, [Fabián A. Rodríguez-Zaragoza](#)³

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 17 de junio de 2024

Aceptado 23 de septiembre de 2024

Publicado 19 de noviembre de 2024

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.v2024.3503>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: alopez@xanum.uam.mx

¹ Laboratorio de Arrecifes y Biodiversidad (ARBIOLAB)/Laboratorio de Ecosistemas Costeros, Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, 09340 Ciudad de México, México.

² Investigadora Posdoctoral (CONAHCYT) asociada al Programa de Maestría en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas (BIMARENA), Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, 45200 Nextipac, Jalisco, México.

³ Laboratorio de Ecología Molecular, Microbiología y Taxonomía, Departamento de Ecología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, 45200 Nextipac, Jalisco, México.

⁴ Laboratorio de Esclerocronología, Ecología y Pesquerías de la Zona Costera, Departamento de Ecología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, 22860 Ensenada, Baja California, México.

⁵ Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica, Instituto de Ecología. Universidad del Mar, 70902 Puerto Ángel, Oaxaca, México.

RESUMEN. Puerto Ángel (PA), Puerto Escondido (PE) y Punta Maldonado (PM) albergan ecosistemas coralinos en el sur del Pacífico mexicano (SPM); sin embargo, estos ecosistemas se encuentran dentro de los menos evaluados y prospectados. Este trabajo proporciona un inventario de especies de coral y contribuye a la caracterización de estos sistemas para el SPM. Entre 2009 y 2023 se prospectaron 15 sitios (PA = 9; PE = 4; PM = 2) mediante buceo errante y transectos de punto intercepto realizados por buzas y buzos con equipo de buceo autónomo, así como vehículos submarinos operados remotamente. Se registraron un total de 10 especies de corales (PA = 10; PE = 5; PM = 2) de los géneros *Pocillopora* (aguas someras; <30 m de profundidad), *Pavona* y *Porites* (<37 m de profundidad). Por primera vez en PM, se registraron corales distribuidos en aguas profundas (<37 m de profundidad) y alejadas de la línea de costa, lo cual es poco común en los sistemas de coral del SPM. Esto puede deberse al límite más amplio de la zona mesofótica y a la anómala y extensa plataforma continental de PM formada por procesos geológicos. Puerto Ángel presentó una mayor cobertura coralina (30.2% ± 21.9) en comparación con la de PE (6.6% ± 8.7), donde predominaba el sustrato rocoso. Estos porcentajes son menores que los reportados para otras regiones del SPM y son consecuencia de las características geomorfológicas de las áreas, pero principalmente se deben a las perturbaciones antropogénicas que han experimentado a lo largo del tiempo, como el cambio en el uso de suelo y la extracción de colonias de coral para los mercados de artesanías.

Palabras clave: características del sustrato, cobertura, coral, Puerto Ángel, Puerto Escondido, Punta Maldonado, Pacífico mexicano, registros, zona mesofótica.

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.v2024.3503>



Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](#), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de coral del sur del Pacífico mexicano (SPM) juegan un papel relevante en la dispersión de organismos y en el mantenimiento de la conectividad entre los sistemas ubicados en la porción central y sur del Pacífico oriental (Lequeux et al. 2018). Los sistemas más importantes, por su extensión y grado de desarrollo, se encuentran en las zonas de Ixtapa-Zihuatanejo, en el estado de Guerrero, y Huatulco, en el estado de Oaxaca (Glynn y Leyte-Morales 1997, López-Pérez et al. 2012). Dichos sistemas han sido los más estudiados y caracterizados; sin embargo, a pesar de su gran importancia para la biodiversidad regional, el estudio de otros sistemas aledaños ha pasado desapercibido, ya que han sido poco prospectados o nunca antes visitados (Glynn y Leyte-Morales 1997, López-Pérez et al. 2012, Granja-Fernández et al. 2023).

Existen escasos estudios en el SPM para las áreas alrededor de Puerto Ángel y Puerto Escondido en Oaxaca, así como el área alrededor de Punta Maldonado en Guerrero. Sin embargo, se han registrado algunas especies de coral para unos cuantos sitios en Puerto Escondido (e.g., Puerto Angelito) y Puerto Ángel (e.g., Panteones, La Guacha y Estacahuite) debido a las prospecciones llevadas a cabo durante el siglo pasado (Palmer 1928, Durham 1947, Durham y Barnard 1952, Geister 1977, Leyte-Morales 1997, Reyes-Bonilla y Leyte-Morales 1998). En contraste, la presencia de corales en Punta Maldonado nunca ha sido documentada. A pesar de esto, la relevancia de estas 3 áreas es tal que se han encontrado y descrito especies nuevas de corales fósiles en las zonas terrestres aledañas (Palmer 1928, Durham 1947, Gío-Argaez et al. 2019).

Los trabajos anteriores han aportado información sobre la composición de especies en solo algunos sitios, pero no han proporcionado datos sobre las características del sustrato de los ecosistemas de coral de estas 3 áreas, con excepción de la investigación de Reyes-Bonilla y Leyte-Morales (1998) en Puerto Ángel. En virtud de lo anterior, el presente trabajo abona al conocimiento de estos sistemas de coral del SPM, pues proporciona registros de especies de coral para un mayor número de sitios de muestreo, documenta registros de corales para Punta Maldonado por primera vez y contribuye a la caracterización de los sitios con sistemas de coral en Puerto Escondido y Puerto Ángel. Esta información resulta de relevancia para estas áreas que han sido escasamente estudiadas. Además, estas áreas están experimentando cambios antropogénicos y ambientales acelerados y constantes asociados al desarrollo costero, y están sujetas a eventos interanuales regionales, como el fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur, y a procesos de gran escala, como el cambio climático.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se incluyeron 3 áreas del SPM con sistemas coralinos en el estudio: Punta Maldonado (Guerrero), Puerto Escondido (Oaxaca) y Puerto Ángel (Oaxaca) (Fig. 1). Debido a

las condiciones ambientales, la región se describe comúnmente como una “alberca de agua cálida” del Pacífico Oriental Tropical (POT), caracterizada por aguas superficiales cálidas y de salinidad baja que se encuentran sobre una termoclina fuerte y poco profunda (Fiedler y Lavin 2017). La región se extiende a través del límite tectónico de un margen convergente activo caracterizado por la subducción de las placas de Cocos y Rivera bajo la placa de Norteamérica (Ramírez-Herrera y Urrutia-Fucugauchi 1999). Como consecuencia de la actividad tectónica, la plataforma continental es muy estrecha; sin embargo, Punta Maldonado presenta un ensanchamiento anómalo de la plataforma conocido como Tartar Shoal, delimitado por el cañón submarino Quetzala (Carranza-Edwards et al. 2005).

La prospección y caracterización de los ecosistemas de coral se realizó de manera intermitente entre los años 2009 y 2023 mediante diversos métodos: (1) transectos de punto intercepto de 20 m (datos obtenidos cada 20 cm) para registrar el tipo de sustrato (i.e., coral vivo, coral muerto, roca, arena o algas) utilizando equipo de buceo autónomo, (2) prospección visual mediante buceo errante utilizando equipo de buceo autónomo y (3) navegación errante de vehículos submarinos operados remotamente (ROV, por sus siglas en inglés) (BlueROV2, Blue Robotics, St. Torrence, EE. UU.; BLUEROV, Hamburgo, Alemania; Fifish V6, QYSEA, Shén-zhen, China). En cada caso, la técnica y el número de unidades de muestreo dependieron de las dimensiones y la profundidad del sitio y las condiciones climáticas presentes al momento de la prospección, por lo que los períodos de muestreo variaron entre sitios. Las técnicas de muestreo empleadas en cada sitio se encuentran referidas en la Tabla 1.

Los tipos de sustrato en los sitios de muestreo fueron explorados gráficamente con un análisis de coordenadas principales (ACoP) con base en una matriz de similitud de Bray-Curtis construida con los datos de la composición y cobertura del tipo de sustrato; los datos se transformaron mediante la raíz cuadrada para disminuir la sobrerrepresentación (dominancia) de cualquier tipo de sustrato. El ordenamiento incluyó los vectores de cada tipo de sustrato, donde la longitud y dirección del vector indican la importancia relativa de cada variable en la ordenación. Solo se incluyeron las variables con una correlación de Pearson >0.7 en el ordenamiento (Anderson et al. 2008). La variación espacial del tipo de sustrato se evaluó mediante un modelo multiescalar de un análisis de varianza multidimensional permutacional (PERMANDEVA) de 2 vías anidadas (factor de efecto fijo: área; factor de efecto aleatorio: sitios anidados en áreas; modelo tipo III):

$$Y = \mu + \text{área}_i + \text{sitio}_j(\text{área}_i) + \varepsilon_{ij} \quad (1)$$

donde Y es la variable de respuesta, μ es la media y ε_{ij} es el error acumulado. El PERMANDEVA se realizó con los datos de la composición y cobertura del tipo de sustrato; los datos se transformaron con la raíz cuadrada para reducir la importancia relativa de los datos extremos y, posteriormente,

obtener una matriz de Bray-Curtis. La significancia estadística del PERMANDEVA se determinó con 10,000 permutaciones de residuales bajo un modelo reducido y la suma de cuadrados tipo III (Anderson et al. 2008). El ACoP y PERMANDEVA fueron realizados mediante PRIMER 6 y PERMANOVA+ (Anderson et al. 2008).

RESULTADOS

Un total de 15 sitios pertenecientes a las 3 áreas (Punta Maldonado [2 sitios], Puerto Escondido [4 sitios] y Puerto Ángel [9 sitios]) (Tabla 1) fueron prospectados. Dentro de estas áreas se registró la presencia de un total de 10 especies de corales pétreos correspondientes a los géneros *Pavona*, *Pocillopora* y *Porites*. Las especies *Porites panamensis* (14 sitios), *Pavona gigantea* (11 sitios) y *Pocillopora capitata*

(10 sitios) se observaron en el mayor número de sitios; por el contrario, *Pavona clavus* y *Pocillopora effusa* fueron registradas en un solo sitio (Tabla 1).

Durante las prospecciones en el área de Punta Maldonado se registró la ocurrencia de colonias de 2 especies de corales pétreos: *P. panamensis* y *P. gigantea*. En el área de Puerto Escondido se registraron 5 especies; los sitios de El Faro y Zapatito presentaron la menor riqueza (2 especies), mientras que Puerto Angelito presentó la mayor riqueza (4 especies). El área de Puerto Ángel presentó la mayor riqueza de corales pétreos (10 especies) de las 3 áreas de estudio. En esta área, el sitio de La Tijera presentó la mayor riqueza (10 especies), mientras que el sitio de Puerto Angelito, en el área de PE, presentó la menor riqueza (4 especies).

Los ecosistemas de coral más someros se encontraron en el área de Puerto Ángel (4-12 m), seguido por Puerto Escondido

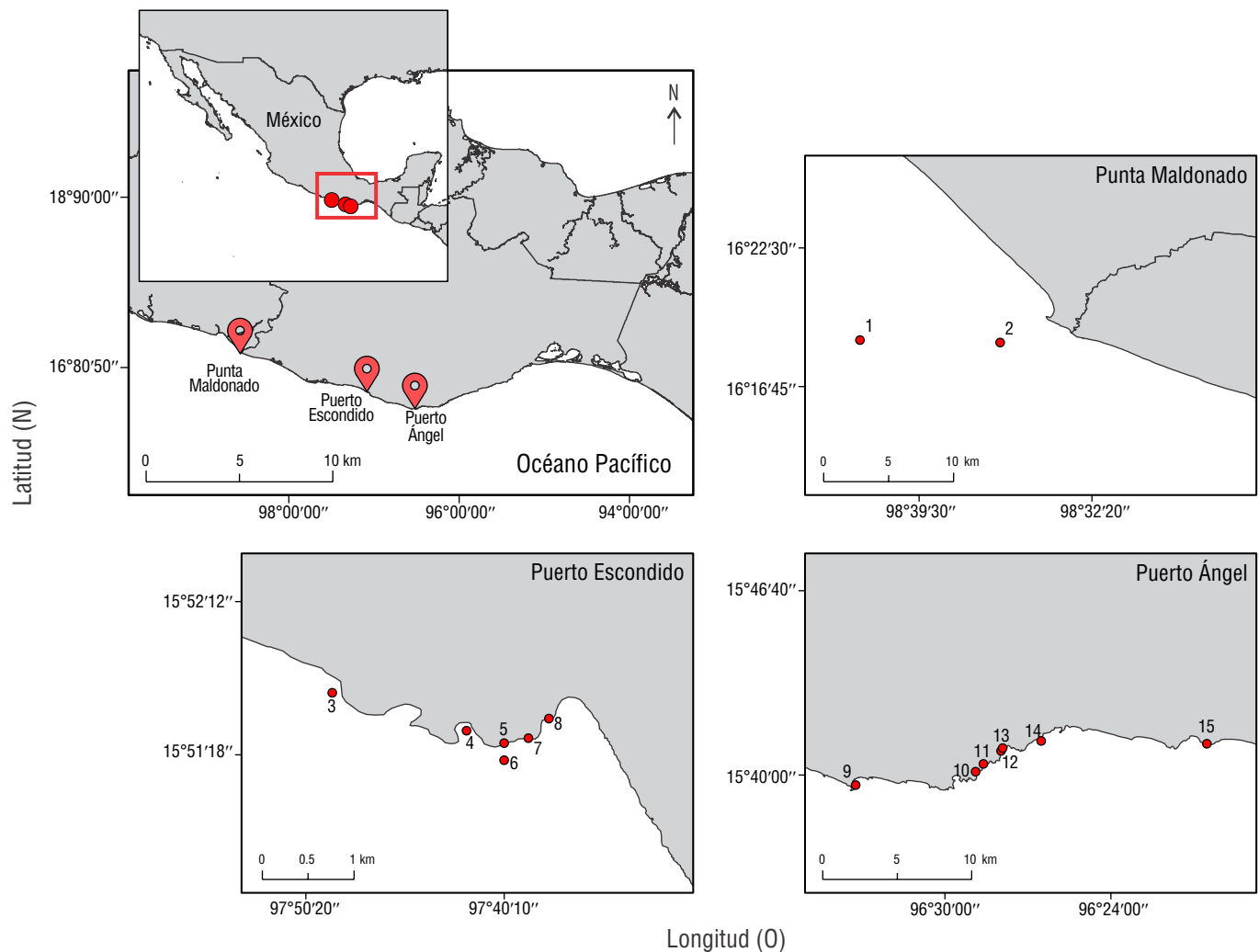


Figura 1. Mapa de los sitios de muestreo en la región del sur del Pacífico mexicano (SPM). Los marcadores rojos denotan las áreas de estudio de Punta Maldonado, Puerto Escondido y Puerto Ángel. Los puntos rojos denotan los sitios de muestreo con sistemas coralinos: 1 (Las 24), 2 (Altura Baja), 3 (Bachoco), 4 (Carrizalillo), 5 (Puerto Angelito), 6 (El Faro), 7 (Zapatito), 8 (Puerto Escondido), 9 (Mazunte), 10 (Playa del Muerto), 11 (Estacahuite), 12 (La Mina), 13 (Boquilla), 14 (Tijera) y 15 (Salchi).

Tabla 1. Composición de los corales pétreos por sitio y área en los sistemas coralinos del sur del Pacífico mexicano (SPM). Los valores en la tabla indican presencia.

	1 ^c	2 ^{b,c}	3 ^{a,*}	4 ^{a,b}	5 ^{a,b}	6 ^{a,b}	7 ^{a,b}	8 ^{a,b,*}	9 ^{a,b}	10 ^{a,b}	11 ^{a,b}	12 ^{a,b}	13 ^{a,b}	14 ^{a,b}	15 ^{a,b}
<i>Pavona clavus</i>															1
<i>Pavona gigantea</i>	1			1	1	1	1			1	1	1	1	1	
<i>Pocillopora capitata</i>					1				1	1	1	1	1	1	1
<i>Pocillopora damicornis</i>				1					1	1	1	1	1	1	1
<i>Pocillopora effusa</i>									1					1	1
<i>Pocillopora elegans</i>															1
<i>Pocillopora grandis</i>									1		1		1	1	1
<i>Pocillopora meandrina</i>									1		1			1	1
<i>Pocillopora verrucosa</i>					1				1	1	1	1	1	1	1
<i>Porites panamensis</i>	1	1		1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	

Punta Maldonado: 1 (Las 24), 2 (Altura Baja), 3 (Bachoco), 4 (Carrizalillo), 5 (Puerto Angelito), 6 (El Faro), 7 (Zapatito), 8 (Puerto Escondido), 9 (Mazunte), 10 (Playa del Muerto), 11 (Estacahuite), 12 (La Mina), 13 (Boquilla), 14 (Tijera) y 15 (Salchi).

Técnica de muestreo: a = transecto SCUBA; b = buceo errante SCUBA; c = buceo errante ROV.

*No se registraron corales formadores de arrecifes, sino solo coral muerto.

(9.5-20 m) y, finalmente, Punta Maldonado (12-37 m). El rango de profundidad en Punta Maldonado fue una limitante para la evaluación del sustrato en esta área, por lo que solo se evaluaron las áreas de Puerto Escondido y Puerto Ángel. La cobertura de coral vivo (media \pm DE) fue relativamente baja en los sitios del área de Puerto Escondido (6.6% \pm 8.7, $n = 36$) en comparación con la cobertura del mismo en los sitios ubicados en el área de Puerto Ángel (30.2% \pm 21.9, $n = 48$) (Pseudo- $F_{(1,82)} = 37$, $P < 0.001$). Este patrón coincide con lo observado en la cobertura algal (valores bajos en el área de Puerto Escondido y valores altos en el área de Puerto Ángel) (Pseudo- $F_{(1,82)} = 19.9$, $P < 0.001$). Por su parte, la cobertura de roca mostró un comportamiento inverso (Puerto Escondido: 68.4% \pm 18.6; Puerto Ángel: 27.9% \pm 35.8; Pseudo- $F_{(1,82)} = 37.9$, $P < 0.001$) (Fig. 2).

El primer componente de la ordenación del ACoP (Fig. 3) explicó el 68.4% de la variación, mientras que el segundo componente explicó el 24%, lo que indica que casi el total de la variación (92.4%) entre los sitios de muestreo fue explicado por el análisis. La ordenación mostró una variación amplia entre los sitios del área de Puerto Ángel con respecto a los sitios del área de Puerto Escondido. De acuerdo con la ordenación, los sitios del área de Puerto Escondido son predominantemente arrecifes rocosos, mientras que los sitios del área de Puerto Ángel tienen una importante contribución de corales. Esto se hace evidente en los resultados del PERMANDEVA,

que indicaron diferencias significativas entre las áreas (Pseudo- $F_{(1,71)} = 12.8$, $P = 0.0003$), así como entre los sitios (Pseudo- $F_{(11,71)} = 3$, $P = 0.0002$).

DISCUSIÓN

Los resultados del presente trabajo para las áreas de Punta Maldonado, Puerto Escondido y Puerto Ángel se suman a los registros previos de corales y a la caracterización de los ecosistemas de coral de Ixtapa-Zihuatanejo, Acapulco y Huatulco en el SPM (Glynn y Leyte-Morales 1997; Leyte-Morales 1997; Reyes-Bonilla y Leyte-Morales 1998; López-Pérez et al. 2012, 2019). En particular, la prospección y evaluación de Punta Maldonado y Puerto Escondido son de relevancia, ya que representan las primeras realizadas en ambas áreas.

En la parte continental, entre la entrada del Golfo de California y Oaxaca, 25 especies de corales zooxantelados han sido registradas; 17 de estas corresponden al SPM (13 en Guerrero y 16 en Oaxaca) (Reyes-Bonilla et al. 2010, López-Pérez et al. 2012). Los resultados mostraron que la composición de especies en las áreas exploradas representa una submuestra de la composición previamente registrada en los estados de Guerrero y Oaxaca. A pesar de lo anterior, las siguientes 7 especies registradas en los 2 estados no fueron avistadas durante nuestras prospecciones: *Cycloseris distorta*, *Gardineroseris*

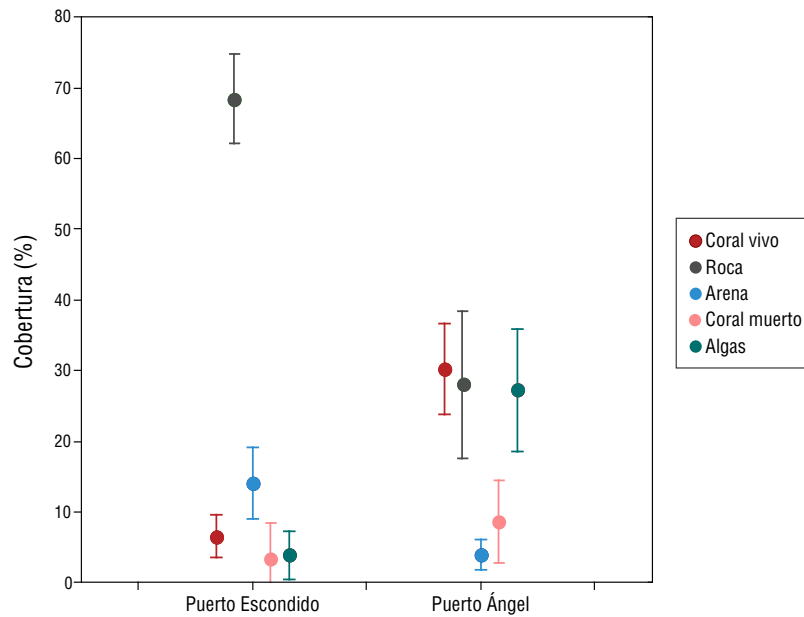


Figura 2. Cobertura (%) de sustrato en las áreas de estudio de Puerto Escondido y Puerto Ángel en el sur del Pacífico mexicano (SPM). Los datos representan la media \pm desviación estándar.

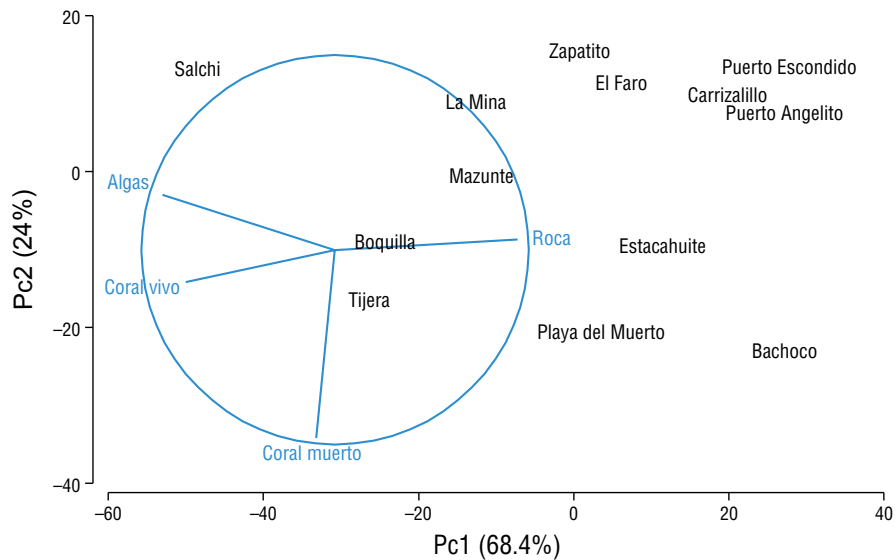


Figura 3. Ordenación de los sitios de muestreo en las áreas de estudio de Puerto Escondido (Bachoco, Carrizalillo, Puerto Angelito, El Faro, Zapatito y Puerto Escondido) y Puerto Ángel (Mazunte, Playa del Muerto, Estacahuite, La Mina, Boquilla, Tijera y Salchi) en el sur del Pacífico mexicano (SPM), en función del tipo de sustrato, basada en el análisis de coordenadas principales. En el lado derecho se ubican los sitios de muestreo del área de Puerto Escondido y en el lado izquierdo se ubican los sitios de muestreo del área de Puerto Ángel. De acuerdo con los vectores, hacia el lado derecho de la ordenación se encuentran los sitios con una importante cobertura de roca, mientras que en el lado izquierdo se encuentran los sitios con predominancia de cobertura de coral vivo. En la porción inferior de la ordenación se ubican los sitios con una cobertura de coral muerto relativamente alta.

planulata, *Leptoseris papyracea*, *Pavona varians*, *Pocillopora inflata*, *Porites lobata* y *Psammocora stellata* (Glynn y Leyte-Morales 1997, Leyte-Morales et al. 2001, Reyes-Bonilla et al. 2005, López-Pérez et al. 2012). Realizar prospecciones más detalladas en la región contribuirá a aumentar el número de registros de especies comunes, como *P. varians*, que se han observado en coberturas bajas en algunos sitios de Ixtapa y Huatulco (López-Pérez et al. 2012, 2014). Sin embargo, las prospecciones futuras difícilmente lograrán aumentar los registros para las especies observadas raramente en la región, como *C. distorta*, *G. planulata*, *L. papyracea*, *P. inflata*, *P. lobata* y *P. stellata*, las cuales cuentan con tamaños poblacionales bajos y registros mayormente restringidos al Golfo de California, al centro y sur del Pacífico mexicano y a Centro América (Leyte-Morales et al. 2001, Cortés y Jiménez 2003, Reyes-Bonilla et al. 2005, López-Pérez et al. 2012).

Los ecosistemas de coral continentales del POT son caracterizados principalmente por la dominancia de *Pocillopora* que ocurre típicamente en profundidades someras (0-8 m). Contrariamente, *Pavona* y *Porites* pueden encontrarse a mayores profundidades (10-30 m) en áreas más expuestas y con características oligotróficas, como las islas oceánicas (Glynn et al. 2017). Los sitios con coral en las áreas de Puerto Escondido y Puerto Ángel se distribuyeron dentro de los rangos batimétricos comúnmente registrados en la zona y el POT (i.e., <30 m de profundidad) (Pérez-Castro et al. 2022). Por otro lado, la franja costera somera de Punta Maldonado corresponde a playas arenosas con una gran energía del oleaje, en donde los corales se detectaron hasta profundidades poco comunes (34-37 m) para las áreas costeras del Pacífico mexicano (Glynn et al. 2017, Pérez-Castro et al. 2022), destacando la presencia de *P. gigantea* y *P. panamensis*, así como la ausencia del género *Pocillopora*. En términos de profundidad, el registro de estas especies en Punta Maldonado excede a los registros más profundos para las áreas continentales aledañas (Puerto Ángel) (Pérez-Castro et al. 2023), pero se suma a los registros de corales en sitios oceánicos del Pacífico oriental (Pérez-Castro et al. 2022).

La presencia de *P. gigantea* y *P. panamensis* en sitios relativamente profundos en el área de Punta Maldonado podría deberse a las características del agua de mar y a la presencia de simbioses específicos. De acuerdo con la profundidad de los registros y la ubicación espacial de los mismos, el agua de mar en el área de Punta Maldonado podría clasificarse como Agua Turbia Tipo I, para la cual el límite superior de la zona mesofótica es de 15-35 m, mientras que el límite inferior es de 36-60 m (Tabla 1 en Pérez-Castro et al. 2022). En cuanto al tipo de simbiose, la presencia de corales se ajusta a las predicciones realizadas por Iglesias-Prieto et al. (2004), quienes señalan que la presencia de simbioses específicos adaptados a distintos regímenes de luz determina la distribución vertical de los corales hospederos. Particularmente, la presencia de *P. gigantea* podría relacionarse con el desempeño foto-fisiológico de los simbioses adaptados a la penumbra, es decir, a *P. gigantea* “no le gusta la luz”.

Otra característica que llama la atención es que, a diferencia de los sistemas coralinos del SPM ubicados cerca de la línea de costa, los de Punta Maldonado se encuentran hasta 10 km alejados de ella. Esta región posee un ensanchamiento anómalo de su plataforma continental, conocido como Tartar Shoal, que permite una amplia extensión de aguas someras, donde predominan algas coralinas y fragmentos de roca (Carranza-Edwards et al. 2005). Por lo tanto, Punta Maldonado es un área viable para el establecimiento de corales.

La gran profundidad y la plataforma continental amplia de Punta Maldonado solo permitieron la prospección mediante ROV. El empleo de esta técnica resultó en el descubrimiento de una gran cantidad de sitios cuyo sustrato podría albergar corales constructores de arrecifes. Sin embargo, se requieren futuras prospecciones que podrían resultar en el registro de un mayor número de especies, incluyendo *Pocillopora* spp., en sitios más someros. Además del área marina, la prospección terrestre es necesaria, ya que se han encontrado algunos corales fósiles del Plioceno en la Formación Punta Maldonado (Gío-Argaez et al. 2019). Los resultados de dicha prospección podrían ayudar a comprender y reconstruir la historia evolutiva de los corales de la región.

Las profundidades relativamente someras de las áreas de Puerto Ángel y Puerto Escondido permitieron su evaluación por medio de transectos. La cobertura de sustratos distintos refleja 2 historias en el área prospectada. En el área de Puerto Escondido, la cobertura de coral (~7%) fue consistentemente baja entre sitios, mientras que la cobertura de roca fue relativamente alta (~68%). Lo opuesto fue observado en el área de Puerto Ángel, donde la cobertura de coral fue 5 veces mayor y la cobertura de roca fue comparativamente menor. Comparada con la cobertura de los ecosistemas de coral en las áreas de Ixtapa-Zihuatanejo (Guerrero) y Huatulco (Oaxaca), la cobertura de coral registrada fue sustantivamente menor (Glynn y Leyte-Morales 1997, López-Pérez et al. 2012).

Todos los ecosistemas de coral en este trabajo se encuentran dentro de la alberca de agua cálida del POT, por lo que las características ambientales en las que se desarrollan los corales son similares (Fiedler y Lavin 2017). Dado lo anterior, las diferencias del fondo y el grado de desarrollo entre los sistemas coralinos podrían estar relacionadas con las características geomorfológicas y oceanográficas de cada área o sitio, como la extensión de la plataforma, la profundidad, la intensidad y dirección del oleaje, la orientación de la playa respecto a la dirección del viento y las corrientes principales (Kench y Brander 2006).

Concurrentemente, las áreas y los sitios y, por consiguiente, los sistemas coralinos históricamente han experimentado distintos tipos y grados de perturbación antropogénica. Por ejemplo, mientras que Puerto Escondido y Puerto Ángel fueron fundadas entre finales de 1800 y principios de 1900, su crecimiento poblacional ha variado a lo largo del tiempo. Actualmente, Puerto Escondido es una de las áreas más pobladas de la costa de Oaxaca (INEGI 2020). Asociado a esto, la deforestación y degradación de los bosques y selvas han sido desigual, aunque proporcional al incremento poblacional

(Leija-Loredo et al. 2016). Al mismo tiempo, existen historias orales que indican que lanchas cargadas hasta la borda llegaban a Acapulco (Guerrero) para vender obsequios derivados de coral en el mercado de artesanías. La demanda en el mercado de artesanías para los corales, asociado al desarrollo del puerto de Acapulco, agotó los sistemas de coral aledaños al puerto. Una vez que fueron agotados los sistemas de Acapulco, las colonias comenzaron a ser extraídas del área de Puerto Escondido. Al parecer, tales prácticas terminaron durante los últimos años de la década de los 80; sin embargo, la degradación fue devastadora.

Desde entonces, los sistemas de coral de Puerto Escondido no se han recuperado y aún existen parches de corales muertos salpicados de colonias de *Pocillopora*. Por su parte, no existen registros de la extracción de corales para la venta en los mercados de artesanías del área de Puerto Ángel. Sin embargo, el extensivo cambio de uso de suelo del área tiene el potencial de contribuir con grandes cantidades de sedimentos terrígenos y nutrientes a los ecosistemas de coral adyacentes, como se ha reportado para los sistemas de Huatulco (Granja-Fernández y López-Pérez 2008, Leija-Loredo et al. 2016).

CONCLUSIONES

El conocimiento de los ecosistemas de coral del SPM se ha centrado en estudios de áreas extensas, de fácil acceso y con cobertura coralina evidente. No obstante, es importante sumar esfuerzos para aumentar la información y mantener un monitoreo constante en regiones que son relativamente menos extensas (Puerto Ángel), alejadas y de difícil acceso (Punta Maldonado) o degradadas (Puerto Escondido). Después de la ola de calor registrada durante 2023, hay evidencia sólida de una mortalidad masiva de corales en Huatulco, así como comunicados que indican que la mortalidad en el área de Ixtapa-Zihuatanejo fue considerable (López-Pérez et al. 2024, Reimer et al. 2024). Suponiendo que la ola de calor causó un daño igualmente severo a los sistemas coralinos en las 3 áreas de estudio, la presencia de corales a mesoescala se encuentra gravemente comprometida en la actualidad. No solo se podrían haber perdido millones de colonias de corales, sino que esta pérdida podría mermar severamente el funcionamiento actual de los ecosistemas de coral de la región y su futura recuperación, ya que estas áreas podrían funcionar como fuentes de larvas y reclutas para las comunidades conectadas (Lequeux et al. 2018).

DECLARACIONES FINALES

Agradecimientos

Los autores están en deuda con estudiantes y colegas que han participado en las campañas de prospección y monitoreo en el sur del Pacífico mexicano. Además, agradecemos encañadamente a los capitanes de las embarcaciones que contribuyeron con gran compromiso a que este trabajo se hiciera posible; más importante aún, siempre nos mantuvieron

seguros. Queremos agradecer particularmente a Eladio Espindola (Capi) y Andrés Pacheco (Potro), quienes cuidaban de su “hipo” mutuamente, a Juan (John Patrol) por compartir sus sitios “especiales” en Punta Maldonado y a Virgilio Antonio (Buceo Huatulco) por el apoyo a la investigación marina en Huatulco.

Fondos

Este estudio fue financiado por el Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) a través de los proyectos “Programa de monitoreo permanente de la acidificación del océano y su efecto en la calcificación de los corales formadores de arrecifes en México” (No. 278637), “Objetando la hipótesis del refugio profundo y sus implicaciones ante un escenario de cambio climático” (No. 39210) y “Evaluación de la función geo-ecológica de los arrecifes coralinos del Pacífico mexicano” (No. 86397) y por la Universidad Autónoma Metropolitana a través del proyecto “Caracterización de los ecosistemas costeros de México” (No. 14705007). TGM (940837) y APM (599981) recibieron una beca doctoral de CONAHCYT y RGF (332289) recibió una beca posdoctoral de la misma institución.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de interés.

Contribuciones de los autores

Conceptualización: ALP, RGF; Curación de datos: ALP, RGF, OVM, TGM, ERC, FARZ; Análisis formal: ALP; Adquisición de financiación: ALP, LECA; Investigación: ALP, RGF, ERC, APM, DLL, LECA; Metodología: ALP, RGF, ERC; Administración del proyecto: ALP, LECA; Recursos: ALP, ERC, LECA; Redacción—borrador original: ALP, RGF; Redacción—revisión y edición: ALP, RGF, OVM, TGM, ERC, APM, DLL, LECA, FARZ.

Disponibilidad de datos

Se pueden obtener los datos para este estudio a través del autor de correspondencia bajo petición razonable.

Uso de herramientas de IA

Los autores no utilizaron herramienta de inteligencia artificial en este trabajo.

REFERENCIAS

- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke RK. 2008. Permanova + for Primer: Guide to Software and Statistical Methods. Plymouth (United Kingdom): PRIMER-E. 214 p.
- Carranza-Edwards A, Rosales-Hoz L, Urrutia-Fucugauchi J, Sandoval-Fortanel A, Morales de la Garza E, Santa Cruz RL.

2005. Geochemical distribution pattern of sediments in an active continental shelf in Southern Mexico. *Cont Shelf Res.* 25(4):521-537.
<https://doi.org/10.1016/j.csr.2004.09.013>
- Cortés JC, Jiménez C. 2003. Corals and Coral Reefs of the Pacific of Costa Rica: history, research and status. In: Cortés J (ed.), *Latin American Coral Reefs*. Amsterdam (Netherlands): Elsevier. p. 361-386.
<https://doi.org/10.1016/B978-044451388-5/50017-5>
- Durham JW. 1947. Corals from the Gulf of California and the North Pacific coast of America. California (United States of America): Geological Society of America. 75 p.
<https://doi.org/10.1130/MEM20-pl>
- Durham JW, Barnard JL. 1952. Stony corals of the eastern Pacific collected by the Velero III and Velero IV. *Allan Hancock Pac Exped.* 16(1):1-110.
- Fiedler PC, Lavin MF. 2017. Oceanographic conditions of the Eastern Tropical Pacific. In: Glynn PW, Manzello DP, Enochs IC (eds.), *Coral Reef of the World. Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment*. Dordrecht (Netherlands): Springer. p. 59-84.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4_3
- Geister J. 1977. Occurrence of *Pocillopora* in late Pleistocene Caribbean coral reefs. *Bur Rech Géol Min Mém.* 89:378-388.
- Gío-Argaez FR, Gómez-Espinosa C, Flores-de-Bois LA, Cruz-Flores D, Salgado-Souto S. 2019. Composition of the Pliocene meiofauna from Punta Maldonado Formation, Guerrero (Mexico). In: Boughdiri M, Bádenas B, Selden P, Jaillard E, Bengtson P, Granier BRC (eds.), *Paleobiodiversity and Tectono-Sedimentary Records in the Mediterranean Tethys and Related Eastern Areas: Proceedings of the 1st Springer Conference of the Arabian Journal of Geosciences (CAJG-1), Tunisia 2018*. Dordrecht (Netherlands): Springer. p. 141-143.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-01452-0_34
- Glynn PW, Alvarado JJ, Banks S, Cortés J, Feingold JS, Jiménez C, Maragos JE, Martínez P, Maté JL, Moanga DA, et al. 2017. Eastern Pacific coral reef provinces, coral community structure and composition: an overview. In: Glynn PW, Manzello DP, Enochs IA (eds.), *Coral reefs of the Eastern Tropical Pacific. Persistence and loss in a dynamic environment*. Berlin (Germany): Springer. p. 107-176.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4_5
- Glynn PW, Leyte-Morales GE. 1997. Coral reefs of Huatulco, west Mexico: reef development in upwelling gulf of Tehuantepec. *Rev Biol Trop.* 45:1033-1047. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/21114>
- Granja-Fernández MR, López-Pérez RA. 2008. Sedimentación en comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Rev Biol Trop.* 56(3):1179-1187.
- Granja-Fernández R, López-Pérez A, Valencia-Méndez O, Chapa-Balcorta C, Flores-Ramírez M, Domínguez-Domínguez O, Torres-Hernández E, López-Arroyo MY. 2023. Isla La Blanca, la comunidad coralina más suroriental del Pacífico mexicano. *Hidrobiológica.* 33(2):257-264.
- Iglesias-Prieto R, Beltran VH, LaJeunesse TC, Reyes-Bonilla H, Thome PE. 2004. Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proc R Soc B.* 271(1549):1757-1763.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2757>
- [INEGI] Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2020. Censo de Población y Vivienda 2020. Mexico: INEGI. <https://www.inegi.org.mx/app/cpv/2020/resultadosrapidos/default.html>
- Kench PS, Brander RW. 2006. Wave processes on coral reef flats: implications for reef geomorphology using Australian case studies. *J Coast Res.* 2006(221):209-223.
<https://doi.org/10.2112/05A-0016.1>
- Leija-Loredo EG, Reyes-Hernández H, Reyes-Pérez O, Flores-Flores JL, Sahagún-Sánchez FJ. 2016. Cambios en la cubierta vegetal, usos de la tierra y escenarios futuros en la región costera del estado de Oaxaca, México. *Madera Bosques.* 22(1):125-140.
- Lequeux BD, Ahumada-Sempoal MA, López-Pérez A, Reyes-Hernández C. 2018. Coral connectivity between equatorial eastern Pacific marine protected areas: A biophysical modeling approach. *PLoS one.* 13(8):e0202995.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202995>
- Leyte-Morales GE. 1997. La colección de corales de la Universidad del Mar. *Ciencia y Mar* 1(2):3-16.
- Leyte-Morales GE, Reyes-Bonilla H, Cintra-Buenrostro CE, Glynn PW. 2001. Range extension of *Leptoseris papyracea* (Dana, 1846) to the west coast of Mexico. *Bull Mar Sci.* 69(3):1233-1237.
- López-Pérez RA, Calderón-Aguilera LE, Reyes-Bonilla H, Carriquiry JD, Medina-Rosas P, Cupul-Magaña AL, Herrero-Perezrul MD, Hernández-Ramírez H, Ahumada-Sempoal MA, Luna-Salguero BM. 2012. Coral communities and reefs from Guerrero, southern Mexican Pacific. *Mar Ecol.* 33(4):407-416.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00505.x>
- López-Pérez A, Granja-Fernández R, Aparicio-Cid C, Zepeta-Vilchis RC, Torres-Huerta AM, Benítez-Villalobos F, López-López DA, Cruz-Antonio C, Valencia-Méndez O. 2014. Corales pétreos, equinodermos y peces asociados a comunidades y arrecifes coralinos del Parque Nacional Huatulco, Pacífico sur mexicano. *Rev Mex Biod.* 85(4):1145-1159.
<https://doi.org/10.7550/rmb.43848>
- López-Pérez A, Granja-Fernández R, Ramírez-Chávez E, Valencia-Méndez O, Rodríguez-Zaragoza FA, González-Mendoza T, Martínez-Castro A. 2024. Widespread coral leaching and mass mortality of reef-building corals in southern Mexican Pacific reefs due to 2023 El Niño warming. *Oceans.* 5(2):196-209.
<https://doi.org/10.3390/oceans5020012>
- López-Pérez A, Granja-Fernández R, Valencia-Méndez O, Aparicio-Cid C, Torres-Huerta AM, Barrientos-Luján NA, Benítez-Villalobos F, Hernández L. 2019. Biodiversity associated with southern Mexican Pacific coral systems. In: Ibañez AL (ed.), *Mexican Aquatic Environments: A General View from Hydrobiology to Fisheries*. Dordrecht (Netherlands): Springer. p. 119-144.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-11126-7_5
- Palmer RH. 1928. Fossil and recent corals and coral reefs of Western Mexico. Three new species. *Proc Amer Philos Soc.* 67(1):21-31.
- Pérez-Castro MÁ, Eyal G, Leyte-Morales GE, Hinojosa-Arango G, Enriquez S. 2023. Benthic characterization of mesophotic communities based on optical depths in the southern Mexican Pacific coast (Oaxaca). *Diversity.* 15(4):531.
<https://doi.org/10.3390/d15040531>
- Pérez-Castro MÁ, Schubert N, de Oca GAM, Leyte-Morales GE, Eyal G, Hinojosa-Arango G. 2022. Mesophotic Coral Ecosystems in the Eastern Tropical Pacific: The current state of knowledge and the spatial variability of their depth boundaries. *Sci Total Environ.* 806(Part 2):150576.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150576>
- Ramírez-Herrera MT, Urrutia-Fucugauchi J. 1999. Morphotectonic zones along the coast of the Pacific continental margin, southern Mexico. *Geomorphology.* 28:237-250.
- Reimer JD, Peixoto RS, Davies SW, Traylor-Knowles N, Short ML, Cabral-Tena RA, Burt JA, Pessoa I, Banaszak AT, Winters RS, et al. 2024. The fourth global coral bleaching event: Where do we go from here?. *Coral Reefs.* 43:1121-1125.
<https://doi.org/10.1007/s00338-024-02504-w>

Reyes-Bonilla H, Calderón-Aguilera LE, Cruz-Piñón G, López-Pérez RA, Medina-Rosas P. 2010. Evaluación de la diversidad gama de corales arrecifales (Scleractinia) en el Pacífico de México. *Rev Mex Biodivers*. 81(1):113-121.

Reyes-Bonilla H, Calderón Aguilera LE, Cruz-Piñón G, Medina-Rosas P, López-Pérez A, Herrero-Perezrul D, Leyte-Morales GE, Cupul-Magaña A, Carriquiry J. 2005. Atlas de los Corales

Pétreos del Pacífico Mexicano. Ciudad de México (Mexico): CICESE/CONABIO/CONACYT/UABCS/UdG/UMAR. 124 p.

Reyes-Bonilla H, Leyte-Morales GE. 1998. Corals and coral reefs of the Puerto Angel region, west coast of México. *Rev Biol Trop*. 46:679-681.

Este artículo forma parte de un número especial de *Ciencias Marinas* que comprende artículos seleccionados del "XII Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos y III Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos" de 2024 celebrado en Ensenada, Baja California, México.

Fluctuaciones en la respuesta inmune (actividad de fenoloxidasa) relacionadas con los ciclos circadianos y lunares en la anémona simbiótica *Exaiptasia diaphana* (Actinaria: Aiptasiidae)

Miel A Rodríguez-Jiménez¹, Jacqueline Rivera-Ortega^{1,2}, Patricia E Thomé^{1*}

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 17 de junio de 2024

Aceptado 5 de noviembre de 2024

Publicado 6 de diciembre de 2024

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.v2024.3505>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: thome@cmarl.unam.mx

¹ Laboratorio de Microbiología Molecular, Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 77580 Puerto Morelos, Quintana Roo, México.

² Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 Coyoacán, Ciudad de México, México.

RESUMEN. La capacidad inmune de los cnidarios les permite mantener la integridad de sus tejidos y prevenir infecciones ante amenazas de daño. Los cnidarios cuentan con un sistema inmune innato que incluye la melanina y enzimas, como la fenoloxidasa, que se activa en presencia de patógenos, generando compuestos reactivos y tóxicos para su eliminación. La anémona *Exaiptasia diaphana* es un organismo modelo en estudios sobre simbiosis, nutrición e inmunidad, ya que mantiene una simbiosis facultativa con las microalgas de la familia Symbiodiniaceae, como los corales; *E. diaphana* también puede existir en un estado aposimbiótico. Por tanto, *E. diaphana* es un modelo adecuado para estudiar el sistema inmune de los cnidarios. Para conocer la actividad inmune básica de esta anémona, nos preguntamos si existe variabilidad en la actividad de la enzima fenoloxidasa a lo largo del día, considerando 2 fases lunares (luna llena y luna nueva). Se tomaron muestras de mucus de 6 anémonas simbióticas y 6 aposimbióticas, previamente aclimatadas y mantenidas en cajas de 6 pozos con agua de mar filtrada bajo condiciones de luz natural. La actividad de fenoloxidasa se estimó cada 6 h durante 48 h, con 2 repeticiones por fase lunar. La actividad de fenoloxidasa presentó mayor actividad a las 14:00 h, mientras que la actividad nocturna fue baja. La actividad de la enzima se incrementó bajo luna llena en las anémonas aposimbióticas ($H = 17.47$, $P = 0.0005$). Además, encontramos una relación negativa entre la densidad de simbioses y la actividad de fenoloxidasa ($R^2 = 0.50$, $P = 0.04$). Estos resultados nos permiten sugerir que *E. diaphana* puede mantener una inmunidad constitutiva y constante en condiciones de laboratorio, la cual responde a ciclos biológicos, como los ciclos circadianos y lunares.

Palabras clave: inmunidad constitutiva, mucus, fases lunares, simbiosis, ciclo circadiano, anémona simbiótica, fenoloxidasa, cnidario.

INTRODUCCIÓN

Exaiptasia diaphana es una anémona simbiótica y un organismo modelo para estudiar diversos procesos en cnidarios como la simbiosis, la nutrición y los mecanismos inmunológicos (Lehnert et al. 2012, Matthews et al. 2017, Rådecker et al. 2018, Mansfield y Gilmore 2019, Dungan et al. 2020). Esta anémona mantiene una simbiosis facultativa con microalgas de la familia Symbiodiniaceae (Weis et al. 2008). Si bien los cnidarios tienen un comportamiento nocturno (Lewis y Price 1975, Sebens y De Riemer 1977), al establecer simbiosis con microalgas representan un reto para el estudio de los parámetros basales, ya que ambos se rigen por ritmos biológicos

distintos (Sorek et al. 2014). Los ritmos biológicos permiten a los organismos responder con anticipación y adaptarse a los cambios ambientales naturales (Roenneberg y Merrow 2005, Bednářová et al. 2013). Los cnidarios simbióticos presentan hábitos de alimentación heterótrofa por la noche (Lewis y Price 1975); en el día, utilizan la energía provista por sus algas endosimbiontes, lo que complica el estudio de su comportamiento rítmico. Además, se ha demostrado un comportamiento diferencial en el día y la noche; por ejemplo, anémonas no simbióticas pierden su ritmo circadiano cuando son mantenidas bajo luz u oscuridad constante (Aguillon et al. 2024). En organismos simbióticos, los tentáculos de las anémonas y los corales que les sirven para alimentarse se expanden por

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.v2024.3505>



Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

la noche, mientras que durante el día se expanden aquellos con una mayor densidad de simbioses (Sebens y De Riener 1977).

Los ciclos lunares son importantes para la reproducción de los animales marinos (Raible et al. 2017). En los corales, los ciclos lunares regulan el desove (Harrison et al. 1984), aunque este proceso puede verse modificado por factores como la temperatura (Lin y Nozawa 2023). Además, presentan correlación con la deposición de estructuras calcáreas denominadas disepimentos y con el crecimiento del esqueleto calcáreo de las colonias coralinas (Winter y Sammarco 2010).

Los ritmos biológicos son pieza clave para controlar la fisiología y, por tanto, el sistema inmune (Fagiani et al. 2022). Estudios en mamíferos han encontrado que el ciclo circadiano está relacionado con la migración de células del sistema inmune innato, así como cambios en la expresión de moléculas inmunitarias (Revisado en Scheiermann et al. 2013). Además, cuando los organismos enfrentan un desafío inmunológico responden mejor en su fase activa (Revisado en Westwood et al. 2019). En el caso de los cnidarios aún no se ha estudiado la relación entre los ritmos biológicos y el sistema inmune.

Como en otros invertebrados, los cnidarios poseen un sistema inmune innato cuya función es mantener la salud del animal (Palmer 2018). Una vía inmunológica comúnmente utilizada por invertebrados es el sistema proFO, o la vía de la fenoloxidasasa (FO) (Cerenius et al. 2008). El sistema proFO es activado por las proteínas capaces de unirse a peptidoglicanos y lipopolisacáridos en varios invertebrados, como los insectos (Zhao et al. 2018), crustáceos (Liu et al. 2011) y cnidarios (Lehnert et al. 2012). Una vez activado, genera radicales libres citotóxicos, agentes aglutinantes y opsonina, que protegen al animal sin sintetizar melanina (Zhao et al. 2007, Cerenius y Söderhäll 2021). La síntesis de melanina como producto final, conocida como melanización, encapsula a microorganismos potencialmente dañinos (Zhao et al. 2007, Cerenius et al. 2008). Por ejemplo, Palmer et al. (2010) mostraron que después de un daño, los depósitos de melanina aparecen en algunos corales casi de forma instantánea.

En algunos cnidarios se ha estudiado la FO como respuesta a diversas enfermedades y al blanqueamiento (Mydlarz et al. 2009, Palmer et al. 2010, Rivera-Ortega y Thomé 2018); sin embargo, el estudio de la respuesta inmune basal y su relación con los ritmos biológicos no ha sido considerada. Estudiar la respuesta inmune en condiciones basales es importante ya que los procesos biológicos en cualquier organismo vivo alternan entre periodos de alta, escasa o nula actividad (Cardinali 2005). Por ello, nuestro objetivo fue caracterizar la fluctuación de FO en individuos de *E. diaphana* sanas, tanto simbióticas como aposimbióticas, a lo largo del día y durante las fases de luna llena y luna nueva. Además, para conocer si los simbioses tienen un efecto en la respuesta inmune, se compararon las fluctuaciones de FO tanto en *E. diaphana* simbióticas como aposimbióticas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño experimental

A fin de explorar si los ciclos biológicos influyen en la respuesta inmune, los experimentos se realizaron en diferentes horas a lo largo del día y durante 2 fases lunares (luna llena y luna nueva) utilizando 6 anémonas simbióticas y 6 anémonas aposimbióticas. En cada fase lunar se colectó mucus cada 6 h en 2 ciclos por 24 h; durante el primer ciclo, las muestras se tomaron a las 20:00 h, 2:00 h, 8:00 h y 14:00 h. Al día siguiente, se reanudaron las mediciones del segundo ciclo a las 14:00 h, 20:00 h, 2:00 h y 8:00 h. Se agrupó el mucus extraído de las 6 anémonas simbióticas y 6 anémonas aposimbióticas ($n = 48$) por duplicado de fase lunar y por estado simbiótico. En total se emplearon 348 anémonas. El experimento fue realizado de septiembre a noviembre de 2023.

Para conocer la densidad de los simbioses se utilizaron 6 anémonas simbióticas por hora de muestreo. Este experimento se realizó en un ciclo en cada fase lunar. En total se emplearon 48 anémonas.

Organismos

Las anémonas simbióticas se colectaron de los acuarios de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales (Instituto de Ciencias de Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México), donde crecieron en condiciones naturales. Las anémonas aposimbióticas provinieron de un cultivo en el laboratorio de varios años. Después de la colecta, las anémonas fueron aclimatadas durante 14 d para evitar el efecto acuario. Posteriormente, las anémonas se mantuvieron individualmente en cajas de 6 pozos con agua de mar filtrada ($0.22 \mu\text{m}$) bajo un régimen de luz/oscuridad (luna llena = 67.9-985 luxes; luna nueva = 67.4-838 luxes) y temperatura natural (luna llena = 28.87-29.60 °C; luna nueva = 28.47-29.48 °C) en un laboratorio húmedo sin ventanas. Las anémonas se alimentaron una vez por semana con nauplios de *Artemia* spp.

Extracción de mucus

La extracción de mucus se realizó en anémonas con los tentáculos extendidos y la columna extendida. Previo a la extracción se retiró por completo el agua de cada pozo con una pipeta de transferencia desinfectada, limpiando el agua restante con un cotonete esterilizado. Con una micropipeta se colectó el mucus expulsado por la anémona en 2 min y se almacenó en microtubos individuales. Finalmente, se agregó a cada pozo 10 mL de agua de mar filtrada.

Evaluación de la respuesta inmune

Para determinar la respuesta inmune basal de *E. diaphana* se midió la actividad de FO del mucus. Se

utilizaron cajas de 96 pozos en reacciones de 90 μL por triplicado, como se describe a continuación. En cada pozo se colocaron 30 μL de mucus ($n = 6$ anémonas) y 30 μL de agua libre de pirógenos. Posteriormente, la caja se cubrió con aluminio y se incubó durante 5 min a 35 $^{\circ}\text{C}$, con agitación (60 rpm). La reacción se inició añadiendo 30 μL del sustrato L-Dopa [2.5 mM] e inmediatamente se tomaron mediciones en un lector de placas. La lectura de absorbancia se realizó a 450 nm cada minuto durante 10 min. La actividad de FO se presenta como el cambio en la absorbancia por microlitro de mucus por minuto.

Densidad de simbioses

Para el conteo de los simbioses, las anémonas se pesaron y colocaron en microtubos con 500 μL de agua de mar filtrada. Se homogeneizaron manualmente con un homogeneizador de plástico hasta no percibir tejido. Los simbioses se purificaron mediante 3 ciclos de centrifugación (14,000 rpm) por 1 min. Se resuspendieron en 500 μL de agua de mar filtrada y se fijaron agregando lugol (30%). Las algas se contaron en un hemocitómetro y se calcularon por mililitro. El recuento total del número de células por anémona se normalizó a gramos de peso húmedo.

Análisis estadístico

Se evaluó la normalidad y homocedasticidad de los datos con las pruebas de Shapiro-Wilks y Levene, respectivamente. Debido a que los datos no cumplieron con los supuestos, se utilizaron pruebas estadísticas no paramétricas. Para comparar la actividad de FO con la interacción entre la luna y el estado simbiótico, se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis y pruebas *post hoc* de Mann-Whitney. Se aplicó una correlación de Pearson entre la actividad de FO y la densidad de simbioses. Los análisis estadísticos se realizaron en RStudio v. 4.1.0 (Posit Team 2024).

RESULTADOS

Respuesta inmune

Ciclo circadiano

La actividad de FO tanto en las anémonas simbióticas como aposimbióticas mostró una variabilidad natural a lo largo del día, presentando 2 acrofases. El mayor pico de actividad fue a las 14:00 h, en el que las anémonas simbióticas en luna llena mostraron una menor actividad de FO en comparación con las aposimbióticas. Un segundo pico menor, pero igualmente representado, se detectó a las 2:00 h (Fig. 1). A pesar de mostrar cierta variabilidad biológica, los datos a lo largo del día no mostraron diferencias estadísticas significativas ($H [7] = 7.09, P = 0.41$).

Ciclo lunar

El análisis de la actividad de FO, medida como la interacción entre la fase lunar y el estado simbiótico, mostró

diferencias estadísticamente significativas ($H [15] = 17.47, P = 0.0005$). De acuerdo con el análisis *post hoc*, se encontró que la actividad de FO en las anémonas aposimbióticas fue significativamente mayor en luna llena que en luna nueva y mayor que en las anémonas simbióticas en ambas lunas ($P < 0.05$). Además, la actividad de FO en las anémonas simbióticas en luna llena fue significativamente mayor que en las anémonas aposimbióticas en luna nueva ($P = 0.032$) (Fig. 2).

Densidad de simbioses

Encontramos una relación negativa entre la actividad de FO y la densidad de simbioses en las anémonas simbióticas ($R^2 = 0.51, P = 0.04$) (Fig. 3). Además, la densidad de simbioses varió significativamente dependiendo de la hora del día ($H [3] = 8.55, P = 0.035$). De acuerdo con el análisis *post hoc*, la densidad de simbioses fue significativamente mayor a las 14:00 h ($P = 0.006$, Fig. 4a). Tomando en cuenta la fase lunar, se encontró que la densidad de simbioses fue similar tanto en luna llena ($H [3] = 4.84, P = 0.18$) como en luna nueva ($H [3] = 4.32, P = 0.22$) (Fig. 4b).

DISCUSIÓN

En este estudio se midió la actividad de FO en el mucus de *E. diaphana* en condiciones basales. Determinamos que la actividad de FO estuvo presente a lo largo del día, tanto

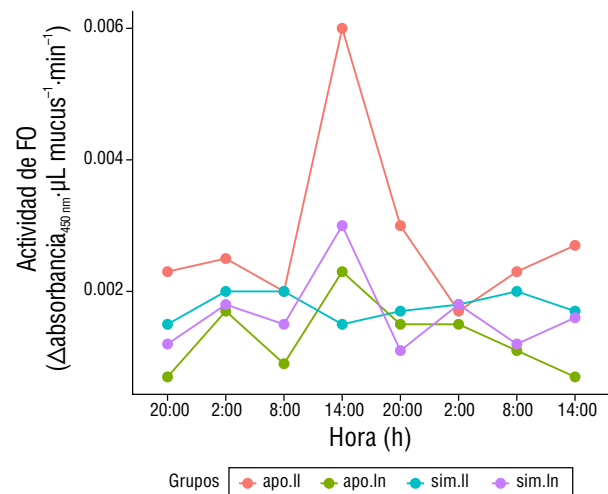


Figura 1. Variación de la actividad de fenoloxidasa (FO) durante el día en *Exaiptasia diaphana*. La actividad de FO se calculó en muestras tomadas cada 6 h por 48 h. Cada muestra de mucus corresponde a un grupo de 6 anémonas. Se presentan los resultados de una estimación; la repetición tuvo resultados muy similares. Abreviaciones: anémonas aposimbióticas en luna llena (apo.ll), anémonas aposimbióticas en luna nueva (apo.ln), anémonas simbióticas en luna llena (sim.ll) y anémonas simbióticas en luna nueva (sim.ln).

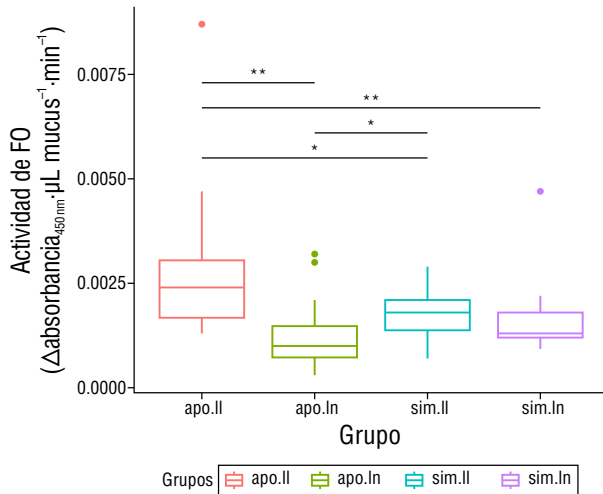


Figura 2. Comparación de la actividad de fenoloxidasa (FO) respecto al estado simbiótico y a la fase lunar mediante la prueba de Kruskal-Wallis. Los gráficos de caja representan la media, el primer y tercer cuartil, el intervalo de confianza (95%) y los puntos atípicos (punto rojo, puntos verdes y punto morado). Cada muestra corresponde a los valores de actividad de 6 anémonas. Las líneas negras horizontales muestran las comparaciones entre los diferentes tratamientos; la significancia estadística de las comparaciones se representa mediante asteriscos (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$). Abreviaciones: anémonas aposimbióticas en luna llena (apo.II), anémonas aposimbióticas en luna nueva (apo.I), anémonas simbióticas en luna llena (sim.II) y anémonas simbióticas en luna nueva (sim.I).

en anémonas simbióticas como aposimbióticas. Por lo tanto, *E. diaphana* presenta una inmunidad constitutiva, y el sistema proFO es parte de su inmunidad basal. Lo anterior concuerda con lo propuesto por Palmer (2018), quien sugiere que, a pesar de que la inmunidad es comúnmente abordada como una respuesta que se activa ante señales de daño, el sistema inmune opera y se mantiene activo de manera constitutiva, incluso si no está siendo desafiado por una amenaza.

Fluctuación de la inmunidad en el ciclo circadiano

La actividad de FO en el mucus de *E. diaphana* presentó fluctuaciones a lo largo del día, tanto en las anémonas simbióticas como en las aposimbióticas, observándose la mayor actividad de FO a las 14:00 h. Aunque no hay estudios previos que realicen un seguimiento de la actividad de FO a lo largo del día en cnidarios, nuestros resultados sientan un antecedente sobre cómo el ciclo circadiano de *E. diaphana* tiene un efecto en su inmunidad basal.

La variabilidad de la inmunidad basal a lo largo del día podría ser congruente con lo observado a nivel transcriptómico en cnidarios simbióticos. Gong et al. (2023) encontraron que los corales *Acropora pruinosa* y *Pocillopora damicornis* transcriben de manera diferencial ciertos genes en la noche en

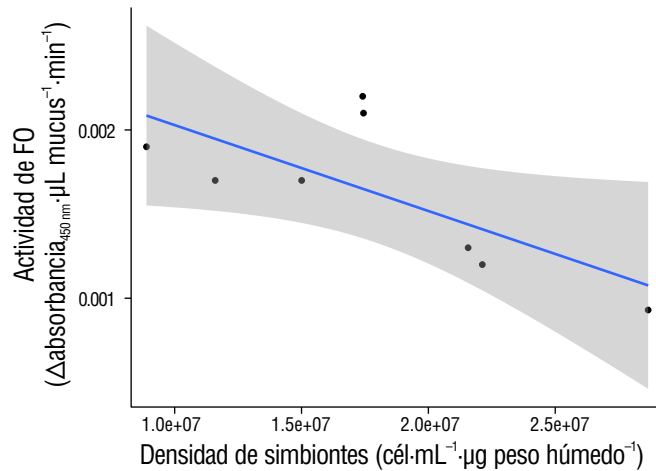


Figura 3. Relación entre la actividad de fenoloxidasa (FO) y la densidad de simbioses mediante una prueba de correlación de Spearman. La actividad de FO disminuye conforme aumenta la densidad de simbioses ($\text{cél} \cdot \text{mL}^{-1} \cdot \mu\text{g peso húmedo}^{-1}$). La densidad de simbioses fue determinada en 48 anémonas, agrupadas en 6 anémonas por cada muestreo. El 95% de confianza se muestra sombreado.

comparación con la mañana. Por la noche, los genes transcritos están mayormente relacionados con el sistema inmune, el metabolismo y la transducción de señales, mientras que en el día, los genes transcritos se relacionan con el transporte y catabolismo. Sin embargo, Levy et al. (2011) reportaron que los genes de *Acropora millepora* asociados a la actividad antioxidante tienen picos de expresión por la noche, mientras que aquellos asociados al metabolismo se expresan más en el día. Más aún, en algunos crustáceos se ha encontrado una variación bimodal de FO en un ciclo diurno (She et al. 2019), mientras otros autores han reportado mayor actividad durante el día (Rund et al. 2016) o incluso una actividad constante de FO (Pfenning-Butterworth et al. 2022). Estos trabajos ilustran la importancia de considerar el ciclo circadiano en estudios del sistema inmune, ya que este podría ayudar a explicar algunas variaciones.

Fluctuación de la inmunidad en respuesta al ciclo lunar

La actividad de FO en el mucus de *E. diaphana* fue ligeramente mayor en luna llena que en luna nueva en anémonas de ambos estados simbióticos. En corales, la reproducción y el crecimiento están sincronizados con los ciclos lunares (Boch et al. 2011). Sin embargo, a pesar de la amplia información sobre la influencia de la luna en la reproducción de corales, la información sobre el sistema inmune es escasa y prácticamente nula en *E. diaphana*. Dado que los valores de la actividad de FO en el mucus de *E. diaphana* mostraron un comportamiento diferente en luna llena que en luna nueva, es posible sugerir que la inmunidad constitutiva basal en esta anémona, también obedece a los ciclos lunares, sin importar su estado simbiótico. Este hallazgo constituye una aportación novedosa de esta investigación.

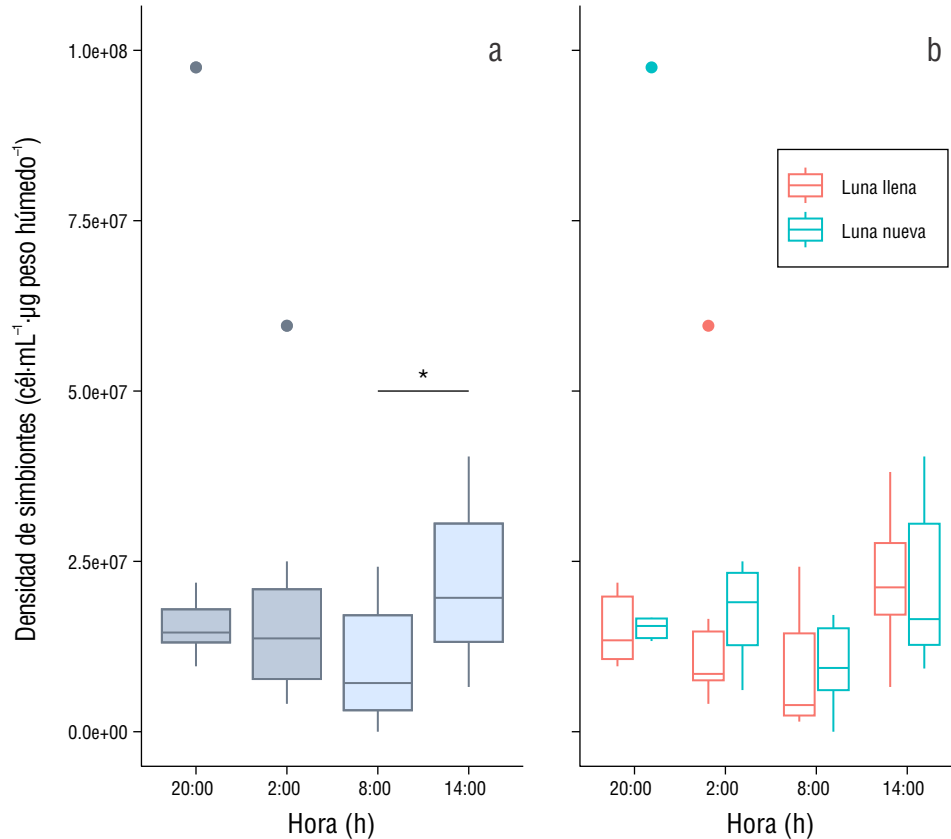


Figura 4. Comparación de la densidad de simbioses respecto a la hora del día y la fase lunar mediante la prueba de Kruskal-Wallis. **(a)** Densidad de simbioses considerando solamente la hora del día, sin tomar en cuenta la fase lunar. **(b)** Densidad de simbioses considerando fase lunar y hora del día. Los gráficos de caja representan la media, el primer y tercer cuartil, el intervalo de confianza (95%) y los puntos atípicos. El asterisco (*) muestra diferencias significativas ($P = 0.035$) en la densidad de simbioses a las 14:00 h respecto a las demás muestras.

Densidad de simbioses

La relación negativa entre los simbioses y la respuesta inmune que encontramos coincide con lo observado en el coral *Orbicella faveolata*, en el cual se ha reportado una reducción en la expresión de genes relacionados con la inmunidad (Fuess et al. 2020). Otros estudios han correlacionado la actividad inmune con la actividad antioxidante y la síntesis de melanina de forma positiva (Changsut et al. 2022). Por último, se ha hipotetizado que la pérdida de simbioses después de un blanqueamiento en corales les confiere cierta protección, ya que se ha observado una menor incidencia de enfermedades (Merselis et al. 2018). Es probable que la simbiosis en cnidarios dependa de una actividad inmune reducida que facilite esta relación.

CONCLUSIONES

El estudio de la inmunidad constitutiva y su relación con los ciclos biológicos en *E. diaphana* es un campo apenas explorado. Este estudio amplía el entendimiento de la actividad de FO como respuesta inmune en condiciones basales en anémonas aposimbióticas y simbióticas, las cuales mostraron

inmunidad constitutiva basal en condiciones de laboratorio. La respuesta varió conforme a los ritmos biológicos, mostrando mayor actividad durante el día y baja actividad durante la noche. Además, observamos una influencia de los ciclos lunares en la actividad de FO, siendo mayor en la fase de luna llena. También encontramos que el estado simbiótico tuvo un efecto en la respuesta inmune, probablemente debido a que la densidad de simbioses estuvo correlacionada negativamente con la actividad de FO, observándose una mayor densidad de simbioses a las 14:00 h. Estos resultados no solo brindan evidencia de una inmunidad constitutiva, sino que ilustran la complejidad de las relaciones del holobionte. Los estudios futuros enfocados en la relación entre la inmunidad y los ciclos biológicos son importantes para lograr una interpretación más adecuada de las respuestas biológicas ante factores estresantes.

DECLARACIONES FINALES

Material suplementario

Este trabajo no incluye material suplementario.

Agradecimientos

Agradecemos el apoyo a la Dra. Cristina Pascual Jiménez por sus ideas para estructurar el diseño experimental y la base de datos de FO, así como al Dr. Ernesto Maldonado por la donación de las anémonas aposimbióticas y los nauplios de *Artemia* spp.

Fondos

Este estudio fue financiado por el Programa UNAM-PAPIIT a través del proyecto “Inmunidad innata en Cnidarios: el sistema proPO en el organismo modelo *Exaiptasia diaphana*” (IN201323). JRO recibió una beca de doctorado del Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CVU 747651).

Conflicto de interés

Las autoras declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Contribuciones de autor

Conceptualización: MARJ, JRO y PT; Curación de datos: MARJ; Análisis formal: MARJ; Adquisición de financiamiento: PT; Investigación: MARJ y JRO; Metodología: JRO y MARJ; Desarrollo experimental: MARJ; Recursos: PT; Supervisión: JRO y PT; Visualización: MARJ; Redacción—borrador original: JRO y MARJ; Redacción—revisión y edición: MARJ, JRO y PT.

Disponibilidad de datos

Los datos crudos pueden accederse en la siguiente liga: https://www.researchgate.net/publication/385169280_Raw_data_Rodriguez-Jimenez_et_al_2024.

Uso de herramientas de IA

Los autores no utilizaron ninguna herramienta de inteligencia artificial para este trabajo.

REFERENCIAS

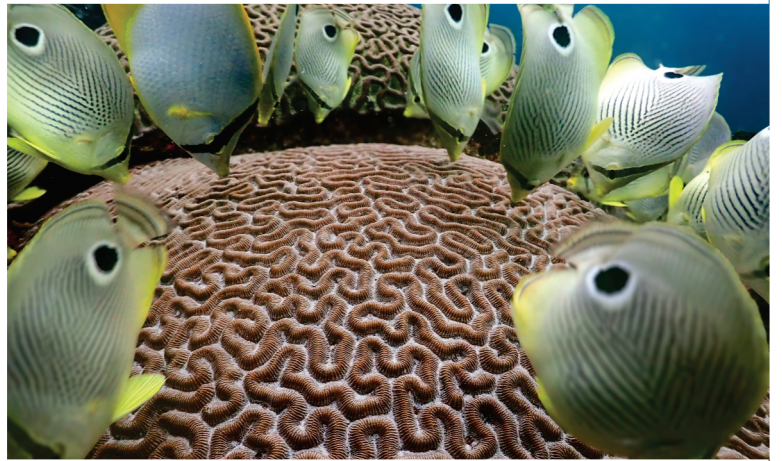
- Aguillon R, Rinsky M, Simon-Blecher N, Doniger T, Appelbaum L, Levy O. 2024. CLOCK evolved in cnidaria to synchronize internal rhythms with diel environmental cues. *Elife*. 12:RP89499. <https://doi.org/10.7554/eLife.89499.4>
- Bednářová A, Kodrlik D, Krishnan N. 2013. Nature's timepiece—Molecular coordination of metabolism and its impact on aging. *Int J Mol Sci*. 14(2):3026-3049. <https://doi.org/10.3390/ijms14023026>
- Boch CA, Ananthasubramaniam B, Sweeney AM, Doyle FJ, Morse DE. 2011. Effects of light dynamics on coral spawning synchrony. *Biol Bull*. 220(3):161-173. <https://doi.org/10.1086/BBLv220n3p161>
- Cardinali P. 2005. Ritmos biológicos. 3th ed. Spain: McGraw-Hill Interamericana. 1178 p.
- Cerenius L, Lee BL, Söderhäll K. 2008. The proPO-system: pros and cons for its role in invertebrate immunity. *Trends Immunol*. 29(6):263-271. <https://doi.org/10.1016/j.it.2008.02.009>
- Cerenius L, Söderhäll K. 2021. Immune properties of invertebrate phenoloxidases. *Dev Comp Immunol*. 122:104098. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2021.104098>
- Changsut I, Womack HR, Shickle A, Sharp KH, Fuess LE. 2022. Variation in symbiont density is linked to changes in constitutive immunity in the facultatively symbiotic coral, *Astrangia poculata*. *Biol Lett*. 18:20220273. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0273>
- Dungan AM, Hartman LM, Tortorelli G, Belderok R, Lamb AM, Pisan L, McFadden GI, Blackall LL, van Oppen MJ. 2020. *Exaiptasia diaphana* from the great barrier reef: a valuable resource for coral symbiosis research. *Symbiosis*. 80:195-206. <https://doi.org/10.1007/s13199-020-00665-0>
- Fagiani F, Marino DD, Romagnoli A, Travelli C, Voltan D, Mannelli LDC, Racchi M, Govoni S, Lanni C. 2022. Molecular regulations of circadian rhythm and implication for physiology and diseases. *Signal Transduct Target Ther*. 7:41. <https://doi.org/10.1038/s41392-022-00899-y>
- Fuess LE, Palacio-Castro AM, Butler CC, Baker AC, Mydlar LD. 2020. Increased algal symbiont density reduces host immunity in a threatened Caribbean coral species, *Orbicella faveolata*. *Front Ecol Evol*. 8:572942. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.572942>
- Gong S, Li G, Liang J, Xu L, Tan L, Jin X, Xia X, Yu K. 2023. Day-night cycle as a key environmental factor affecting coral-Symbiodiniaceae symbiosis. *Ecol Indic*. 146:109890. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.109890>
- Harrison PL, Babcock RC, Bull GD, Oliver JK, Wallace CC, Willis BL. 1984. Mass spawning in tropical reef corals. *Science*. 223(4641):1186-1189. <https://doi.org/10.1126/science.223.4641.1186>
- Lehnert EM, Burriesci MS, Pringle JR. 2012. Developing the anemone *Aiptasia* as a tractable model for cnidarian-dinoflagellate symbiosis: the transcriptome of aposymbiotic *A. pallida*. *BMC Genomics*. 13:271. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-13-271>
- Levy O, Kaniewska P, Alon S, Eisenberg E, Karako-Lampeert S, Bay LK, Reef R, Rodriguez-Lanetty M, Miller DJ, Hoegh-Guldberg O. 2011. Complex diel cycles of gene expression in coral-algal symbiosis. *Science*. 331(6014):175. <https://doi.org/10.1126/science.1196419>
- Lewis JB, Price WS. 1975. Feeding mechanisms and feeding strategies of Atlantic reef corals. *J Zool*. 176(4):527-544. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1975.tb03219.x>
- Lin CH, Nozawa Y. 2023. The influence of seawater temperature on the timing of coral spawning. *Coral Reefs*. 42(2):417-26. <https://doi.org/10.1007/s00338-023-02349-9>
- Liu H, Wu C, Matsuda Y, Kawabata SI, Lee BL, Söderhäll K, Söderhäll I. 2011. Peptidoglycan activation of the proPO-system without a peptidoglycan receptor protein (PGRP)? *Dev Comp Immunol*. 35(1):51-61. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2010.08.005>
- Mansfield KM, Gilmore TD. 2019. Innate immunity and cnidarian-Symbiodiniaceae mutualism. *Dev Comp Immunol*. 90:199-209. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2018.09.020>
- Matthews JL, Crowder CM, Oakley CA, Lutz A, Roessner U, Meyer E, Grossman AR, Weis VM, Davy SK. 2017. Optimal nutrient exchange and immune responses operate in partner specificity in the cnidarian-dinoflagellate symbiosis. *PNAS*.

- 114(50):13194-13199.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1710733114>
- Merselis DG, Lirman D, Rodriguez-Lanetty M. 2018. Symbiotic immuno-suppression: is disease susceptibility the price of bleaching resistance? *PeerJ*. 6:e4494.
<https://doi.org/10.7717/peerj.4494>
- Mydlarz LD, Couch CS, Weil E, Smith G, Harvell CD. 2009. Immune defenses of healthy, bleached and diseased *Montastrea faveolata* during a natural bleaching event. *Dis Aquat Organ*. 87(1-2):76-78.
<https://doi.org/10.3354/dao02088>
- Palmer CV. 2018. Immunity and the coral crisis. *Commun Biol*. 1:91.
<https://doi.org/10.1038/s42003-018-0097-4>
- Palmer CV, Bythell JC, Willis BL. 2010. Levels of immunity parameters underpin bleaching and disease susceptibility of reef corals. *FASEB Journal*. 24(6):1935-1946.
<https://doi.org/10.1096/fj.09-152447>
- Pfenning-Butterworth AC, Nguyen DT, Hite JL, Cressler CE. 2022. Circadian rhythms mediate infection risk in *Daphnia dentifera*. *Ecol Evol*. 12(9):e9264.
<https://doi.org/10.1002/ece3.9264>
- Posit Team. 2024. RStudio: Integrated Development Environment for R. v. 4.1.0. Boston (USA): Posit PBC. <https://posit.co>
- Rädecker N, Raina J-B, Pernice M, Perna G, Guagliardo P, Kilburn MR, Aranda M, Voolstra CR. 2018. Using *Aiptasia* as a model to study metabolic interactions in cnidarian-*Symbiodinium* symbioses. *Front Physiol*. 9:214.
<https://doi.org/10.3389/fphys.2018.00214>
- Raible F, Takekata H, Tessmar-Raible K. 2017. An overview of monthly rhythms and clocks. *Front Neurol*. 8:189.
<https://doi.org/10.3389/fneur.2017.00189>
- Rivera-Ortega J, PE Thome. 2018. Contrasting antibacterial capabilities of the surface mucus layer from three symbiotic cnidarians. *Front Mar Sci*. 5:392.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00392>
- Roenneberg T, Mellow M. 2005. Circadian clocks – the fall and rise of physiology. *Nat Rev Mol Cell Biol*. 6:965-971.
<https://doi.org/10.1038/nrm1766>
- Rund SS, Yoo B, Alam C, Green T, Stephens MT, Zeng E, George GF, Sheppard AD, Duffield GE, Milenkovic T, Pfrender ME. 2016. Genome-wide profiling of 24 hr diel rhythmicity in the water flea, *Daphnia pulex*: network analysis reveals rhythmic gene expression and enhances functional gene annotation. *BMC Genomics*. 17(1):1-20.
<https://doi.org/10.1186/s12864-016-2998-2>
- Scheiermann C, Kunisaki Y, Frenette SP. 2013. Circadian control of the immune system. *Nat Rev Immunol*. 13:190-198.
<https://doi.org/10.1038/nri3386>
- Sebens KP, DeRiemer K. 1977. Diel cycles of expansion and contraction in coral reef anthozoans. *Mar Biol*. 43:247-256.
<https://doi.org/10.1007/BF00402317>
- She Q, Han Z, Liang S, Xu W, Li X, Zhao Y, Wei H, Dong J, Li Y. 2019. Impacts of circadian rhythm and melatonin on the specific activities of immune and antioxidant enzymes of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*). *Fish Shellfish Immunol*. 89:345-53.
<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2019.04.011>
- Sorek M, Díaz-Almeyda EM, Medina M, Levy O. 2014. Circadian clocks in symbiotic corals: the duet between *Symbiodinium* algae and their coral host. *Mar Genomics*. 14:47-57.
<https://doi.org/10.1016/j.margen.2014.01.003>
- Weis VM, Davy SK, Hoegh-Guldberg O, Rodriguez-Lanetty M, Pringle JR. 2008. Cell biology in model systems as the key to understanding corals. *Trends Ecol Evol*. 23(7):369-376.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.03.004>
- Westwood ML, O'Donnell AJ, de Bekker C, Lively CM, Zuk M, Reece SE. 2019. The evolutionary ecology of circadian rhythms in infection. *Nat Ecol Evol*. 3:552-560.
<https://doi.org/10.1038/s41559-019-0831-4>
- Winter A, Sammarco PW. 2010. Lunar banding in the scleractinian coral *Montastraea faveolata*: fine-scale structure and influence of temperature. *J Geophys Res*. 115(G4):G04007.
<https://doi.org/10.1029/2009JG001264>
- Zhao P, Li J, Wang Y, Jiang H. 2007. Broad-spectrum antimicrobial activity of the reactive compounds generated *in vitro* by *Manduca sexta* phenoloxidase. *Insect Bioch Mol Biol*. 37(9):952-959.
<https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2007.05.001>
- Zhao S, Wang X, Cai S, Zhang S, Luo H, Wu C, Zhang R, Zhang J. 2018. A novel peptidoglycan recognition protein involved in the prophenoloxidase activation system and antimicrobial peptide production in *Antheraea pernyi*. *Dev Comp Immunol*. 86:78-85.
<https://doi.org/10.1016/j.dci.2018.04.009>

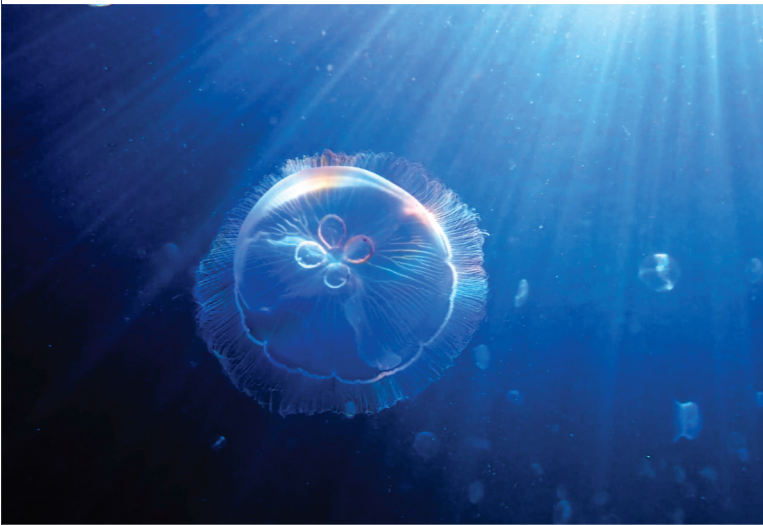
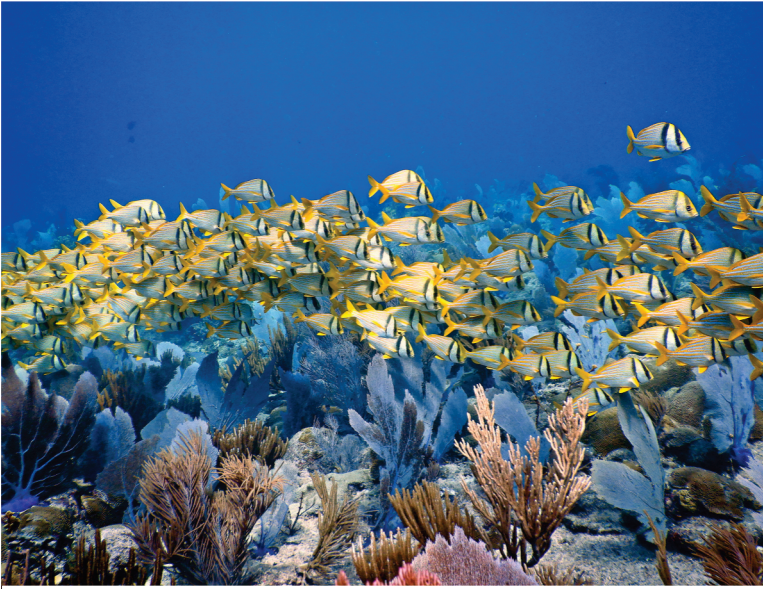
Este artículo forma parte de un número especial de *Ciencias Marinas* que comprende artículos seleccionados del "XII Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos y III Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos" de 2024 celebrado en Ensenada, Baja California, México.

Ciencias Marinas

Journal/Revista









Este collage muestra la biodiversidad de los ecosistemas marinos a través de imágenes capturadas por participantes del **XII CMAC-III CPAC**, organizadas de arriba hacia abajo, de izquierda a derecha en cada página.

La página 1 presenta al Trambollo Dorado *Malacoctenus ebisui* (Manuel Olán-González), el Coral Cerebro de Valles Amplios *Colpophyllia natans* (Adán Jordán-Garza), el Pez Mariposa de Cuatro Ojos *Chaetodon capistratus* junto al Coral Cerebro Simétrico *Pseudodiploria strigosa* (Angela Alegria), el Calamar de Arrecife Caribeño *Sepioteuthis sepioidea* (Sergio Guendulain) y el paisaje costero de Punta Eugenia, Baja California Sur, México (Abby Pañola).

La página 2 presenta al Lobo Marino de California *Zalophus californianus* (Luis Malpica-Cruz), la Lechuga de Mar *Elysia crispata* con el Alga Halimeda *Halimeda incrassata* (Pedro Medina-Rosas), el Caballito de Mar de Hocico Largo *Hippocampus reidi* (Mariana Gudiño) y la Tortuga Verde *Chelonia mydas* (Lorenzo Alvarez-Filip).

La página 3 muestra al Burro Payaso *Anisotremus virginicus* (Manuel Olán-González), el paisaje costero de Tulum, Quintana Roo, México (Tulio Villalobos), el Coral Piña *Dichocoenia stokesii* (Minerva Flores-Vargas), la Medusa Luna *Aurelia aurita* (Martín Serrano-Tadeo), el Coral Estrella Montaña *Orbicella faveolata* (Daniela Carreño-Loaiza), el Coral Cuerno de Alce *Acropora palmata* con Barrendero Transparente *Pempheris schomburgkii* (Esmeralda Pérez-Cervantes) y el Coral Cerebro Simétrico *Pseudodiploria strigosa* (Gabriela Gutierrez-Estrada).