



UNIVERSIDAD DEL MAR

Campus Puerto Ángel

Tasa de crecimiento de las especies formadoras de rodolitos (Corallinophycidae: Rhodophyta) y su relación con las condiciones oceanográficas en Cacaluta, Oaxaca, México.

TESIS

Que para obtener el grado de
Maestra en Ciencias: Ecología Marina

Presenta

Biól. Mar. María Guadalupe Masés Solís

Directora

Dra. Cecilia Chapa Balcorta

Co-Director

Dr. Miguel Ángel Ahumada Sempoal

Puerto Ángel, Oaxaca, 2023

Índice

Resumen	v
Abstract.....	vii
Dedicatoria.....	ix
Agradecimientos.....	x
1. Introducción.....	12
2. Antecedentes.....	21
3. Justificación.....	24
4. Pregunta de investigación.....	24
5. Objetivos.....	25
5.1 General.....	25
5.2 Particulares	25
6. Materiales y métodos.....	25
6.1 Área de estudio	25
6.2 Estudio piloto.....	30
6.3 Recolecta, tinción, marcado y reinstalación de los rodolitos	30
6.4 Esfericidad, forma de crecimiento e identificación taxonómica	31
6.5 Cuantificación de la tasa de crecimiento	33
6.6 Medición de la temperatura del agua, pH y Ω_{Ca}	34
7. Resultados.....	35
7.1 Esfericidad, forma de crecimiento e identificación taxonómica	35
<i>Lithophyllum</i> sp.....	37
<i>Lithothamnion</i> cf. <i>muelleri</i>	39
7.2 Tasa de crecimiento	43
7.3 Temperatura, pH y Ω_{Ca}	44
8. Discusión	46
8.1 Taxonómica	46
8.2 Tasa de crecimiento vs Temperatura, pH y Ω_{Ca}	49
9. Conclusiones.....	58
Referencias	59
Anexo I.....	72

Índice de figuras y tablas

Figura 1. Morfología de los rodolitos. A, C, E, F. Esferoidal. B, D. Elíptica. Formas de crecimiento. A. Incrustante-grumosa. B. Verrugosa. C. Grumosa-verruginosa. D, E. Grumosa. F. Fruticosa. Barras de escala: 1 cm.	12
Figura 2. Caracteres vegetativos útiles para la identificación de especies formadoras de rodolitos. 1. Forma de las células epiteliales (CE): A. Redondeadas y/o aplanadas. B. Acampanadas. 2. Tamaño de las células subepiteliales iniciales (CSEI) con respecto a sus derivados inmediatos. 3. Tipo de conexiones celulares: C. Pit secundarias (flechas verticales). D. Fusiones celulares (flechas diagonales). Barra de escala: A, C= 5 µm. B, D= 10 µm.....	18
Figura 3. Caracteres reproductivos útiles para la identificación de especies formadoras de rodolitos. 1. Tipo de estructura reproductiva: A, B. Conceptáculo uniporado (flechas). D, E. Conceptáculo multiporado (flecha, P). G, H. Compartimentos calcificados o soros (flechas). 2. División del tetraesporangio (T): C, F. Zonado. I. Cruzado. Barra de escala: A, G= 200 µm. B, E= 5 µm. C, F= 20 µm. D=500 µm. H, I= 10 µm.	19
Figura 4. Área de estudio. A. Estado de Oaxaca. B. Localización del municipio de Santa María Huatulco. C. Ubicación de la bahía Cacaluta y el río Copalita. D. Estación donde se realizó el experimento para saber la tasa de crecimiento de los rodolitos (punto rojo) y ubicación del río Cacaluta.	26
Figura 5. Etapas de la técnica histológica de Riosmena-Rodríguez et al. (1999) y detallada por Antonio-Sánchez et al. (2015) utilizada para la preparación de laminillas permanentes de ramas de rodolitos seleccionadas.....	32
Figura 6. Formas de crecimiento de los rodolitos en la bahía Cacaluta, Oaxaca, México..	36
Figura 7. Gráfico TRI-PLOT de Graham & Midgley (2000) en el que se muestra el grado de esfericidad de los rodolitos presentes en la bahía Cacaluta, Oaxaca, México.....	36
Figura 8. <i>Lithophyllum</i> sp. A. Forma de crecimiento fruticosa. B. Construcción del talo monómera. C. Células epiteliales redondeadas y aplanadas (flechas hacia abajo). Células subepiteliales iniciales tan largas o más largas que sus derivados inmediatos (flechas horizontales). Conexiones pit secundarias (Flechas hacia arriba). Barra de escala: A, 1 cm; B, 50 µm; C, 10 µm.....	38
Figura 9. Anatomía vegetativa de <i>Lithothamnion</i> cf. <i>muelleri</i> . A. Forma de crecimiento fruticosa. B. Forma de crecimiento grumosa-verruginosa. C. Núcleo de coral. D. Núcleo de roca. Barra de escala: 1 cm.....	41
Figura 10. Anatomía vegetativa de <i>Lithothamnion</i> cf. <i>muelleri</i> . A. Células epiteliales acampanadas (Flechas hacia abajo). B. Células subepiteliales iniciales de tamaño similar a sus derivados inmediatos (Flechas horizontales). C. Células de los filamentos adyacentes unidas por fusiones celulares (Flechas hacia arriba). Barra de escala: 10 µm.	42
Figura 11. Anatomía reproductiva de <i>Lithothamnion</i> cf. <i>muelleri</i> . A. Talo reproductivo. Conceptáculos con techos hundidos. B. Conceptáculo tetraesporangial multiporado. Se observa ausencia de depresiones en el techo de los conceptáculos (flecha hacia arriba), tetraesporangio zonado (T) y tapones apicales en los poros del conceptáculo (flechas horizontales). C. Filamentos que bordean los poros compuestos de células de tamaño y forma	

similar a las demás células. **D.** Conceptáculo tetraesporangial multiporado con un tetraesporangio zonado (T). Barra de escala: A, 1 cm; B-D, 20 μm 43

Figura 12. Valores mensuales de temperatura, pH y Ω_{Ca} en la bahía Cacaluta, Oaxaca, México de enero 2019 a enero 2020. 44

Figura 13. Variación temporal de la temperatura del agua en las bahías de Huatulco, Oaxaca, México a diferentes profundidades. **A.** 0 m, **B.** 10 m, **C.** 20 m y **D.** 30 m. 45

Figura 14. Variación temporal de pH en las bahías de Huatulco, Oaxaca, México a diferentes profundidades. **A.** 0 m, **B.** 10 m, **C.** 20 m y **D.** 30 m. 46

Figura 15. Jaula de PVC e hilo de pesca donde se sugetaron los rodolitos para que crecieran en condiciones *in situ* durante el periodo de estudio. 72

Tabla I. Temperatura del agua (T) mínima y máxima, profundidad (Z) y tasas de crecimiento *in situ* registradas para diferentes especies formadoras de rodolitos en regiones subtropicales, templadas y polares. 15

Tabla II. Temperatura del agua mínima y máxima, profundidad (Z) en la cual se localizan los rodolitos y tasas de crecimiento *in situ* registradas para diferentes especies en la región tropical. 23

Resumen

Los rodolitos son algas rojas coralinas calcificadas de vida libre que crecen alrededor de un núcleo sólido, y pueden llegar a conformar grandes agregaciones denominadas mantos. Éstos albergan un gran número de flora y fauna asociada, además de que se les consideran grandes productores de CaCO_3 . Por lo anterior, los rodolitos son considerados de gran importancia ecológica y económica. Estas algas se caracterizan por la presencia de CaCO_3 en forma de calcita con alto contenido de magnesio (Mg) dentro de sus paredes celulares, la forma de carbonato más soluble que existe, por lo que se encuentran entre los organismos más vulnerables a la acidificación del océano (AO). Debido a que en las bahías de Huatulco existen agregaciones de rodolitos, y a que esta área es influenciada por agua subsuperficial con temperatura relativamente baja y bajos niveles de pH y saturación de calcita (Ω_{Ca}), que pueden generar condiciones de AO de manera estacional, debido a los eventos de vientos Tehuanos, se le considera un laboratorio natural para evaluar los impactos de la AO en el crecimiento y calcificación los rodolitos. Sin embargo, hasta el momento no existe una línea base de conocimiento en esta zona sobre la cual evaluar estos efectos. Por lo anterior, el objetivo de este estudio fue cuantificar la tasa de crecimiento *in situ* de las especies formadoras de rodolitos y bajo qué condiciones de temperatura, pH y Ω_{Ca} se da este crecimiento en la bahía Cacaluta, ubicada dentro del polígono marino del Parque Nacional Huatulco. En la primera etapa del estudio se determinó la composición de especies a través de la observación de cortes histológicos con el uso de claves dicotómicas y literatura de referencia taxonómica. Posteriormente se empleó la tinción de los rodolitos con rojo de alizarina para observar las bandas de crecimiento y medir la tasa de crecimiento *in situ* de febrero 2019 a enero 2020. Asimismo, se obtuvieron datos de temperatura mensual del periodo de estudio extraídas de imágenes satelitales. Finalmente, a partir de bases de datos de temperatura, pH y Ω_{Ca} *in situ* de los años 2013 a 2017 se analizaron las condiciones de temperatura, pH y Ω_{Ca} bajo las cuales crecen los rodolitos. Se registró la presencia de *Lithophyllum* sp. y *Lithothamnion* cf. *muelleri*, siendo esta última la que más predominó. La tasa de crecimiento anual promedio fue de 0.34 mm año^{-1} con un mínimo de 0.06 mm año^{-1} y un máximo de 0.7 mm año^{-1} . La temperatura promedio durante el periodo de estudio fue de 27.8 °C con un mínimo de 25.8 °C y un máximo de 30.4 °C , el pH fluctuó entre 7.8 y 8.1 con un promedio de 7.9, mientras que el promedio de Ω_{Ca} fue de 4.5 con un mínimo de 3.8 y

un máximo de 5.4. Los valores mínimos y máximos de las variables analizadas coinciden con la época de eventos de vientos Tehuanos (octubre-abril) y de lluvias (mayo-octubre) respectivamente. Si bien no se observaron condiciones de acidificación en el sitio de muestreo, en los registros de pH de años anteriores se observaron valores de 7.4 a una profundidad de 30 m durante marzo de 2017, que de igual manera corresponde a la época de eventos de vientos Tehuanos. Por lo anterior, se sugiere analizar la tasa de crecimiento de los rodolitos que habitan a dicha profundidad. Los resultados del presente trabajo pueden ser usados como una línea base de conocimiento a partir de la cual se pueden generar futuros estudios para evaluar los efectos de la AO en las especies de rodolitos del Pacífico sur de México.

Palabras clave: Tasa de crecimiento, *Lithothamnion cf. muelleri*, pH, temperatura, saturación de calcita.

Abstract

Rhodoliths are free-living calcified coralline red algae that grow around a solid core, and can form large aggregations denominated as beds. They provides habitats for numerous associated species of flora and fauna, in addition rhodoliths have been recognized as important CaCO_3 producers. Therefore, rhodoliths are considered to be ecologically and economically important. These algae precipitate of CaCO_3 in the form of high-magnesium (Mg) calcite within their cell walls, the most soluble form of carbonate. Rodoliths are among the organisms most vulnerable to ocean acidification (OA) due the high solubility of their high-magnesium calcite cell walls. Because of the presence of rhodolith aggregations in the Huatulco bays, and as this area is influenced by subsurface water with relatively low temperatures and low levels of pH and calcite saturation (Ω_{Ca}) that can generate seasonal OA conditions due Tehuanos wind events, it is considered a natural laboratory to evaluate the impacts of OA on the growth and calcification of rhodoliths. However, currently there is a lake of baseline knowledge in this area on which to assess these effects. Therefore, the objective of this study was to quantify the *in situ* growth rate of the rhodolith-forming species and under what conditions of temperature, pH and Ω_{Ca} this growth occurs in Cacaluta Bay, located within the marine polygon of the Huatulco National Park. In the first phase of the study, the species composition was determined through the observation of histological sections using dichotomous keys and taxonomic reference literature. Subsequently, alizarin red staining of the rhodoliths was used to observe the growth bands and measure the growth rate *in situ* from February 2019 to January 2020. In addition, monthly temperature data for the study period were obtained from satellite images. Finally, from *in situ* temperature, pH and Ω_{Ca} databases from 2013 to 2017, the temperature, pH and Ω_{Ca} conditions under which the rhodoliths grew were analyzed. The presence of *Lithophyllum* sp. and *Lithothamnion* cf. *muelleri* were observed, the latter being the most predominant. The average annual growth rate was 0.34 mm yr^{-1} with a minimum of 0.06 mm yr^{-1} and a maximum of 0.7 mm yr^{-1} . The average temperature during the study period was $27.8 \text{ }^\circ\text{C}$ with a minimum of $25.8 \text{ }^\circ\text{C}$ and a maximum of $30.4 \text{ }^\circ\text{C}$, the pH fluctuated between 7.8 and 8.1 with an average of 7.9, while the average of Ω_{Ca} was of 4.5 with a minimum of 3.8 and a maximum of 5.4. The minimum and maximum values of the variables analyzed coincide with the time of Tehuano wind events (October-April) and rain events (May-October), respectively. Although no

acidification conditions were observed at the sampling site, in the pH record of previous years pH levels of 7.4 at 30 m depth were registered. Therefore, analyzing the growth rate of rodoliths that living at this depth is recommended. The results of this work would be used as a knowledge baseline from which future studies can be generated to evaluate the effects of AO on rodolith species in the southern Mexican Pacific.

Key words: Growth rate, *Lithothamnion cf. muelleri*, pH, temperature, calcite saturation.

Dedicatoria

A mis padres

Por todo su amor expresado en apoyo infinito e incondicional

A mi prima Dolores, que ahora vuela alto

Para quién yo era un ejemplo a seguir,

y quién me dejó una de las mejores lecciones de vida.

De esas que no se aprenden en un aula. DEP

A los tesistas que se sienten perdidos

No hay camino sin obstáculos, y las dificultades del método

no son la únicas que vas a enfrentar.

Las habrá emocionales, personales y/o económicas

y está bien descansar, pero nunca desistir.

Disciplínate, renunciar a los placeres inmediatos

te permitirá obtener satisfacciones más duraderas.

¡Cree en ti!

A ese poder superior a mí

Que me ha devuelto la voluntad

cada vez que quiero darme por vencida.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico otorgado como becario (No. 728427).

Al proyecto “Programa de monitoreo permanente de la acidificación del océano y su efecto en la calcificación de los corales formadores de arrecifes en México”, financiado por el fondo sectorial SEMARNAT-CONACyT 2016 con vigencia de 2017-2020, por el apoyo económico para la obtención de las muestras y su procesamiento en campo.

Al proyecto “Biodiversidad nomenclatural y taxonómica del género *Amphiroa* Lamouroux (Corallinales, Rhodophyta) en el sur del Pacífico Tropical Mexicano”, financiado por SEP-CONACYT (2010), por la donación de reactivos y material de laboratorio para la identificación taxonómica de las muestras.

A la Dra. Cecilia Chapa Balcorta por aceptar la dirección de este proyecto. Por su tiempo y dedicación al cumplimiento de los objetivos. Gracias por compartirme su conocimiento y experiencia. Y por sus consejos y motivaciones personales.

Al Dr. Miguel Ángel Ahumada por co-dirigir este trabajo. Gracias por sus aportaciones para el mejoramiento de este trabajo y por todos los conocimientos y experiencia compartidos.

Al Dr. Edgar Francisco Rosas Alquicira por formar parte del comité revisor. Gracias por sus enseñanzas sobre la taxonomía de rodolitos y sus aportaciones para el enriquecimiento de este trabajo. Y adentrarme en el maravilloso mundo de las macroalgas.

Al Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera por su apoyo para el procesamiento de las muestras en el laboratorio de Esclerocronología, ecología y pesquerías de la zona costera del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE). Así como por formar parte del comité revisor de este trabajo.

A la M. en C. Esmeralda Morales Domínguez por su ayuda en la preservación, corte y fotografiado de las muestras en el laboratorio de Esclerocronología, ecología y pesquerías de la zona costera del CICESE.

Al Dr. Julio Adolfo Acosta Calderón por formar parte del comité revisor de este trabajo y sus aportaciones para el mejoramiento del mismo.

Al laboratorio de Histología de la Universidad del Mar (UMAR) por permitirnos el uso de las instalaciones para el procesamiento histológico de las muestras.

Al laboratorio de Oceanografía Geológica de la UMAR por facilitarnos el uso del microscopio para la observación y fotografiado de los cortes histológicos.

A todas las personas que me ayudaron en el trabajo de campo: Heladio “el capi”, Andrés “el potro”, Sergio, Miguel, Hugo, Jeni, Jackie. Gracias, aprendí mucho de ustedes.

A los profesores, consejeros académicos y compañeros de la generación 2018-2020 del posgrado M. en C. Ecología Marina de la Umar por sus puntos de vista en cada seminario que ayudaron a mejorar diversos aspectos de este trabajo.

A mis amigas Jeni y Jackie, sin su compañía en las salas de trabajo, esas interminables pláticas en la cafetería y las salidas a la playa habría sido muy aburrido. Gracias por su amistad, consejos y motivación en esta etapa. ¡Las quiero un montón!

A toda mi familia y amigos fuera de la universidad que siempre me ayudan a romper la monotonía, escuchan y aconsejan desde sus diferentes perspectivas y hacen que la vida sea mejor.

1. Introducción

Los rodolitos son estructuras de vida libre constituidas en más del 50% de algas rojas coralinas (Corallinophycidae: Rhodophyta) no geniculadas (completamente calcificadas) de lento crecimiento (aprox. $0.1-5 \text{ mm año}^{-1}$) que crecen alrededor de un núcleo sólido (Foster 2001). De acuerdo con Harvey *et al.* (2005), morfológicamente los rodolitos pueden ser esféricos, elípticos y/o tener una forma de crecimiento incrustante, fruticosa, foliosa, grumosa y/o verrugosa (Fig. 1), dependiendo de las condiciones hidrodinámicas, profundidad, morfología costera o bioturbación (Steller & Foster 1995, Riosmena-Rodríguez *et al.* 1999).

Las especies de algas rojas coralinas formadoras de rodolitos se distribuyen ampliamente desde los trópicos hasta las regiones polares y hasta profundidades superiores a los 200 m (Foster 2001). Se tiene conocimiento de ocho géneros y 40 especies formadoras de rodolitos en el mundo. Cada rodolito, así como las comunidades de rodolitos pueden estar compuestos por una sola especie o por una combinación de especies (Harvey & Woelkerling 2007).

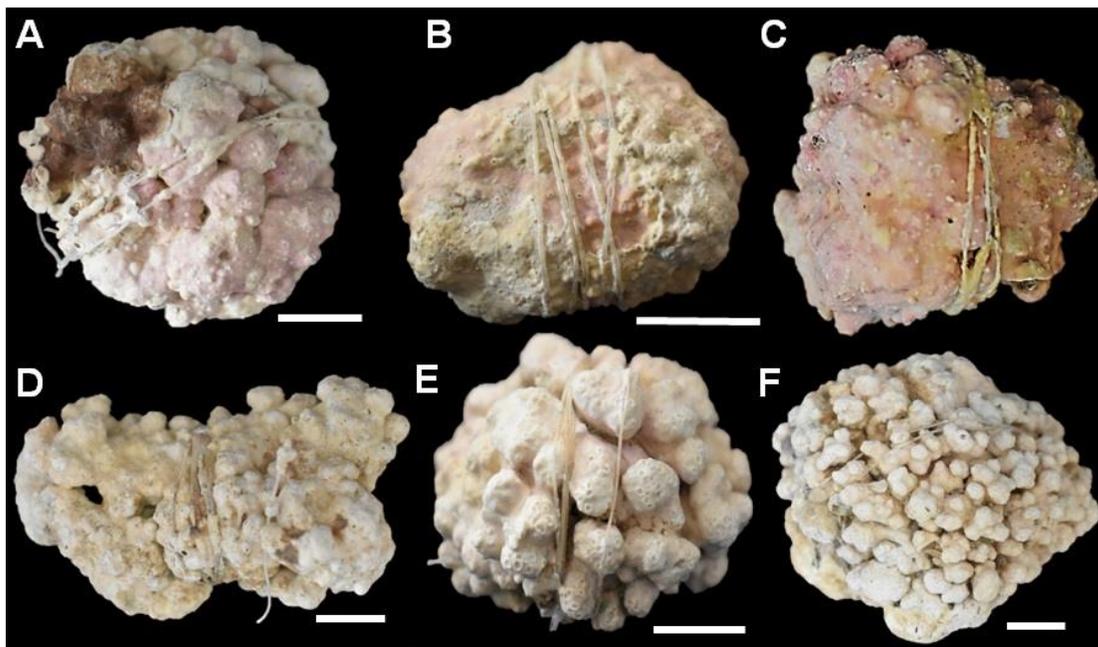


Figura 1. Morfología de los rodolitos. A, C, E, F. Esferoidal. B, D. Elíptica. Formas de crecimiento. A. Incrustante-grumosa. B. Verrugosa. C. Grumosa-verrugosa. D, E. Grumosa. F. Fruticosa. Barras de escala: 1 cm.

A nivel mundial se han registrado mantos de rodolitos en el noreste del Océano Atlántico, el Mar Mediterráneo, Islas Galápagos, Brasil, el sur de Japón, Malasia, oeste de Australia, así como desde el golfo de California hasta el archipiélago de las Islas Revillagigedo donde la cobertura supera el 10% del sustrato adyacente (Foster 2001, Foster *et al.* 2013). Mientras que en Colima (Dawson 1944, 1961, Steller 1993), Guerrero y Oaxaca (Dawson 1960, Fragoso & Rodríguez 2002, Peralta-García & Rosas-Alquicira 2014, Antonio-Sánchez 2015) se han registrado agregaciones de rodolitos con cobertura menor al 10% del sustrato adyacente.

Los mantos de rodolitos constituyen una de las cuatro comunidades fitobénticas más grandes del mundo, junto con los bosques de kelpo (*Macrocystis* sp.), praderas de pastos marinos y arrecifes de algas coralinas costrosas (Amado-Filho *et al.* 2012, Noisette *et al.* 2013). Es por ello que los rodolitos tienen un papel ecológico clave ya que actúan como microhábitats para diferentes especies de macroalgas e invertebrados como son crustáceos, equinodermos, moluscos y poliquetos (Foster *et al.* 2013), así como para algunos peces juveniles, entre los cuales se encuentran especies epibénticas, crípticas e infaunales de importancia ecológica y económica (Amado-Filho *et al.* 2007).

También tienen importancia económica debido a que son bioestructuras de CaCO_3 . Por lo que el principal uso que se les da es la extracción de CaCO_3 , el cual es utilizado para el encalado de tierras agrícolas, como aditivo alimenticio de animales, en la síntesis de filtros de depuradoras, en la aplicación de productos cosméticos y como suplemento alimenticio. Además, debido a su lento crecimiento sirven como indicadores paleoambientales (Riosmena-Rodríguez *et al.* 2007).

Las algas rojas coralinas formadoras de rodolitos se encuentran entre las especies más sensibles a la acidificación del océano (AO). La AO es una disminución en el pH del agua de mar causada por el incremento del CO_2 antropogénico en la atmósfera debido a que los océanos actúan como “sumideros de carbono” absorbiendo casi la tercera parte de este gas, (Harrould-Kolieb & Savitz 2009, Burdett *et al.* 2012) y se suma a la acidificación costera debida a la liberación de CO_2 durante la degradación de la materia orgánica (Chapa-Balcorta *et al.* 2015). Desde el inicio de la revolución industrial a la fecha se ha observado un aumento en la concentración de CO_2 en la atmósfera de 280 ppm a 416 ppm (NOAA 2020).

La mayoría de los estudios indican que la AO afecta las tasas de calcificación y crecimiento de las algas coralinas debido a que cuando el pH disminuye, también disminuye el estado de saturación del CaCO_3 (Ω) lo que causa una disminución en la disponibilidad de este mineral que es requerido por dichos organismos calcificadores (Harrould-Kolieb & Savitz 2009, Orr *et al.* 2009, Amado-Filho *et al.* 2012, Díaz-Pulido *et al.* 2012, Noisette *et al.* 2013, Gobler & Baumann 2016). Las paredes celulares de las especies de algas rojas coralinas formadoras de rodolitos contienen calcita con alto contenido de magnesio (Mg) lo que las hace más solubles que el esqueleto de aragonita de los corales y las paredes celulares de las algas calcáreas verdes o el esqueleto de calcita con bajo contenido de Mg de muchos foraminíferos (Burdett *et al.* 2012, Díaz-Pulido *et al.* 2012, Noisette *et al.* 2013).

Existen otros factores ambientales y fisicoquímicos que influyen en las tasas de crecimiento y calcificación de las algas rojas coralinas y que a su vez intervienen en la distribución y abundancia de las especies (Edyvean & Ford 1987). Entre estos factores se encuentran la irradiancia, la temperatura del agua, el carbono inorgánico disuelto (CID) que regula el pH del agua y la cantidad de carbonato disponible en el agua de mar que determina el estado de saturación del CaCO_3 , nutrientes y movimiento del agua (Lewis *et al.* 2017). A nivel biológico, las tasas de crecimiento y calcificación en los rodolitos también varían de acuerdo con la especie, morfología, forma de crecimiento, herbivoría, competencia por el espacio y ciclo reproductivo (Medakovic 1995, Lewis *et al.* 2017).

La irradiancia y la temperatura del agua son dos factores clave que regulan el crecimiento coralino y las tasas de calcificación tanto de forma independiente como de manera conjunta. Las tasas de crecimiento y calcificación más altas (de varias especies y morfologías) en ambientes subtropicales, templados y polares, se registran durante los meses más cálidos de primavera y verano, cuando estos dos factores alcanzan sus valores máximos. En la región subtropical las tasas de crecimiento varían de 0.3 a 5.02 mm año^{-1} , mientras que en la región templada se han registrado tasas de 0.01 a 0.9 mm año^{-1} y para la región polar de 0.2 a 1 mm año^{-1} (Tabla I).

Tabla I. Temperatura del agua (T) mínima y máxima, profundidad (Z) y tasas de crecimiento *in situ* registradas para diferentes especies formadoras de rodolitos en regiones subtropicales, templadas y polares.

Especies	Ubicación	Región	T mín (°C)	T máx (°C)	Z (m)	Tasa de crecimiento (mm año ⁻¹)	Estudio
<i>Hydrolithon</i> sp.	French Polynesia	Subtropical				0.37	Payri, 1997
<i>Lithophyllum incrustans</i>	South West Wales	Templada			1	0.27-0.3	Edyvean & Ford, 1987
<i>Lithophyllum insipidum</i>	Northern Ireland	Templada	8	14.5		0.45-0.65	Blake & Maggs, 2003
<i>Lithophyllum margaritae</i>	Golfo de California	Subtropical	18	30.5	8	0.83-5.02	Steller <i>et al.</i> 2007
<i>Lithothamnion coralloides</i>	Spain	Templada			5	0.105	Adey & McKibbin, 1970
<i>Lithothamnion coralloides</i>	Ireland	Templada	8.1	13.3	5	0.137	Bosence, 1980
<i>Lithothamnion glaciale</i>	Troms, Norway	Polar	3	16	18	0.6	Freiwald & Henrich, 1994
<i>Lithothamnion glaciale</i>	Newfoundland	Polar	-2	9	5	0.25-0.45	Halfar <i>et al.</i> 2000
<i>Lithothamnion glaciale</i>	Troms, Norway	Polar	3	16	7	1	Freiwald & Henrich, 1994
<i>Lithothamnion muelleri</i>	Golfo de California	Subtropical			0-8	0.6	Foster <i>et al.</i> 2007
<i>Lithothamnion muelleri</i>	Golfo de California	Subtropical	16	32	5	0.71	Mc Connico, 2014
<i>Lithothamnion muelleri</i>	Golfo de California	Subtropical		26	3	0.6	Rivera <i>et al.</i> 2004
<i>Mesophyllum crassiusculum</i>	Golfo de California	Subtropical			4	0.6	Frantz <i>et al.</i> 2000
<i>Mesophyllum crassiusculum</i>	Golfo de California	Subtropical	19	30	5	0.25-0.45	Halfar <i>et al.</i> 2000
<i>Mesophyllum crassiusculum</i>	Golfo de California	Subtropical			3	0.6	Rivera, 1999
<i>Phymatolithon calcareum</i>	Mar Báltico	Polar			13	0.5-2.7	Bohm <i>et al.</i> 1978
<i>Phymatolithon calcareum</i>	Spain	Templada			5	0.486	Adey & McKibbin, 1970
<i>Phymatolithon calcareum</i>	Northern Ireland	Templada	8	14.5	5-10	0.9	Blake & Maggs, 2003
<i>Phymatolithon calcareum</i>	Ireland	Templada	8.1	13.3	5	0.25	Bosence, 1980
<i>Porolithon onkodes</i>	Heron Island, Australia	Subtropical	21.2	26.4	6	1.4	Lewis <i>et al.</i> 2017
Rodolitos	Bermudas	Templada			50	0.05	Focke & Gebelein, 1978
Rodolitos	San Salvador Island, Bahamas	Templada			61-91	0.01-0.05	Littler <i>et al.</i> 1991

En cuanto al pH y el estado de saturación del CaCO_3 (Ω), ambos son parámetros que influyen esencialmente en el crecimiento de las algas rojas coralinas formadoras de rodolitos. El contenido total de CaCO_3 varía entre las especies de rodolitos y puede representar del 80 a 90% de su biomasa (Bilan & Usov 2001) haciendo de la calcificación un importante proceso para el crecimiento de estos organismos y su protección contra la herbivoría (Büdebender *et al.* 2011).

Como se mencionó anteriormente, la absorción de CO_2 antropogénico en el océano está disminuyendo el pH y la concentración de carbonatos, lo que trae como consecuencia una reducción del Ω en sus diferentes formas (aragonita y calcita) en la superficie del océano. La formación de las paredes celulares de los rodolitos y las estructuras calcáreas de otros organismos como los corales es favorecida en regiones donde el agua de mar tiene un $\Omega > 1.0$, lo que indica que está sobresaturada de CaCO_3 , mientras que un $\Omega < 1.0$ indica que el agua está subsaturada de CaCO_3 y es capaz de corroer las estructuras calcáreas (Feely *et al.* 2008).

De acuerdo con Takahashi *et al.* (2014), los niveles de pH en la superficie del océano global oscilan entre 7.9 y 8.2, los valores más bajos se encuentran en las regiones de surgencia en el océano Pacífico tropical y en los mares de Arabia y Bering, mientras que los más altos se encuentran en las aguas subpolares y polares durante los meses de primavera y verano de intensa producción fotosintética. En la región subtropical (a excepción de la zona del Pacífico ecuatorial y de la zona costera) los océanos tienen una variación estacional del pH de 8.05 durante los meses más cálidos a 8.15 durante los meses más fríos.

Con respecto al estado de saturación del CaCO_3 , las aguas cálidas tropicales y subtropicales están sobresaturadas con un Ω de hasta 4.2 con respecto a la aragonita (Ω_{Ar}) y 6.3 para la calcita (Ω_{Ca}), mientras que las aguas frías subpolares y polares están menos sobresaturadas con un Ω_{Ar} de 1.2 y un Ω_{Ca} de 2.0 debido a los valores de pH más bajos que resultan de mayores concentraciones de CO_2 (Takahashi *et al.* 2014). Además, de acuerdo con Feely *et al.* (2008), los estados de saturación son generalmente más altos en los trópicos y más bajos en las regiones de latitudes altas debido a que la solubilidad del CaCO_3 incrementa con la disminución de la temperatura y el aumento de la presión. Por otro lado, el Ω_{Ar} y Ω_{Ca} disminuyen naturalmente con la profundidad a medida que aumenta el CO_2 disuelto total debido a la respiración biológica y a las bajas temperaturas del agua de mar profunda (Feely *et al.* 2009).

Debido a que la aragonita suele ser el mineral de carbonato más abundante en las zonas poco profundas, se ha adoptado el Ω_{Ar} como indicador del potencial corrosivo del agua de mar sobre las estructuras calcáreas. De acuerdo con Ries *et al.* (2009), el efecto del CO_2 llega a ser negativo sobre las tasas de crecimiento y calcificación cuando el Ω_{Ar} es de 1.7 o menos. Por otro lado, Büdebender *et al.* (2011) observaron bajo condiciones de laboratorio que los rodolitos pueden experimentar disolución neta cuando los niveles de Ω_{Ca} se aproximen a 1 y los de Ω_{Ar} a 1.18.

Debido al rol ecológico de los ecosistemas conformados por los mantos o agregaciones de rodolitos, así como las amenazas que representa para ellos la AO, es de gran importancia contar con una línea base de conocimiento acerca de la composición de especies, tasas de crecimiento y calcificación de las especies de rodolitos en diferentes regiones del mundo. Sin embargo, en ambientes tropicales han sido poco estudiadas en comparación con aquellas de ambientes subtropicales, templados y polares. Entre las regiones tropicales que han sido estudiadas se encuentran el Caribe, Brasil, Japón, el golfo de Panamá y la Gran Barrera de Arrecifes (Lewis *et al.* 2017).

En cuanto a la identificación de especies de rodolitos, existen dificultades en su identificación taxonómica debido al alto grado de plasticidad fenotípica asociada a factores ambientales (Hernández-Kantún *et al.* 2015). En consecuencia, para la identificación de especies se han empleado métodos histológicos con el fin de observar caracteres anatómicos, los cuales deben incluir estructuras vegetativas y reproductivas (Figs. 2 y 3) (Harvey y Woelkerling 2007). Las estructuras reproductivas no se alcanzan a encontrar siempre en todos los ejemplares, por lo que en las últimas décadas los taxónomos han empezado a utilizar herramientas moleculares (Hernández-Kantún *et al.* 2014).

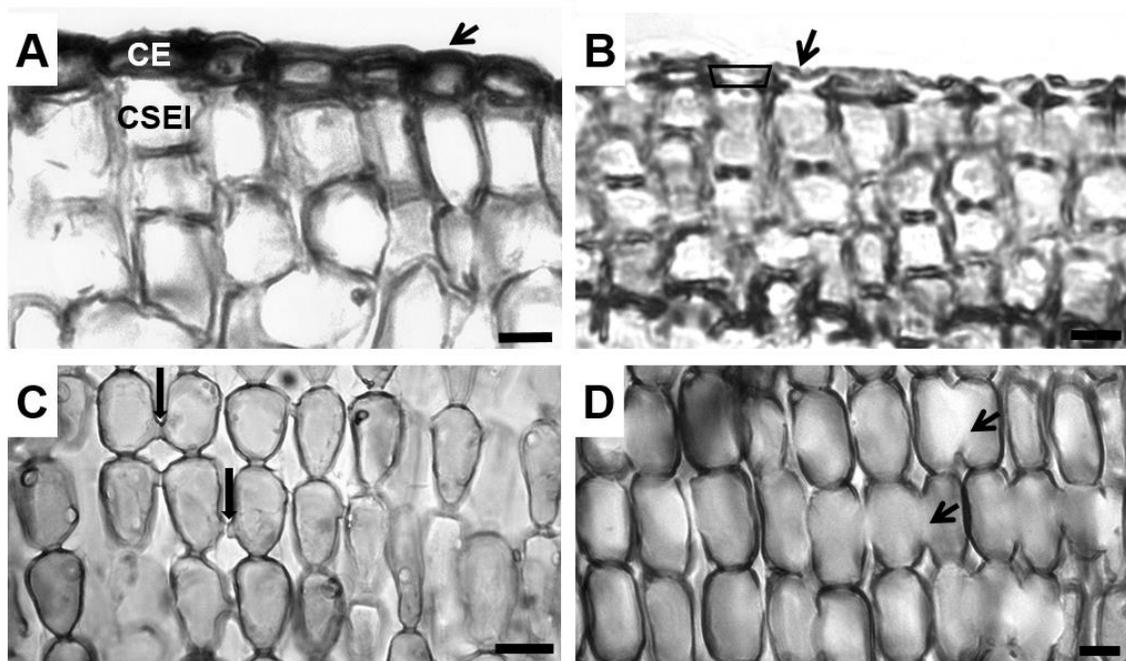


Figura 2. Caracteres vegetativos útiles para la identificación de especies formadoras de rodolitos. 1. Forma de las células epiteliales (CE): **A.** Redondeadas y/o aplanadas. **B.** Acampanadas. 2. Tamaño de las células subepiteliales iniciales (CSEI) con respecto a sus derivados inmediatos. 3. Tipo de conexiones celulares: **C.** Pit secundarias (flechas verticales). **D.** Fusiones celulares (flechas diagonales). Barra de escala: A, C= 5 μ m. B, D= 10 μ m

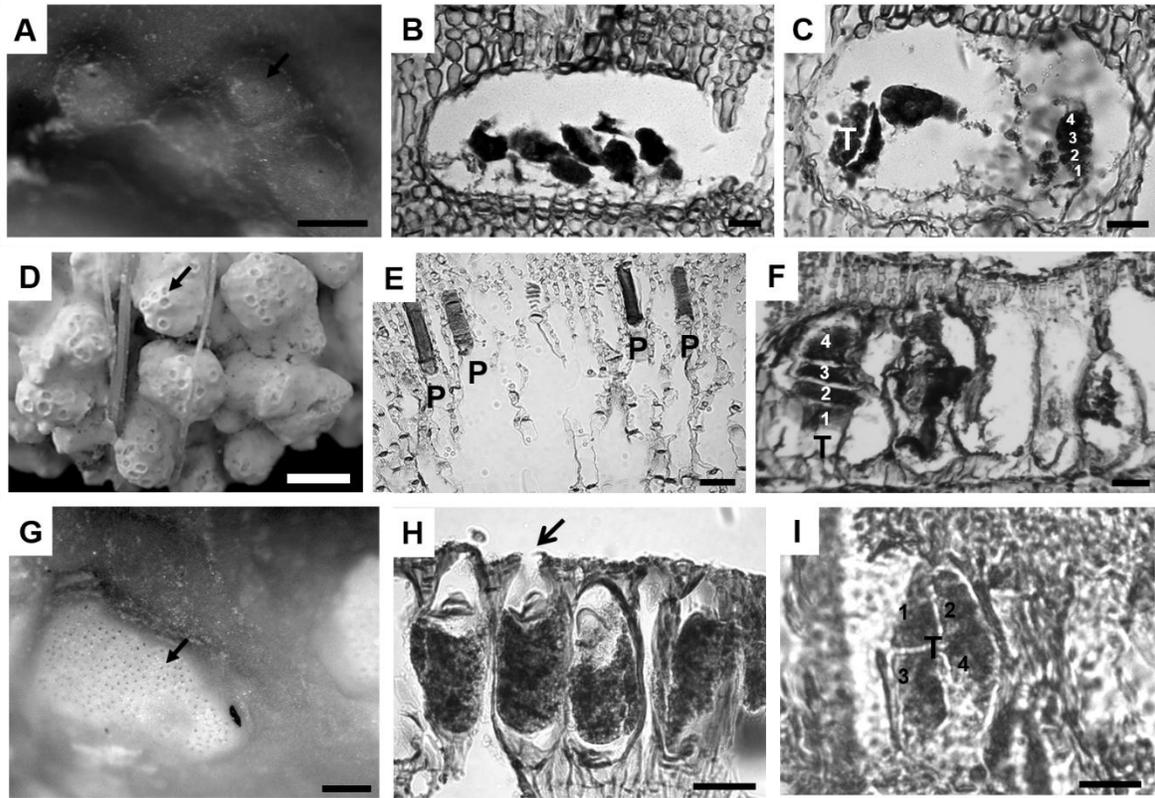


Figura 3. Caracteres reproductivos útiles para la identificación de especies formadoras de rodolitos. 1. Tipo de estructura reproductiva: **A, B.** Conceptáculo uniporado (flechas). **D, E.** Conceptáculo multiporado (flecha, **P**). **G, H.** Compartimentos calcificados o soros (flechas). 2. División del tetraesporangio (**T**): **C, F.** Zonado. **I.** Cruzado. Barra de escala: **A, G**= 200 μm . **B, E**= 5 μm . **C, F**= 20 μm . **D**=500 μm . **H, I**= 10 μm .

Por otro lado, los rodolitos presentan tasas de crecimiento relativamente lentas (0.1-5 mm año⁻¹) por lo que su estudio requiere periodos de tiempo prolongados a fin de observar un mayor número de bandas de crecimiento. Asimismo, la variedad de métodos utilizados para la determinación de la tasa de crecimiento hace que sea difícil la comparación de los resultados obtenidos (Steller *et al.* 2007, Morrison *et al.* 2013). Dentro de las técnicas utilizadas para determinar el crecimiento y/o la edad de los rodolitos se encuentran cambios en el peso de CaCO₃ (Potin *et al.* 1990), el ¹⁴Ca (Littler *et al.* 1991, Frantz *et al.* 2000, Goldberg 2006), relaciones Mg/Ca (Halfar *et al.* 2000, Kamenos *et al.* 2008), la tinción de rojo de alizarina (Blake & Maggs 2003, Rivera *et al.* 2004, Steller *et al.* 2007, Amado-Filho *et al.* 2012, Peralta-García 2013), alcalinidad total o una combinación de estas técnicas

(Darrenougue *et al.* 2013). Actualmente, el método más utilizado para observar las bandas de crecimiento es la tinción de rojo de alizarina (Lewis *et al.* 2017).

El Pacífico nor-oriental tropical es especialmente vulnerable a la AO y algunas regiones han presentado valores de pH por debajo de 7.7, lo esperado para el océano global en 2100 (Hoegh-Guldberg *et al.* 2014). Estas condiciones han sido observadas particularmente en el golfo de Tehuantepec localizado en el Pacífico sur de México (PSM) durante los meses de octubre a abril, lo cual puede estar asociado, entre otros factores, a la presencia de los llamados vientos Tehuanos o Nortes (Chapa-Balcorta *et al.* 2015). Estos vientos se caracterizan por alcanzar velocidades relativamente altas ($>10 \text{ m s}^{-1}$) (Barton *et al.* 1993, Trasviña *et al.* 1995, Romero-Centeno *et al.* 2003), extendiéndose cientos de kilómetros hacía mar abierto produciendo una disminución en la temperatura superficial del mar (TSM) y un aumento en la concentración de clorofila-a en la parte central del golfo debido a la agitación y mezcla de la columna de agua cerca de la costa y al bombeo de Ekman que eleva la termoclina y produce abordamiento mar adentro (Reyes-Hernández & Ahumada-Sempoal 2022). Por otro lado, Chapa-Balcorta *et al.* (2015) han reportado que en condiciones denominadas post-Tehuano existe enriquecimiento del agua de mar con altas concentraciones de CID ($2200 \mu\text{mol kg}^{-1}$), bajo pH (7.5) y bajos niveles de aragonita (1.1).

El área de estudio del presente trabajo es parte del polígono marino del Parque Nacional Huatulco (PNH) (Fig. 3), el cual se ubica en el margen occidental del golfo de Tehuantepec. El PNH alberga agregaciones de rodolitos en varias comunidades (Fragoso & Rodríguez 2002, Peralta-García & Rosas-Alquicira 2014). Debido a la influencia de factores estresantes globales como es el aumento de las concentraciones de CO_2 y fenómenos locales y/o regionales como los eventos de viento Nortes que pueden generar acidificación del océano, esta área puede ser utilizada como laboratorio natural para analizar el impacto de la acidificación del océano en los rodolitos.

Por lo anterior, entre las variables que pueden influir en la tasa de crecimiento de las especies de algas rojas coralinas formadoras de rodolitos (i.e irradiancia, temperatura del agua, pH, estado de saturación del carbonato, etc.), este estudio se enfocó en medir su crecimiento considerando el efecto potencial de la temperatura del agua de mar, el pH y el estado de saturación de la calcita (Ω_{Ca}), debido a que estas variables pueden presentar una variación estacional a causa de los eventos de vientos Tehuanos. Lo anterior con el fin de

establecer una línea base de conocimiento sobre las tasas de crecimiento *in situ* de los rodolitos en las condiciones actuales, a partir de la cual se podrán monitorear, evaluar, predecir y potencialmente contrarrestar de manera efectiva los efectos de la AO en estos organismos ampliamente distribuidos a nivel mundial y que son de gran importancia ecológica y económica.

2. Antecedentes

El estado de conocimiento acerca de los rodolitos en el PSM es escaso. Hasta el momento se han realizado estudios acerca de la composición de especies (Dawson 1960, León-Alvarez & González-González 1993, Fragoso & Rodríguez 2002, Peralta-García & Rosas-Alquicira 2014, Antonio-Sánchez 2015, Antonio-Sánchez 2019), formas de crecimiento, grado de esfericidad (Peralta-García & Rosas-Alquicira 2014, Antonio-Sánchez 2015, Antonio-Sánchez 2019), fase reproductiva (Antonio-Sánchez 2015) y tasa de crecimiento en condiciones de laboratorio (Peralta-García & Rosas-Alquicira 2014). De éstos únicamente Peralta-García & Rosas-Alquicira (2014), Antonio-Sánchez (2015) & Antonio-Sánchez (2019) han realizado estudios enfocados especialmente en rodolitos, realizando descripciones detalladas de las especies.

En cuanto a la composición de especies, actualmente se tiene registro de siete especies formadoras de rodolitos en el PSM (Robinson *et al.* 2017), entre las que se encuentran *Lithophyllum corallinae* (Crouan & Crouan) Heydrich 1897 en Puerto Ángel y Huatulco, Oaxaca; playa las Gatas y playa La Ropa, Zihuatanejo, Guerrero (Fragoso & Rodríguez 2002), *Lithophyllum frondosum* (Dufour) G. Furnari, Cormaci & Alongi 1996 en playa La Entrega, Huatulco, playa La Ropa, Zihuatanejo y Puerto Escondido, Oaxaca, *Lithophyllum margaritae* (Harriot) Heydrich 1901 en playa La Ropa, Zihuatanejo, playa La Entrega y Puerto Escondido, *Lithophyllum stictaeforme* (Areschoug) Hauck 1877 Huatulco (Fragoso & Rodríguez 2002), *Lithothamnion muelleri* Lenormand ex Rosanoff 1866, *Phymatolithon repandum* (Foslie) Wilks & Woelkerling 1994 en playa Carey, Ixtapa, playa Manzanillo, Zihuatanejo y playa Cacaluta, Huatulco (Peralta-García & Rosas-Alquicira 2014), y *Spongites frocticulosus* Kützing 1841 en playa San Agustín y playa La Entrega, Huatulco (Dawson 1960, Fragoso-Rodríguez 2002).

Por otro lado, Antonio-Sánchez (2015) registró la presencia de *Lithothamnion cf. muelleri* y *Phymatolithon sp.* en la playa Cacaluta, Oaxaca. Según el autor, *Lithothamnion*

cf. *muelleri* es la especie dominante en esta playa. Posteriormente, Antonio-Sánchez (2019) realizó un estudio en el que utilizó métodos morfológicos, histológicos y genéticos para validar la presencia de especies formadoras de rodolitos en la región del PSM en el cual incluyó la bahía Cacaluta. En su estudio, el autor determinó que *Lithothamnion* cf. *muelleri* es muy diferente a la secuencia no publicada denominada “*Lithothamnion muelleri*” por Hernández-Kantún (2016), pero que se asemeja genéticamente a *Lithothamnion* sp. descrita para las costas de Panamá por Richards *et al.* (2016). Además, Antonio-Sánchez (2019) no comparó a *L. cf. muelleri* con alguna secuencia del lectotipo o material topotipo. Por lo que no se pudo validar la presencia de *L. muelleri* en el PSM.

Independientemente de la especie, en nuestra área de estudio predominan las formas de crecimiento fruticosa, seguida de la grumosa, incrustante y verrugosa (Peralta-García & Rosas-Alquicira 2014, Antonio-Sánchez 2015, Antonio-Sánchez 2019) mientras que el grado de esfericidad en su mayoría es esferoidal y en menor proporción elipsoidal (Peralta-García & Rosas-Alquicira 2014).

Con respecto a las tasas de crecimiento de especies formadoras de rodolitos que han sido estudiadas en la región tropical (Tabla II), estas pertenecen a los géneros *Hydroliton*, *Lithophyllum*, *Lithothamnion*, *Neogoniolithon*, *Phymatolithon*, *Porolithon* y *Sporolithon* y presentan una tasa de crecimiento de 0.02 a 1.08 mm año⁻¹. Cabe mencionar que también en esta región existe registro de la tasa de crecimiento *in situ* de algas rojas coralinas costrosas de los géneros *Lithophyllum*, *Neogoniolithon* y *Porolithon* que presentan un crecimiento de 1 a 8 mm año⁻¹. Las tasas de crecimiento son variables entre las diferentes especies y localidades. Sin embargo, se ha llegado a la conclusión de que los rodolitos son de lento crecimiento lo que sugiere que pueden llegar a vivir más de 100 años (Frantz *et al.* 2000, Rivera *et al.* 2004).

Cabe resaltar que Peralta-García (2013) utilizó rodolitos extraídos de bahía Cacaluta para medir la tasa de crecimiento en condiciones de laboratorio bajo diferentes niveles de irradiación y temperatura del agua. Como resultado de dicho estudio se obtuvo que la tasa de crecimiento anual máxima fue de 0.364 mm a 32 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 27°C mientras que la mínima fue de 0.254 mm a 46 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 27°C, sin diferencias estadísticamente significativas entre los diferentes experimentos.

Tabla II. Temperatura del agua mínima y máxima, profundidad (Z) en la cual se localizan los rodolitos y tasas de crecimiento *in situ* registradas para diferentes especies en la región tropical.

Especies	Ubicación	Temperatura mín (°C)	Temperatura máx (°C)	Z (m)	Tasa de crecimiento (mm año ⁻¹)	Estudio
<i>Hydrolithon</i> sp.	Ras Ghamila lagoon, Red sea	21.2	26	1	0.49	Caragnano <i>et al.</i> 2016
<i>Lithophyllum congestum</i>	St Croix, Caribbean			2	5.2-8	Steneck & Adey 1976
<i>Lithophyllum insipidum</i>	Ishigaki Island, Japan	20	31	3	1.2	Matsuda 1989
<i>Lithophyllum kotschyannum</i>	Ras Ghamila lagoon, Red sea	21.2	26	1	1.08	Caragnano <i>et al.</i> 2016
<i>Lithothamnion muelleri</i>	Carey, Guerrero	20	29.3	5	0.617	Peralta-García 2013
<i>Lithothamnion muelleri</i>	Manzanillo, Guerrero	18	30	5	0.403	Peralta-García 2013
<i>Lithothamnion</i> sp.	Golfo de Panama	21.2	29.4	10-20	0.155	Schafer <i>et al.</i> 2011
<i>Lithothamnion</i> sp.	Golfo Chiriqui	28.2	30	10-20	0.175	Schafer <i>et al.</i> 2011
<i>Neogoniolithon brassicaflorida</i>	Ras Ghamila lagoon, Red sea	21.2	26	1	0.63	Caragnano <i>et al.</i> 2016
<i>Neogoniolithon fosliei</i>	Ras Ghamila lagoon, Red sea	21.2	26	1	0.85	Caragnano <i>et al.</i> 2016
<i>Neogoniolithon</i> sp.	Ras Ghamila lagoon, Red sea	21.2	26	1	0.57	Caragnano <i>et al.</i> 2016
<i>Neogoniolithon</i> spp.	St Croix, Caribbean			2	1.0-5.2	Adey & Vassar, 1975
<i>Phymatolithon lenormandii</i>	Manzanillo, Guerrero	18	30	5	0.444	Peralta-García 2013
<i>Phymatolithon lenormandii</i>	Carey, Guerrero	20	29.3	5	0.606	Peralta-García 2013
<i>Porolithon onkodes</i>	Ras Ghamila lagoon, Red sea	21.2	26	1	0.75	Caragnano <i>et al.</i> 2016
<i>Porolithon onkodes</i>	Ishigaki Island, Japan	20	31	3	1.4	Matsuda, 1989
<i>Sporolithon durum</i>	New Caledonia	21.8	27.8	5	0.6	Darrenougue <i>et al.</i> 2013
Rodolitos	Lesser Antilles, Caribbean sea			30-60	0.02-0.09	Reid & Ginsburg 1988

3. Justificación

Las comunidades de rodolitos son de gran importancia ecológica y económica debido a que brindan diversos servicios ambientales (vg. hábitats de especies, bioconstructores de CaCO_3 y sumideros de carbono) y recursos que sirven de materia prima para diferentes industrias como son la agrícola, ganadera, cosmética y farmacéutica. Sin embargo, se encuentran entre las especies más vulnerables a la acidificación del océano (AO) debido a que sus paredes celulares calcáreas contienen CaCO_3 con alto contenido de Mg, la forma más soluble que existe de CaCO_3 .

Por lo anterior, determinar las tasas de crecimiento *in situ* de los rodolitos no solo puede proporcionar información sobre la historia de vida de una especie en particular, sino también se puede utilizar para monitorear la salud de los arrecifes, evaluar los impactos de las perturbaciones y los tiempos de recuperación, calcular el balance de carbono y puede proporcionar un punto de referencia al evaluar los impactos de la AO en el futuro.

Si bien en el Pacífico sur de México solo se han observado agregaciones de rodolitos, el área natural protegida Parque Nacional Huatulco (PNH) constituye un laboratorio natural para evaluar los posibles efectos de la AO debido a las condiciones de acidificación que se presentan estacionalmente. Esta área natural protegida se encuentra dividida en cinco zonas de acuerdo a su categoría de manejo, las cuales son: de protección, de uso restringido, de uso tradicional, de aprovechamiento sustentable de los recursos naturales y de recuperación (CONANP 2003). Dentro de la zona de uso restringido se ubica la bahía Cacaluta, la cual alberga una gran riqueza biológica entre la que destacan uno de los sistemas de arrecifes más importantes y mejor conservados del Pacífico mexicano (Glyn & Leyte-Morales 1997, CONANP 2003). Por lo tanto, realizar un estudio en esta zona sobre las tasas de crecimiento de las especies de rodolitos permitirá generar una línea base de conocimiento a partir de la cual se podrá evaluar el efecto de la AO en un contexto de cambio climático.

4. Pregunta de investigación

Debido a que actualmente no existe información sobre la tasa de crecimiento *in situ* de especies formadoras de rodolitos en el Pacífico sur de México, esta investigación se planteó resolver la siguiente pregunta:

¿De qué magnitud es y bajo qué condiciones de temperatura, pH y calcita ocurre la tasa de crecimiento de las especies de rodolitos presentes en la bahía de Cacaluta, Oaxaca, México?

5. Objetivos

5.1 General

Analizar de la tasa de crecimiento *in situ* de las especies de rodolitos (Corallinophycidae: Rodhophyta) presentes en la bahía Cacaluta, Oaxaca, México y su relación con las condiciones de temperatura, pH y calcita.

5.2 Particulares

- Determinar la esfericidad, forma de crecimiento y especies formadoras de rodolitos en la bahía Cacaluta con base en el análisis de caracteres morfológicos y anatómicos.
- Cuantificar la tasa de crecimiento *in situ* de las especies de rodolitos presentes en la bahía Cacaluta.
- Analizar las condiciones de temperatura, pH y estado de saturación de la calcita durante el periodo de estudio.
- Examinar la relación entre la tasa de crecimiento de las especies formadoras de rodolitos y las condiciones de temperatura, pH y estado de saturación de la calcita.

6. Materiales y métodos

6.1 Área de estudio

La bahía Cacaluta (15°43'08.55''N 96°09'44.74''O) (Fig. 4) forma parte del Parque Nacional Huatulco el cual incluye cinco de las nueve principales bahías de Huatulco, de oeste a este: San Agustín, Chachacual, Cacaluta, Maguey y Órgano (CONANP 2003). La bahía de Cacaluta mide aproximadamente 50 m de ancho por 1,150 m de largo con una pendiente de aproximadamente 20° y cuenta con una isla del mismo nombre (Gómez-Rojo *et al.* 2006) y uno de los sistemas de arrecifes mejor conservados de la zona (Glyn & Leyte-Morales 1997), el cual protege a la isla del oleaje asociado a los vientos dominantes. El promedio de la temperatura superficial del mar (TSM) fluctúa entre los 26 °C y 28 °C y una salinidad promedio entre de 34 y 35. Existen dos temporadas climáticas, la temporada de estiaje (noviembre-abril) y la temporada de lluvias (mayo-octubre) (Ramírez-González 2005). El principal aporte fluvial en la zona es el río Copalita, el cual se localiza al oeste de las bahías

de Huatulco. Este río drena sobre una superficie de 203.31 km² un volumen promedio anual de 634.02 millones de m³, con una descarga anual mínima de 8.5 m³ s⁻¹ y un máximo de 60.0 m³ s⁻¹ (WWF 2009). La calidad hidrogeoquímica de las aguas del río muestra bicarbonatación de tipo cálcica-magnésica. Además, la bahía Cacaluta está bajo la influencia de un río intermitente llamado río Cacaluta ubicado al suroriente de la cuenca del río Copalita y tiene su origen en el cerro Cimarrón en la Sierra Madre del Sur. Este río drena una superficie de 49 km² y descarga sus aguas al mar en época de lluvias (Gómez-Rojo *et al.* 2006).

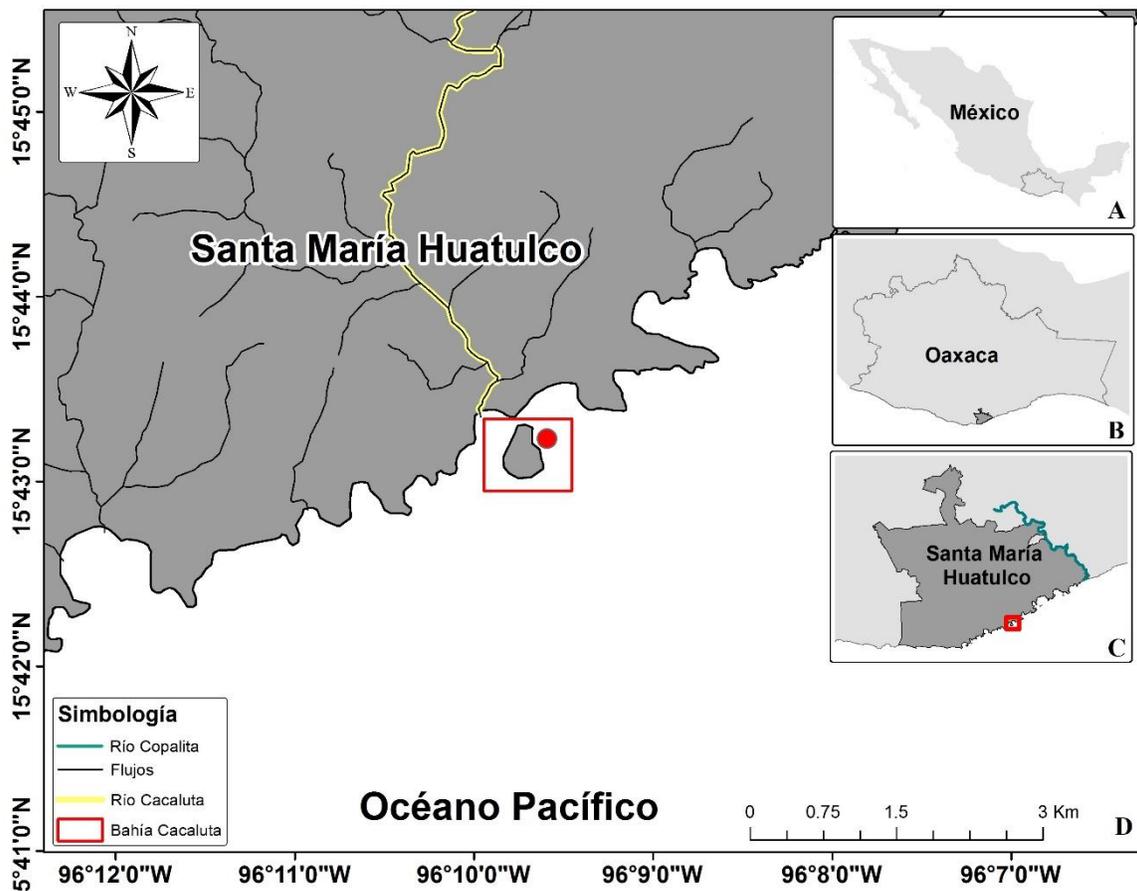


Figura 4. Área de estudio. **A.** Estado de Oaxaca. **B.** Localización del municipio de Santa María Huatulco. **C.** Ubicación de la bahía Cacaluta y el río Copalita. **D.** Estación donde se realizó el experimento para saber la tasa de crecimiento de los rodolitos (punto rojo) y ubicación del río Cacaluta.

El PNH se ubica en el margen occidental del golfo de Tehuantepec (GoT), el cual se localiza en la región del océano Pacífico nor-oriental tropical. La circulación general del Pacífico nor-oriental tropical se caracteriza por la confluencia de agua superficial

relativamente cálida con baja salinidad ($T > 25\text{ }^{\circ}\text{C}$, $S < 34$) y agua subsuperficial relativamente fría con alta salinidad ($T < 25\text{ }^{\circ}\text{C}$, $S > 34$) transportada por la Corriente Costera de Costa Rica (CCCR) de junio a noviembre (Kessler 2006). Entre el invierno y la primavera, una corriente superficial hacia el sureste que fluye a lo largo del borde norte del tazón de Tehuantepec puede alcanzar el margen occidental del golfo; esta corriente puede transportar agua mezclada del Pacífico Tropical Central de México (PTCM) relativamente cálida y salina (Trasviña & Barton 2008, Portela *et al.* 2016, 2018, Reyes-Hernández 2016, 2019).

De acuerdo con Kessler (2006) el tazón de Tehuantepec, al suroeste de Puerto Ángel, se intensifica y se acerca a la costa durante el invierno y se debilita y se localiza lejos de la costa durante el verano. Esta condición constituye una barrera estacional al flujo de agua desde el golfo hacia la costa occidental de México, sin embargo, por debajo de la termoclina, un flujo hacia el polo puede continuar a lo largo de la costa occidental de México y convertirse en la Corriente Costera Mexicana, la cual se intensifica de abril a junio y de octubre a diciembre (Lavín *et al.* 2006).

El GoT se caracteriza por ser una región altamente dinámica debido a la presencia de los vientos Tehuanos o “vientos del norte” (velocidad $> 10\text{ m s}^{-1}$), resultado de gradientes de presión entre el golfo de México y el océano Pacífico nor-oriental de octubre a abril. Estos vientos en forma de chorro cruzan desde el golfo de México hacia el océano Pacífico a través del paso Chivela como vientos fríos y secos que se extienden en forma de abanico aproximadamente 500 km hacia mar adentro y 200 km de ancho. La duración de los eventos de viento es de 2 a 6 días con ráfagas de viento hasta de 30 m s^{-1} (Barton *et al.* 1993, Trasviña *et al.* 1995, Romero-Centeno *et al.* 2003). El esfuerzo del viento produce un arrastre de agua hacia el sur el cual contribuye a la generación de un remolino anticiclónico al oeste y un remolino ciclónico al este (este último no siempre se forma) del eje principal del viento debido a los procesos de transporte y bombeo de Ekman, mezclado vertical turbulento y abordamiento. En respuesta, se produce una caída considerable de la temperatura superficial del mar, así como un incremento del fitoplancton en la capa superficial debido al levantamiento de la masa de agua subsuperficial subtropical cerca de la superficie (Romero-Centeno *et al.* 2003). La plataforma continental del golfo se extiende aproximadamente 100 km mar adentro con una profundidad promedio de 100 m, para después incrementar

drásticamente hasta 1000 m de profundidad en el este y hasta 6500 m en el oeste en un “escalón” que divide la zona oceánica de la costera (Flores-Vidal *et al.* 2014).

En el margen occidental del golfo de Tehuantepec que está protegido por la Sierra Madre del Sur, se experimenta la influencia de los vientos del norte que soplan sobre el Golfo de Tehuantepec, pero también de los vientos del oeste que frecuentemente siguen después del decaimiento de los vientos del norte (Reyes-Hernández & Ahumada-Sempoal 2022). Estos vientos son fuertes de noviembre a marzo cuando la radiación solar es baja, por lo que la disminución de la TSM y el incremento en la productividad primaria son asociados principalmente a la presencia de estos vientos (Reyes-Hernández & Ahumada-Sempoal 2022).

Asimismo, Chapa-Balcorta *et al.* (2015) han reportado condiciones oceanográficas encontradas en abril de 2013 después de cuatro eventos de vientos del norte, denominadas condiciones post-Tehuano, estas condiciones son: una región de surgencia en la costa oeste del golfo asociada a vientos del oeste con esfuerzo del viento de hasta 0.03-0.04 N m² y un transporte de Ekman de 75-96 m³ s⁻¹ 100 m⁻¹, una región altamente mezclada en el centro, remolinos de mesoescala y una corriente costera que fluye hacia el oeste, los cuales afectan el sistema de CO₂. Lo anterior resulta en altas concentraciones de CID en la superficie y valores de pCO₂, altos flujos de CO₂ en el aire y el mar, y niveles mínimos de pH superficial y saturación de aragonita. De acuerdo con los autores, la surgencia costera y el remolino ciclónico producen el levantamiento de la carboclina, y el ascenso de agua con altas concentraciones de CID (pH bajo y Ω_{Ar}) correspondientes a la masa de agua subsuperficial subtropical encontrada cerca de la superficie. Por el contrario, los remolinos anticiclónicos causan el hundimiento de agua subsuperficial, que es la principal fuente de CID en la región. La corriente costera transporta agua hacia el oeste, redistribuyendo el agua previamente mezclada, lo cual conduce a la advección de CID hacia el oeste del golfo de Tehuantepec.

De igual manera Reyes-Hernández & Ahumada-Sempoal (2022) mencionan que en el margen occidental del golfo de Tehuantepec existe un descenso de la TSM como resultado de la mezcla de agua cálida superficial con agua subsuperficial que ha sido transportada horizontalmente de la parte central del golfo. De acuerdo a los autores, este proceso se da debido a que los vientos del norte, que soplan sobre el centro del golfo, causan la formación de un frente térmico fuera de la costa debajo del lado oeste del chorro de viento. A medida

que el frente térmico se disipa, una capa superficial de agua cálida que fluye hacia el centro del golfo se mezcla con agua fría que fluye por debajo hacia el oeste, de modo que en el margen occidental del golfo el agua por debajo de los 10 m de profundidad se mueve hacia arriba y aumenta la estratificación. A medida que el viento del oeste se intensifica, se desarrolla surgencia (en los primeros 10 m) y mezcla a lo largo de la costa del margen occidental del golfo.

En las bahías de Huatulco se han registrado previamente concentraciones de CID entre 1926 y 2157 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ así como valores de pH de 7.4-8.1 y Ω_{Ar} de 0.84-4.18 para la temporada de Tehuanos. Mientras que, en la temporada de lluvias, asociada a temperaturas y salinidades menores, la concentración de CID oscila entre 1886 y 1952 $\mu\text{mol kg}^{-1}$, el pH de 7.89-8.16 y el intervalo de Ω_{Ar} es de 2.94 a 3.72 (Ruiz-Pérez 2019). Por su parte García-Burciaga *et al.* (2021) registran concentraciones mayores a 2150 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ así como valores bajos de pH (< 7.8) y $\Omega_{\text{Ar}} < 1.5$ desde los 30 hasta los 100 m de profundidad. Mientras que de los 30 m hasta la superficie registraron bajas concentraciones de CID ($< 2000 \mu\text{mol kg}^{-1}$), altos niveles de pH (> 7.9) y altos niveles de Ω_{Ar} (> 3) y Ω_{Ca} (> 6).

Respecto a la temperatura, el GoT se localiza dentro de la alberca de agua cálida del Pacífico oriental caracterizada por una TSM por encima de los 27.5 °C (Fiedler & Talley 2006). En el margen occidental del GoT (entre la bahía Tangolunda y La Boquilla) la TSM mínima ocurre en enero y julio y alcanza su máximo en agosto. La temperatura a 5 m y 24 m de profundidad alcanzan un mínimo en febrero/marzo, a 5 m la temperatura alcanza un segundo mínimo en octubre por lo que es inferior a la temperatura a 24 m en ese mes. La temperatura a 5 m alcanza su máximo en junio con un máximo relativo en diciembre/enero mientras que a 24 m el máximo es en julio/agosto (Reyes-Hernández *et al.* 2019).

Los mínimos de temperatura están asociados a una corriente divergente hacia el suroeste entre La Boquilla y Tangolunda de octubre a abril que aumenta la salinidad y reduce la temperatura en la columna de agua. Así mismo, los valores bajos de TSM en el GoT son causados por los eventos de viento que inducen la mezcla de agua debido al arrastre de agua fría de la capa subsuperficial. Por otro lado, los máximos de temperatura se asocian a una corriente convergente hacia el sureste que disminuye la salinidad y aumenta la temperatura de mayo a septiembre. De igual manera los valores altos de TSM, de abril a septiembre siguen

flujos de calor netos máximos en la superficie y velocidades de viento relativamente débiles durante la primavera (Reyes-Hernández *et al.* 2019).

6.2 Estudio piloto

Se realizó un buceo prospectivo en el mes de noviembre de 2018 para localizar la agregación de rodolitos en la bahía Cacaluta. Una vez que se encontró la agregación de rodolitos se extrajeron al azar 12 ejemplares, los cuales se tiñeron con rojo de alizarina para determinar el tiempo en el que se obtendría la mejor tinción.

Para ello las muestras se separaron aleatoriamente en tres grupos y se tiñeron de acuerdo a la técnica descrita por Rivera *et al.* (2004) en una solución de 0.025% (p/v) de rojo de alizarina en agua de mar con aireación durante 12, 18 y 24 h respectivamente. Esta prueba se realizó para determinar si las muestras podrían teñirse en menos de 24 h. Lo anterior debido a que 24 h es el tiempo utilizado en trabajos previos, sin embargo, en ninguno de ellos se menciona haber probado que este tiempo fuera el mínimo necesario para realizar una tinción efectiva de los rodolitos. Para ello, los rodolitos se enjuagaron después de cada período de tinción para verificar que las muestras conservaran el colorante, indicativo de que el pigmento fue incorporado por los organismos. El tiempo en el que las muestras no perdieron el colorante al enjuagarlas fue el de 24 h.

6.3 Recolecta, tinción, marcado y reinstalación de los rodolitos

El 27 de febrero de 2019 se recolectaron al azar 30 rodolitos mediante buceo autónomo a una profundidad aproximada de 14 m y se etiquetaron con una placa de plástico la cual se sujetó con hilo de pesca, de tal forma que posteriormente se pudiera hacer la identificación de cada organismo. De cada ejemplar se obtuvieron ramas en estado reproductivo con ayuda de pinzas de disección y espátula para realizar posteriormente la determinación taxonómica, las ramas se identificaron por la presencia de conceptáculos en la superficie del talo, los cuales se observan como pequeñas protuberancias (Fig. 3A, D).

Enseguida, se tiñeron en una solución de 0.025% (p/v) de rojo de alizarina en una hielera con agua de mar con aireación durante 24 h. Al cabo de este tiempo los rodolitos se colocaron nuevamente en el mismo punto donde fueron recolectados sujetándolos a una jaula de PVC. La jaula se sujetó con varillas metálicas de 3/8" enterradas en el sustrato arenoso (Anexo 1).

El tiempo de permanencia de los rodolitos en la bahía Cacaluta fue del 28 de febrero de 2019 al 23 de enero de 2020 (i.e., 329 días). Pasado este tiempo se recuperaron un total de 26 ejemplares, los cuales se llevaron a la Universidad del mar donde se lavaron con agua dulce, se limpiaron para retirar epífitos y se secaron al aire a temperatura ambiente durante 48 h. Finalmente se almacenaron en bolsas individuales preservándolos en sílica gel para para posteriormente estimar la tasa de crecimiento en el laboratorio de Esclerocronología, Ecología y Pesquerías de la Zona Costera del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE).

6.4 Esfericidad, forma de crecimiento e identificación taxonómica

Primero se determinó el grado de esfericidad de los rodolitos siguiendo los métodos descritos en Bosence (1976) y Bosence & Pedley (1982) midiendo los ejes largo (L), intermedio (I) y corto (S) de las superficies externas de los rodolitos. Estos datos se trazaron utilizando la hoja de cálculo TRI-PLOT (Graham & Midgley 2000) que traza datos en el diagrama de forma de guijarros de Sneed & Folk (1958) y que se puede utilizar para delinear los rodolitos como de forma esferoidal, discoidal o elipsoidal (Bosence & Pedley 1982).

Posteriormente, se determinó la forma de crecimiento de los ejemplares. Para ello, con un vernier se tomaron las medidas de ancho y alto de las ramas, así como de la separación entre ellas. Para poder asignar el tipo de crecimiento se utilizó la nomenclatura propuesta por Harvey *et al.* (2005).

Con el fin de obtener los caracteres anatómicos útiles para la determinación de las especies formadoras de rodolitos, se llevó a cabo la preparación de laminillas permanentes de las ramas seleccionadas al principio del experimento en campo con la técnica histológica definida por Riosmena-Rodríguez *et al.* (1999) y detallada en Antonio-Sánchez *et al.* (2015) (Fig. 5).

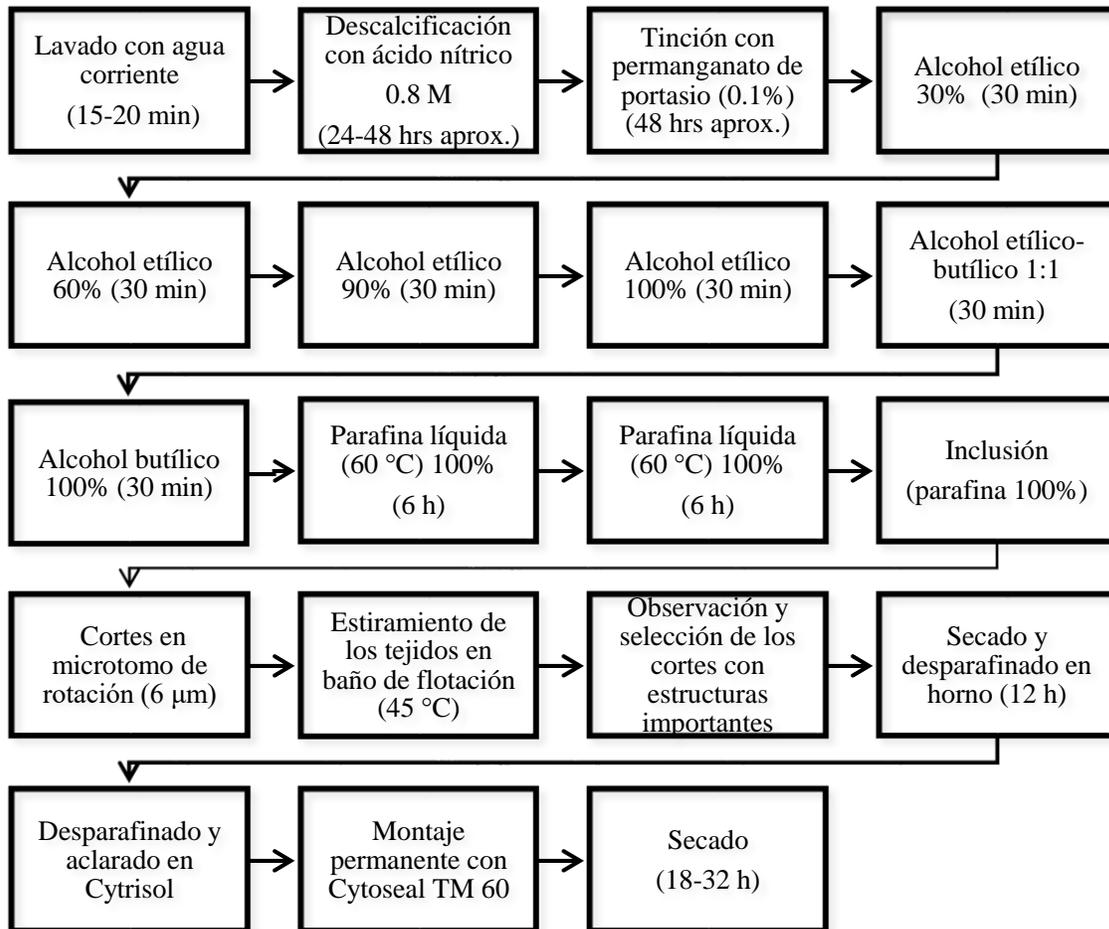


Figura 5. Etapas de la técnica histológica de Riosmena-Rodríguez *et al.* (1999) y detallada por Antonio-Sánchez *et al.* (2015) utilizada para la preparación de laminillas permanentes de ramas de rodolitos seleccionadas.

El procesamiento de los ejemplares para la identificación de especies se llevó a cabo en el Laboratorio de Histología de la Universidad del Mar mediante un procesador de tejidos automático, un dispensador de parafina, un micrótopo de rotación RM2145 (los tres de marca Leica), un baño de flotación Riosa, un microscopio óptico Olympus CX21, un horno Feliza y un medio de inclusión tisular Paraplast plus.

Las laminillas permanentes obtenidas se observaron en un microscopio óptico Carl Zeiss a diferentes aumentos (20x, 40x, 60x, 100x) en el Laboratorio de Oceanografía Geológica de la Universidad del Mar. Los caracteres diagnósticos se fotografiaron a los mencionados aumentos con una cámara digital marca Carl Zeiss montada en el microscopio, y mediante el programa Axio vision versión 4.8. Con este programa también se realizaron

conteos y medición de células, así como estructuras reproductivas. Se seleccionaron las imágenes que mostraron claramente las características morfológicas y anatómicas de los taxones. Dichas imágenes se editaron con el programa Adobe Photoshop CS6 versión 13.0 y mediante el programa PowerPoint 2016 se elaboraron láminas compuestas con las imágenes de los caracteres diagnósticos de cada taxón determinado.

Finalmente, la determinación genérica de los ejemplares se realizó con las guías publicadas por Harvey & Woelkerling (2007). Mientras que la determinación de especies fue a partir de la clave de identificación de Wilks & Woelkerling (1995), Riosmena-Rodríguez (1999) y Fragoso & Rodríguez (2002).

6.5 Cuantificación de la tasa de crecimiento

En este estudio, el crecimiento de algas rojas coralinas no geniculadas se refiere a la extensión vertical de las capas de células que aumenta el grosor del talo (medida como distancia), la cual aumenta el área de superficie a tasas de milímetros por año (mm año^{-1}) (Lewis *et al.* 2017).

De los 26 rodolitos recuperados se eligieron 12 al azar y se procesaron mediante la técnica petrográfica descrita por Rivera *et al.* (2004) para obtener las secciones de los rodolitos donde se pudiera apreciar el crecimiento de los ejemplares a partir de la marca de rojo de alizarina. Para ello, primero se incluyó cada rodolito en resina epóxica con el fin de evitar que la superficie se astillara y se perdiera el crecimiento durante el corte. Posteriormente, las muestras se cortaron utilizando una cortadora de alta velocidad con disco de punta de diamante siguiendo su eje más largo y por el centro. Una vez obtenidos los cortes se pulieron las superficies para remover las estrías producidas durante el corte hasta obtener una superficie lustrosa.

Finalmente, cada muestra se observó con un estereoscopio con cámara y se realizaron mediciones para obtener el crecimiento de cada ejemplar a partir de la marca de rojo de alizarina hacia el extremo apical. Para ello se realizaron mediciones en diferentes ramas de forma aleatoria alrededor de todo el perímetro de cada corte para finalmente obtener un promedio de crecimiento por cada rodolito.

La extensión cuantificada en 329 días (d) se convirtió a tasa de crecimiento anual (TC) con la siguiente ecuación:

$$TC \text{ (mm año}^{-1}\text{)} = (E/329 \text{ d}) \times 365 \text{ d año}^{-1}$$

Donde E es la extensión apical en mm.

Cabe mencionar que los 14 rodolitos restantes no se incluyeron en resina para poder determinar su tasa de calcificación en un estudio posterior.

6.6 Medición de la temperatura del agua, pH y Ω_{Ca}

Debido a que en el presente estudio no fue posible obtener datos *in situ* en la bahía Cacaluta y a que se pretendió contrastar la tasa de crecimiento de los rodolitos en el margen occidental del golfo de Tehuantepec, dadas las condiciones oceanográficas particulares de esta zona de estudio, con respecto a otras regiones (v.g. Guerrero y golfo de California), se obtuvieron bases de datos de variables oceanográficas medidas *in situ* en otras bahías de Huatulco que también corresponden al margen occidental del golfo de Tehuantepec en diferentes años con el fin de describir el patrón temporal y espacial de la temperatura del agua (T), pH y Ω_{Ca} en la zona de estudio.

Una base de datos fue de La Entrega y Maguey correspondiente a los meses de marzo, mayo y septiembre de 2013, julio, agosto y diciembre de 2014 y enero de 2015 la cual contiene datos de T, salinidad (S), densidad, CID, alcalinidad total y pH (Chapa-Balcorta *et al.* 2015). Otra base de datos fue de la desembocadura del río Copalita, bahía Conejos, Tangolunda, Santa Cruz y Maguey correspondiente a noviembre de 2016 y agosto de 2017 la cual contiene datos de T, S, CID, alcalinidad, pH, Ω_{Ar} y Ω_{Ca} . Ambas con datos a profundidades de 0, 10, 20 y 30 m (Ruiz-Pérez 2019).

Además, se obtuvo una base de datos de la bahía Dos hermanas con datos de temperatura del agua de noviembre de 2019 a enero de 2020 a 20 m de profundidad y datos satelitales mensuales de temperatura del agua de enero de 2019 a enero de 2020 a partir de imágenes satelitales de Operational Mercator global ocean analysis and forecast system, producto de nivel 4 (L4), en formato NetCDF-3 a resolución en coordenadas geográficas de 1/12° (<https://resources.marine.copernicus.eu>). Las cuales se procesaron para extraer datos a 0, 13 y 15 m.

Estos datos se validaron a través de una prueba t-student en el programa STATISTICA 7 para saber si existían diferencias significativas entre los datos extraídos de

las imágenes satelitales del área de estudio a 0, 13 y 15 m de profundidad del periodo enero 2019 a enero 2020 y los medidos *in situ* en otros años a las mismas profundidades.

A partir de los datos de CID, alcalinidad total, temperatura y salinidad se calcularon valores faltantes de pH y Ω_{Ca} de la base de datos del 2013 al 2015 mediante el programa CO2sys_v2.2.xlsx (Lewis & Wallace 1998). Posteriormente, en el programa STATISTICA 7 se comprobaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad y se realizaron análisis de correlación y regresión lineal simple entre la T y pH, S y pH y pH y Ω_{Ca} de todos los años a las diferentes profundidades; así como entre T y pH, S y pH y pH y Ω_{Ca} de cada base de datos por separado. Una vez analizados los datos se eligieron las ecuaciones con el coeficiente de correlación (R) más alto para calcular los valores de pH y Ω_{Ca} del periodo de estudio.

Para el caso del pH la correlación más alta fue con la temperatura del agua entre los datos de noviembre de 2016 y agosto de 2017 con valor de $R= 0.8529$, así mismo la relación más alta entre pH y Ω_{Ca} se presentó entre los datos de esta misma base con un valor de $R= 0.9760$. El pH se calculó a partir de valores de temperatura por medio de la siguiente ecuación obtenida a través de la regresión lineal:

$$\text{pH} = 6.5266 + 0.0522 * T$$

Mientras que la Ω_{Ca} se obtuvo a partir de los datos de pH obtenidos de la ecuación anterior mediante la siguiente ecuación resultante de la regresión lineal:

$$\Omega_{Ca} = -48.7511 + 6.6746 * \text{pH}$$

Aunado a estos análisis, se realizaron series de tiempo de los valores de T, pH y Ω_{Ca} obtenidos a partir de las bases de datos e imágenes satelitales con el fin de observar los patrones de variación temporal de dichas variables.

7. Resultados

7.1 Esfericidad, forma de crecimiento e identificación taxonómica

Se recuperaron 26 de los 30 rodolitos usados en el experimento de campo. De estos 26 rodolitos, el 53.9 % presentó una forma de crecimiento incrustante-grumosa, el 15.4 % grumosa, el 11.5 % incrustante-verrugosa, el 11.5 % verrugosa, y el resto (7.7 %) fruticosa (Fig. 6). Con respecto al grado de esfericidad el 88.5 % fue esferoidal, 7.7 % elipsoidal y el 3.8 % discoidal (Fig. 7).

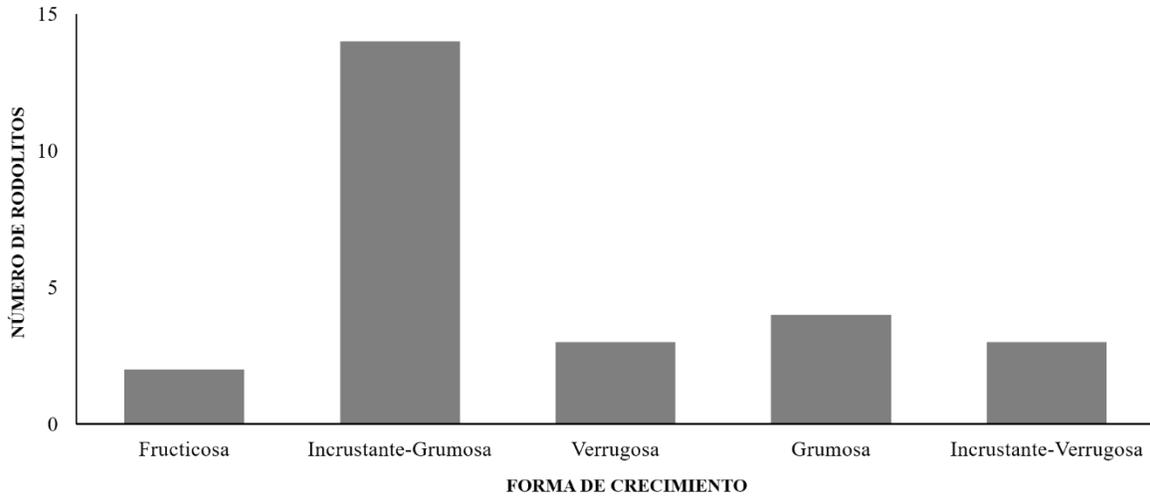


Figura 6. Formas de crecimiento de los rodolitos en la bahía Cacaluta, Oaxaca, México.

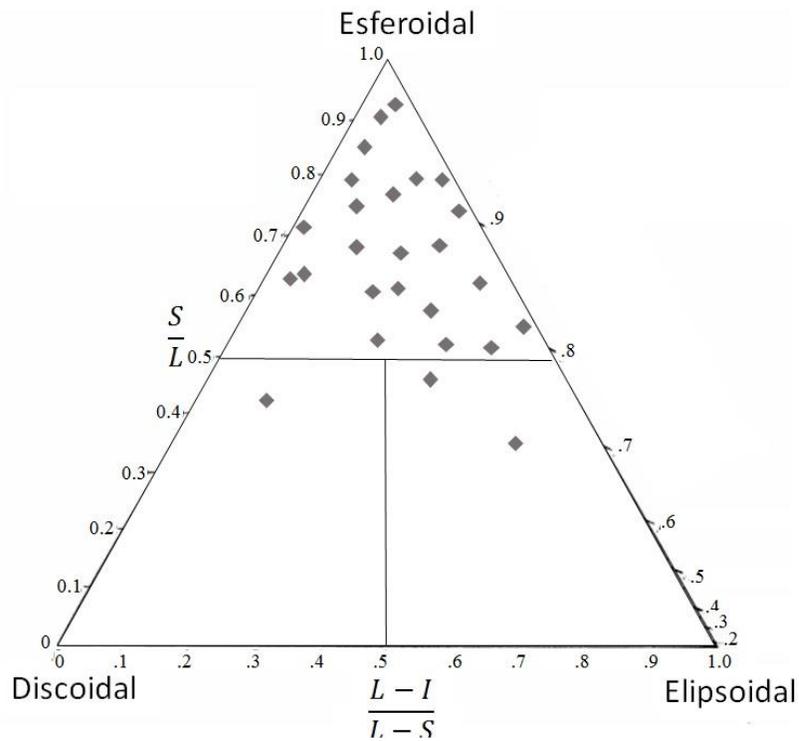


Figura 7. Gráfico TRI-PLOT de Graham & Midgley (2000) en el que se muestra el grado de esfericidad de los rodolitos presentes en la bahía Cacaluta, Oaxaca, México.

Se obtuvieron 90 laminillas como resultado del procesamiento histológico de las muestras. En la mayoría de los ejemplares solo se pudieron observar caracteres vegetativos

como son la forma de las células epiteliales, el tamaño de las células subepiteliales y el tipo de conexiones celulares. Únicamente en 10 de los 26 ejemplares se observaron estructuras reproductivas útiles para la determinación a nivel de género y/o especie. Logrando así determinar la presencia de *Lithophyllum* sp. y *Lithothamnion cf muelleri*. A continuación, se presenta la diagnosis de los taxones.

Reino Plantae Haeckel, 1866

Filo Rhodophyta Wettstein, 1901

Clase Florideophyceae Cronquist, 1960

Orden Corallinales P.C Silva & H.W. Johansen, 1986

Familia Corallinaceae (J.V.Lamouroux) A.S. Harvey *et al.*, 2003

Subfamilia Lithophylloideae Setchell, 1943

Género *Lithophyllum* Philippi, 1837

***Lithophyllum* sp.**

Material tipo del género: *Lithophyllum incrustans* Philippi. Lectotipo en una concha de un gasterópodo, LD 943.10.34; designado por Woelkerling (1983: 315, figs. 15-23).

Localidad tipo del género: Sicily, Italia (Philippi 1837: 388).

Descripción

Anatomía y morfología vegetativa

Talo calcificado que crece de forma fruticosa con estructura pseudoparenquimatoso (Figs. 8A-C). La construcción del talo es monómera y consiste en un solo sistema de filamentos ramificados que contribuyen a un núcleo ventral y una región periférica, donde las porciones de los filamentos centrales o sus derivados se curvan hacia afuera hacia la superficie del talo (Fig. 8B). En la superficie del talo las células epiteliales de los filamentos tienen paredes distales redondeadas y/o aplanadas, pero no acampanadas. Las células de filamentos adyacentes están unidas por conexiones pit secundarias, fusiones celulares ausentes. Las células subepiteliales iniciales son del mismo tamaño o más largas que sus derivados inmediatos (Fig. 8C). Tricocitos ausentes. Los ejemplares analizados presentaron un grado de esfericidad esferoidal. No se observaron estructuras de reproducción.

Material examinado: Bahía Cacaluta, Oaxaca (15.72 °N, 96.16 °O): PC003, PC004, PC008.

Notas taxonómicas

De acuerdo con Harvey y Woerlkerling (2007), *Lithophyllum* Philippi, 1837 es el único género que combina la presencia de células epiteliales redondeadas, células subepiteliales iniciales tan largas o más largas que sus derivados inmediatos y conexiones pit secundarias. Sin embargo, para determinar la especie hace falta observar los caracteres reproductivos tales como la forma y tamaño de los conceptáculos tetraesporangiales.

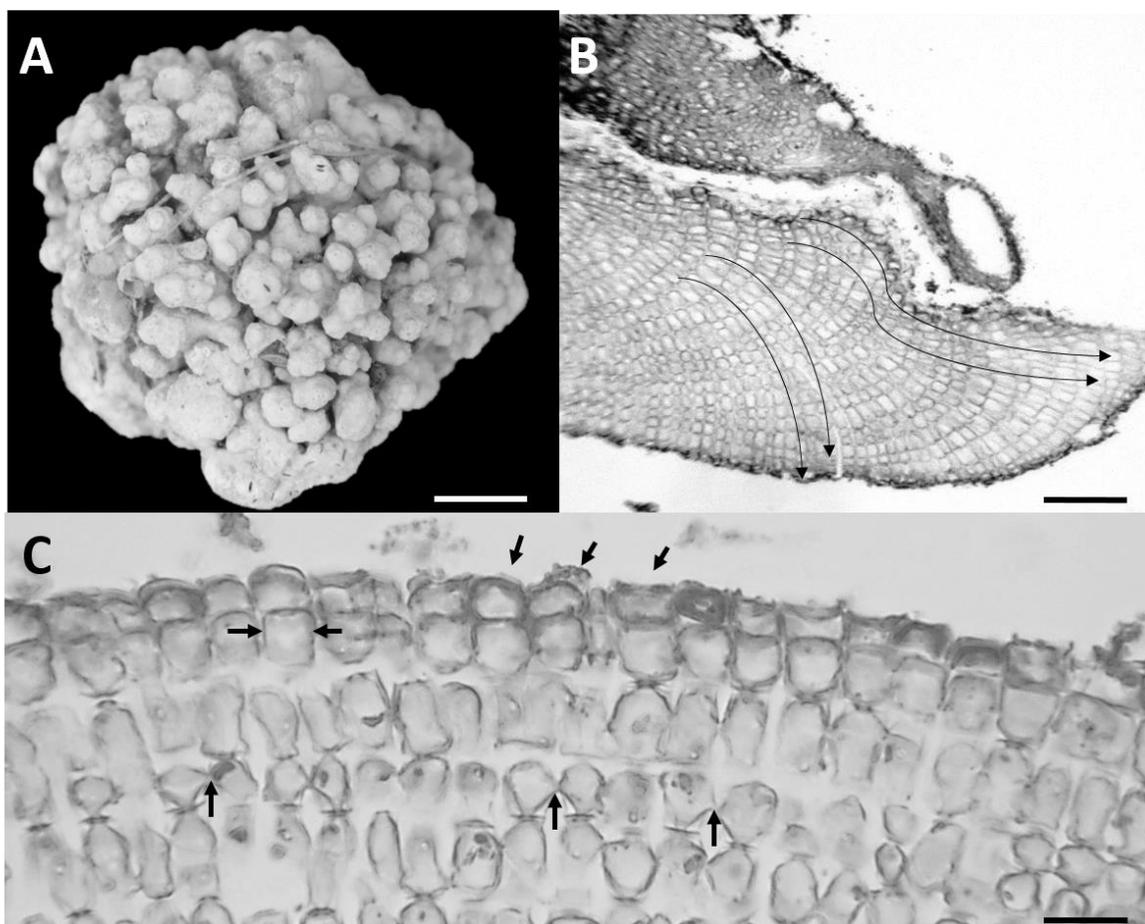


Figura 8. *Lithophyllum* sp. **A.** Forma de crecimiento fruticosa. **B.** Construcción del talo monómera. **C.** Células epiteliales redondeadas y aplanadas (flechas hacía abajo). Células subepiteliales iniciales tan largas o más largas que sus derivados inmediatos (flechas horizontales). Conexiones pit secundarias (Flechas hacía arriba). Barra de escala: A, 1 cm; B, 50 μ m; C, 10 μ m.

Subfamilia Melobesioideae Bizzozero, 1885

Género *Lithothamnion* Heydrich, 1897

Lithothamnion cf. muelleri

Material tipo de la especie nominal: Lectotipo en CN (Herbario Lenormand, no numerado) de Western Port Bay, Victoria, colectado por W.H. Harvey 1851 (Comunicado por F. Mueller); designado por Woelkerling (1983, p. 193, Fig. 1A); descrito en Woelkerling (1983, Fig. 29) y en Wilks & Woelkerling (1995: 555). Isolectotipos: MEL 588439; L 941.149-249 (Comunicado por Lenormand) (Womersley 1994).

Sinónimos heterotipos: *Archaeolithothamnion mirabile* Foslie 1899, *Lithothamnion muelleri* f. *cingens* Foslie 1900, *Lithothamnion gabrieli* Foslie 1905, *Lithothamnion mirabile* (Foslie) Foslie 1909, *Mesophyllum gabrielii* (Foslie) W.H. Adey, 1970.

Localidad tipo de la especie nominal: Western Port, Victoria, sur de Australia (Wilks & Woelkerling 1995:555).

Descripción

Morfología y anatomía vegetativa

Talos calcificados que crecen de forma incrustante-grumosa, fructicosa y verrugosa, presentan un núcleo de roca o coral. Las ramas son cilíndricas y miden entre 5-7 mm de diámetro y 2-8 mm de alto (Fig. 9). Todas las ramas son pseudoparenquimatosas con construcción monómera. La estructura monómera interna de los rodolitos consiste en un solo sistema de filamentos ramificados que forman un núcleo ventral y una región periférica. Las células epiteliales presentan una forma acampanada, miden entre 2-5 μm de largo y 7-10 μm de diámetro (Fig. 10A). Las células subepiteliales son similares en longitud o más cortas que sus derivados internos inmediatos (Fig. 10B). Las células de los filamentos miden entre 10-30 μm largo y 7-15 μm de diámetro, y están unidas por fusiones celulares (Fig. 10B, C). No se observa la presencia de tricocitos. Las bandas de crecimiento son claramente visibles en varios ejemplares. El 87.5 % de los ejemplares observados presentaron grado de esfericidad esferoidal, el 8.3 % elipsoidal y el 4.2 % discoidal.

Anatomía reproductiva

En la superficie del talo reproductivo, cada conceptáculo multiporado presenta un techo sobresaliente que a veces se hunde en el centro dejando el margen elevado como un anillo (Fig. 11A). En los conceptáculos tetrasporangiales, los filamentos del techo que bordean los

canales de los poros están compuestos de 3-5 capas de células de tamaño y forma similares a otras células de filamentos del techo, y no hay depresión alrededor del poro. Las cámaras de los conceptáculos presentan un diámetro de 300-450 μm y una altura de 100-250 μm . Los tetraesporangios maduros presentan un arreglo zonado, tienen un diámetro de 35-52 μm y una altura de 35-70 μm (Figs. 11B-D). No se observaron conceptáculos gametangiales ni carpoesporangiales.

Material examinado: Bahía Cacaluta, Oaxaca (15.72 °N, 96.16 °O): PC013, PC0017, PC021, PC027, PC028.

Distribución geográfica

Atlántico Oriental Tropical y subtropical. Atlántico Occidental: Argentina y Brasil. En el sureste de Asia: Golfo de Arabia. En Asia: Corea. En la Antártida y las Islas sub-antárticas (Guiry & Guiry 2021). Al sur de Australia en el Puerto Occidental, Victoria. En el Pacífico Oriental: En Washington, Baja California Sur, Nicaragua y Costa Rica (Robinson *et al.* 2013). En el Pacífico Sur de México: playas Manzanillo y Carey (Peralta García & Rosas-Alquicira 2014), en Punta Maldonado, Guerrero; en La Entrega, Tijera e Isla Cacaluta, Oaxaca (Antonio-Sánchez 2019).

Notas taxonómicas

Los caracteres que permitieron diferenciar al género *Lithothamnion* de *Lithophyllum* fueron principalmente la forma de las células epiteliales y el tipo de conexiones celulares, ya que *Lithothamnion* presenta células epiteliales acampanadas y células de filamentos adyacentes unidas fusiones celulares, mientras que *Lithophyllum* cuenta con células epiteliales redondeadas y/o aplanadas y conexiones pit secundarias. Además, en *Lithothamnion* los tetraesporangios se originan en conceptáculos multiporados (que en este caso si pudieron ser observados) mientras que en *Lithophyllum* se originan en conceptáculos uniporados (no observados en este estudio) (Harvey & Woelkerling 2007). Hasta el momento la única especie del género *Lithothamnion* registrada para la costa de Oaxaca es *Lithothamnion muelleri* (Peralta-García & Rosas-Alquicira 2014) la cual se caracteriza porque la forma y tamaño de las células de los filamentos es semejante a las que bordean los canales del poro del conceptáculo y por la ausencia de depresiones en el techo de los conceptáculos (Wilks & Woelkerling 1995). Dichas características se observaron en los ejemplares de *Lithothamnion*, sin embargo, debido a que la localidad tipo de *Lithothamnion muelleri* se

ubica en Australia, una región muy alejada del área de estudio, y a que aún no hay suficientes estudios que validen la presencia de esta especie en regiones biogeográficas distintas, los ejemplares observados en el presente estudio se determinan como cercanos (cf.) a la especie nominal.

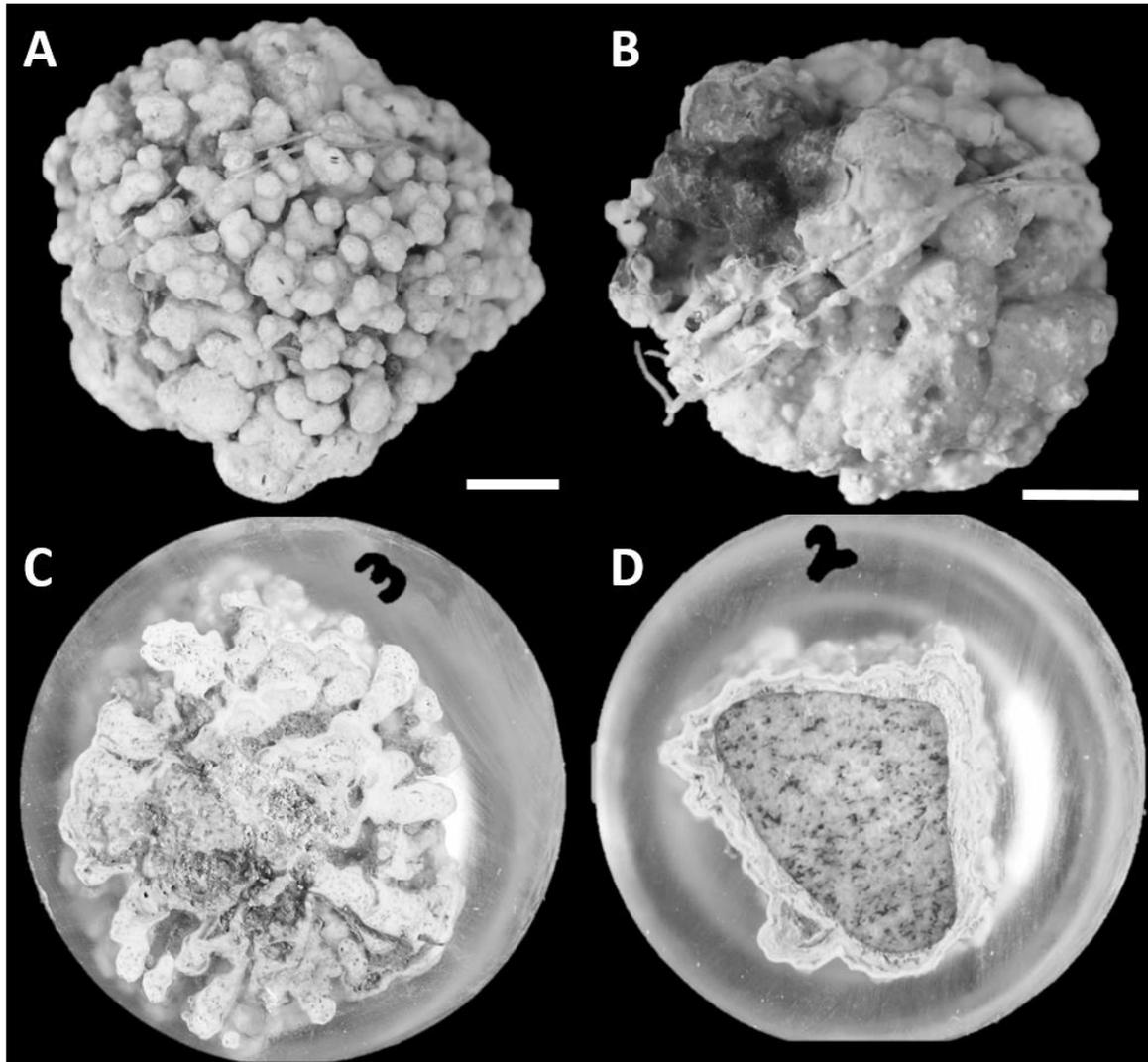


Figura 9. Anatomía vegetativa de *Lithothamnion cf. muelleri*. **A.** Forma de crecimiento fructicosa. **B.** Forma de crecimiento grumosa-verrugosa. **C.** Núcleo de coral. **D.** Núcleo de roca. Barra de escala: 1 cm.

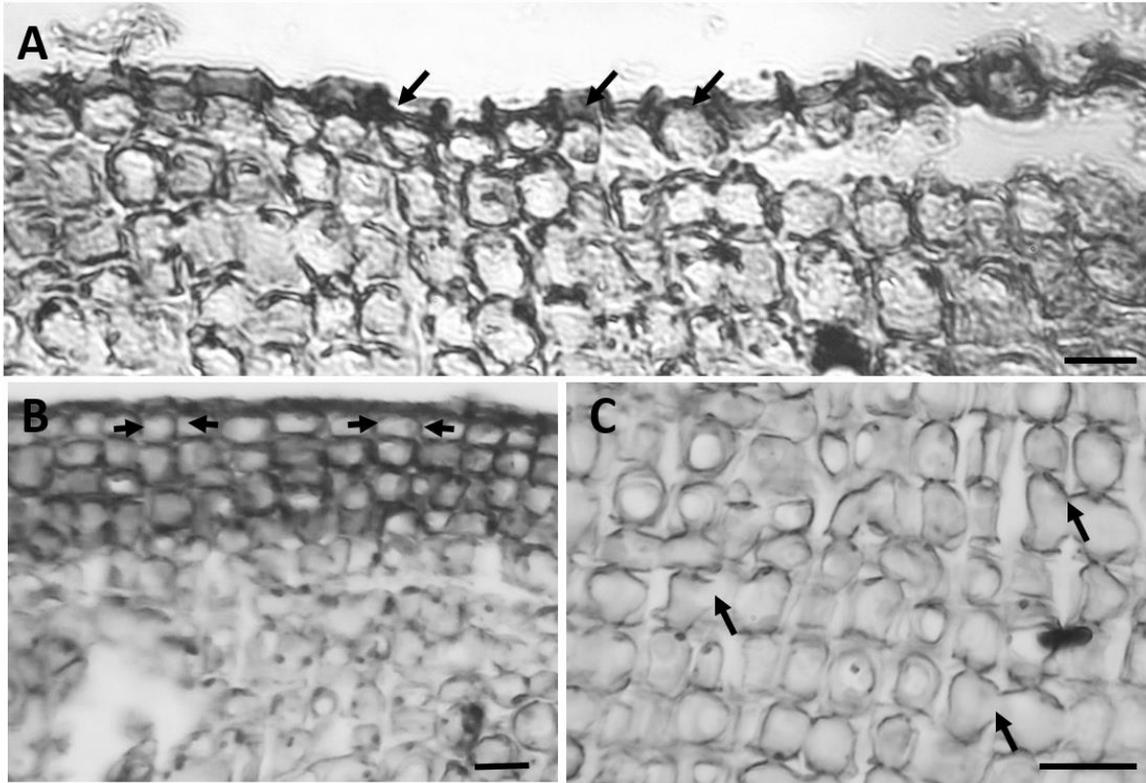


Figura 10. Anatomía vegetativa de *Lithothamnion* cf. *muelleri*. **A.** Células epiteliales acampanadas (Flechas hacia abajo). **B.** Células subepiteliales iniciales de tamaño similar a sus derivados inmediatos (Flechas horizontales). **C.** Células de los filamentos adyacentes unidas por fusiones celulares (Flechas hacia arriba). Barra de escala: 10 μ m.

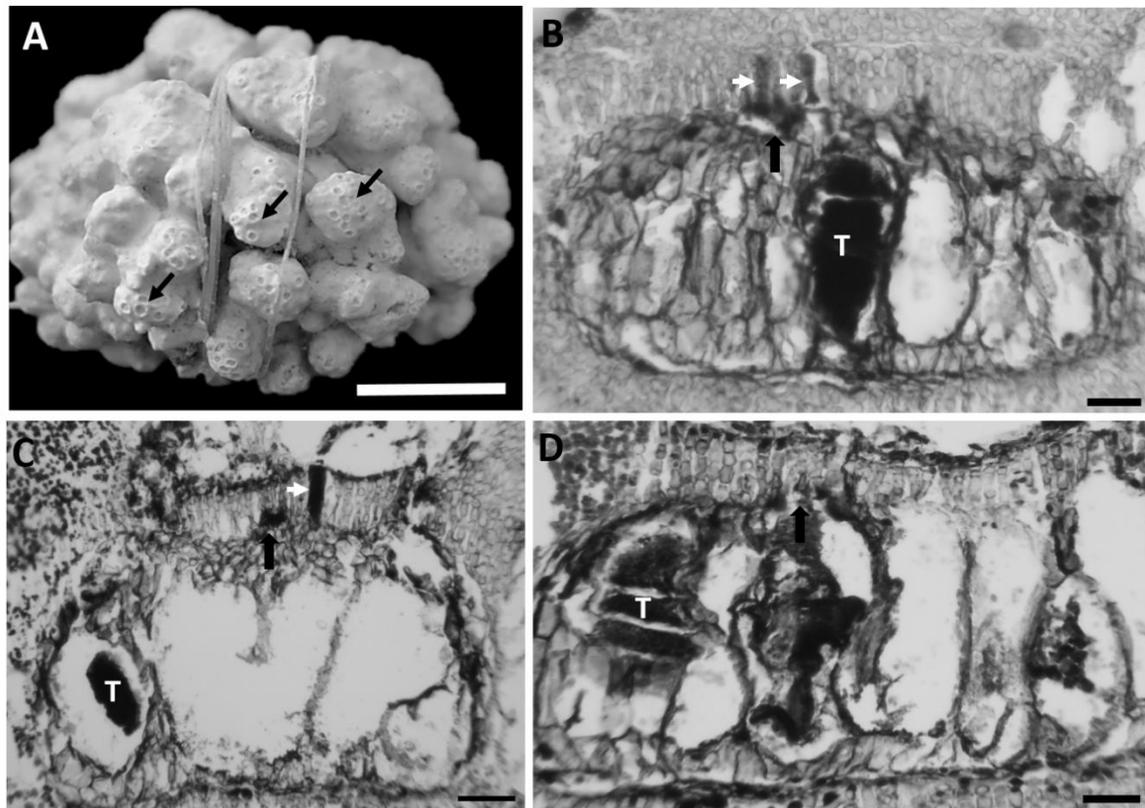


Figura 11. Anatomía reproductiva de *Lithothamnion* cf. *muelleri*. **A.** Talo reproductivo. Conceptáculos con techos hundidos. **B.** Conceptáculo tetrasporangial multiporado. Se observa ausencia de depresiones en el techo de los conceptáculos (flecha hacia arriba), tetrasporangio zonado (T) y tapones apicales en los poros del conceptáculo (flechas horizontales). **C.** Filamentos que bordean los poros compuestos de células de tamaño y forma similar a las demás células. **D.** Conceptáculo tetrasporangial multiporado con un tetrasporangio zonado (T). Barra de escala: A, 1 cm; B-D, 20 μm .

7.2 Tasa de crecimiento

Los rodolitos analizados en el presente estudio presentaron tallas de 2.5 a 6.6 cm. Se observó que el material del núcleo fue de roca en un 58.3 % y en un 41.7 % de coral. La tasa de crecimiento anual promedio de los 12 rodolitos analizados fue de 0.34 mm año^{-1} con un mínimo de 0.06 mm año^{-1} y un máximo de 0.7 mm año^{-1} . De estos, cinco pertenecen a la especie *Lithothamnion* cf. *muelleri* los cuales presentaron tasas de crecimiento de 0.39 a 0.71 mm año^{-1} con un promedio de 0.54 mm año^{-1} , mientras que el resto pertenece a los rodolitos identificados solo hasta nivel de la familia Corallinaceae y presentaron tasas de crecimiento de 0.06 a 0.33 mm año^{-1} con un promedio de 0.2 mm año^{-1} . Los rodolitos pertenecientes a

Lithophyllum sp. se encuentran dentro de los ejemplares que fueron reservados para medir la tasa de calcificación.

7.3 Temperatura, pH y Ω_{Ca}

La temperatura promedio durante el periodo de estudio fue de 27.8 °C con un mínimo de 25.8 °C y un máximo de 30.4 °C. Por otra parte, el pH fluctuó entre 7.8 y 8.1 con un promedio de 7.9. La Ω_{Ca} , por otro lado, varió de 3.8 a 5.4 con un promedio de 4.5. En cuanto a la variación temporal, durante el periodo de estudio la temporada de lluvias se caracterizó por una temperatura de 27.2 a 30.5 °C con un promedio de 29.2 °C, un pH de 7.9 a 8.1 con un promedio de 8.0 y Ω_{Ca} de 4.2 a 5.4 con un promedio de 4.9, mientras que en la temporada de estiaje la temperatura fue de 25.7 a 28.1 °C con un promedio de 26.8 °C, el pH de 7.8 a 7.9 con un promedio de 7.9 y la Ω_{Ca} varió de 3.7 a 4.6 con un promedio de 4.15. Las tres variables presentaron su mínimo en abril y el máximo en julio. Los valores mínimos y máximos de las variables coinciden con la época de Tehuanos (noviembre-abril) y de lluvias (mayo-octubre) respectivamente (Fig. 12).

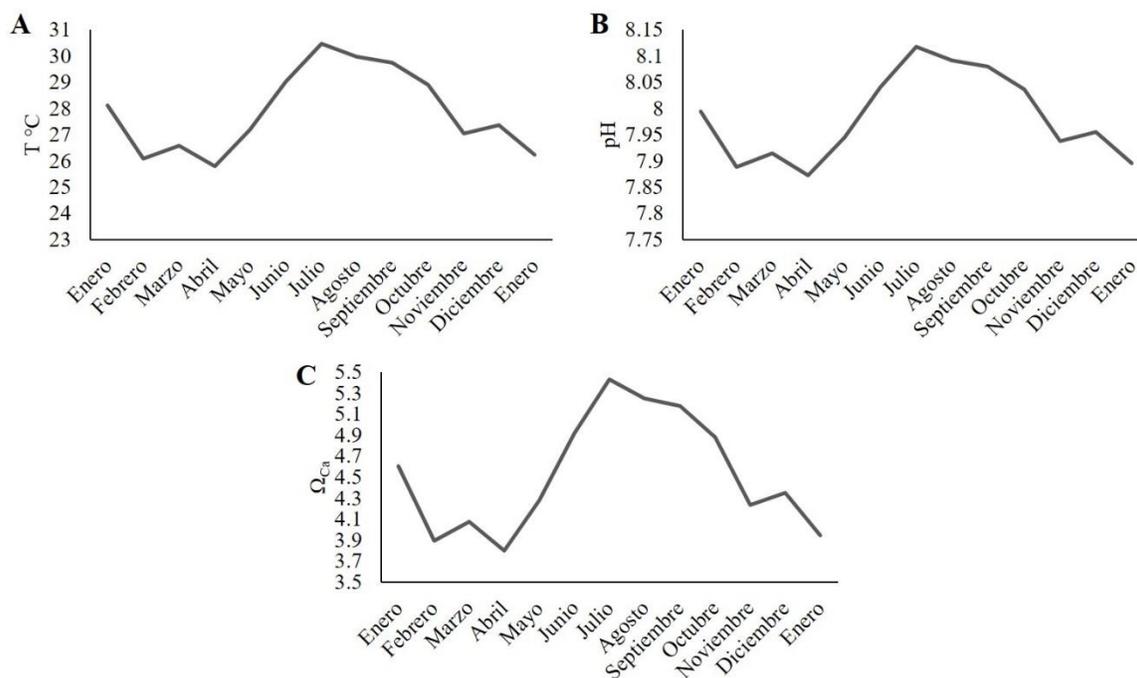


Figura 12. Valores mensuales de temperatura, pH y Ω_{Ca} en la bahía Cacaluta, Oaxaca, México de enero 2019 a enero 2020.

Por otro lado, al realizar las series de tiempo para observar la variación temporal de temperatura, en los meses registrados para el año 2013 el mínimo se presentó en marzo y el máximo en septiembre a profundidades de 0, 10 y 20 m, mientras que a 30 m el mínimo fue en septiembre y el máximo en mayo. En el 2014 el mínimo fue en diciembre y el máximo en julio a profundidades de 0, 10 y 20 m, mientras que a 30 m el mínimo fue en diciembre y el máximo en agosto. Para los años 2015 a 2017, los meses de enero y noviembre de 2015 y 2016 respectivamente presentaron valores más bajos que lo registrado en agosto para el 2017 a las diferentes profundidades (Fig. 13). Como puede observarse, los valores mínimos de temperatura se presentaron en temporada de Tehuanos (época de estiaje, noviembre-abril), mientras que los valores máximos se presentaron en temporada de lluvias (mayo-octubre). Por lo tanto, en general, la variación temporal observada en el registro de temperatura en años anteriores al periodo de estudio coincide con el patrón de temperatura observada durante el experimento en campo.

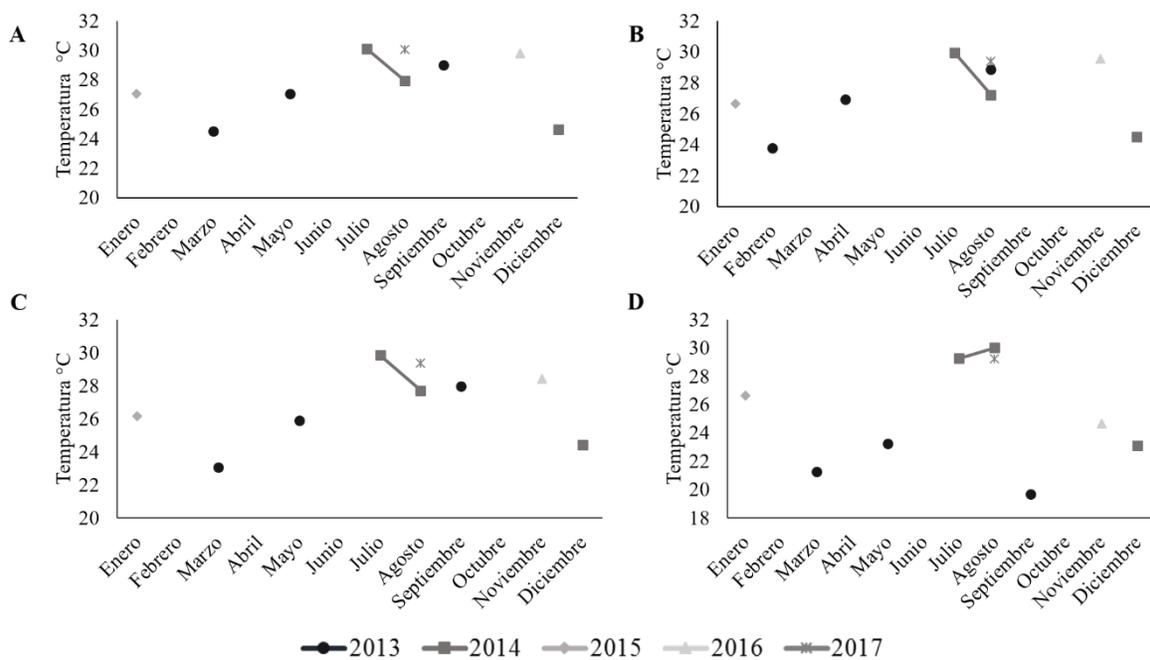


Figura 13. Variación temporal de la temperatura del agua en las bahías de Huatulco, Oaxaca, México a diferentes profundidades. **A.** 0 m, **B.** 10 m, **C.** 20 m y **D.** 30 m.

En cuanto a la variación temporal del pH, en el 2013 a 0, 10 y 20 m de profundidad los valores mínimos se presentaron en el mes de marzo y los máximos en septiembre mientras que a 30 m el mínimo fue en marzo y el máximo en mayo. Cabe resaltar que el valor mínimo de pH registrado a 30 m fue de 7.4. En el 2014 los valores mínimos de pH se presentaron en diciembre a todas las profundidades y el máximo en julio a 0, 10 y 30 m mientras que a 20 m el máximo fue en agosto. Del 2015 al 2017, los valores mínimos se presentaron en el mes de enero a 0, 10 y 20 m y en noviembre a 30 m mientras que los máximos se observaron en el mes de agosto a las diferentes profundidades. De igual manera en el pH los valores mínimos se observaron en la temporada de Tehuanos mientras que los valores máximos en temporada de lluvias.

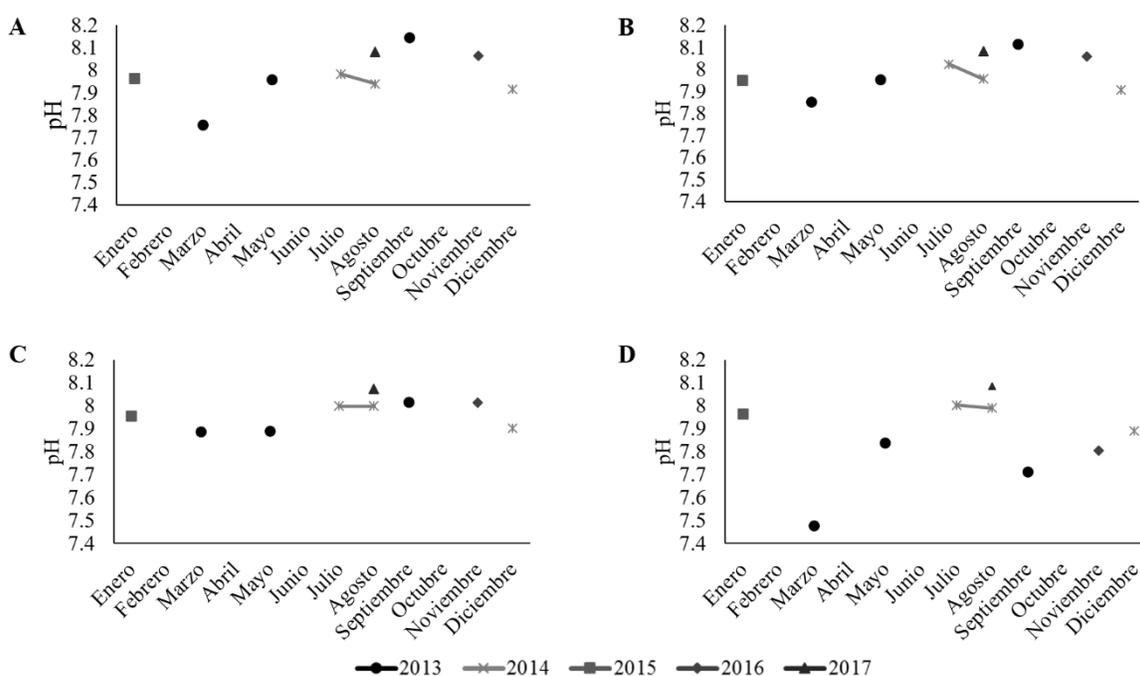


Figura 14. Variación temporal de pH en las bahías de Huatulco, Oaxaca, México a diferentes profundidades. **A.** 0 m, **B.** 10 m, **C.** 20 m y **D.** 30 m.

8. Discusión

8.1 Taxonómica

En el presente estudio se determinó la presencia de *Lithophyllum* sp. y *Lithothamnion* cf. *muelleri*. Para el caso de *Lithophyllum* sp., los caracteres diagnósticos a nivel de género fueron la presencia de células epiteliales redondeadas y/o aplanadas, células de los filamentos

celulares ordenadas de menor a mayor tamaño y conexiones pit secundarias. De acuerdo con Harvey & Woelkerling (2007) este es el único género con esta combinación de caracteres que forma rodolitos. Hasta el momento en el PSM se han registrado cuatro especies de *Lithophyllum* que forman rodolitos las cuales son: *Lithophyllum corallinae*, *L. frondosum*, *L. margaritae* y *L. stictaeforme*. Sin embargo, en este estudio no fue posible determinar la especie de *Lithophyllum* presente debido a que no se logró observar los caracteres relacionados con la anatomía reproductiva, los cuáles son importantes para delimitar especies dentro de este género. Estos caracteres son: la forma y tamaño de los conceptáculos tetraesporangiales uniporados, la distancia en número de células a las cuales se ubican los techos y pisos de los conceptáculos tetraesporangiales uniporados, las células alrededor del poro de los conceptáculos, la presencia o ausencia de collumnela y la anatomía del canal del conceptáculo (Woelkerling & Campbell 1992; Verheij 1994; Chamberlain 1996, Riosmena-Rodríguez *et al.* 1999, García-López *et al.* 2013). Para futuros estudios se sugiere un mayor esfuerzo de muestreo de ramas reproductivas, esto con la finalidad de poder realizar la técnica histológica en más de una ocasión e intentar obtener los caracteres necesarios para la identificación en caso de no observarlos en una primera inclusión. En el presente estudio, lo anterior no fue posible debido a que las ramas se obtuvieron antes de la tinción para el experimento de crecimiento *in situ*.

Con respecto a *Lithothamnion cf. muelleri*, los caracteres que distinguen a la especie nominal *Lithothamnion muelleri* de acuerdo con Wilks & Woelkerling (1995) fueron observados en el presente estudio y combinados con otros caracteres, coinciden con la descripción de la especie nominal. Estos caracteres son: 1) la forma y tamaño de las células que componen los filamentos celulares, los cuales son semejantes a las que bordean los canales del poro del conceptáculo y 2) la ausencia de depresiones en el techo de los conceptáculos.

Estudios previos indican que *L. muelleri* presenta una amplia distribución desde el Pacífico Occidental (Australia, Corea y Nueva Zelanda; Wilks & Woelkerling 1995, Womersley 1996, Lee & Kang 2001, Nelson 2012) hasta el Pacífico Oriental (Washington a Costa Rica; Rivera *et al.* 2004, Foster *et al.* 2007, Riosmena-Rodríguez *et al.* 2012, Robinson *et al.* 2013, Peralta-García & Rosas-Alquicira 2014), el Atlántico suroeste (Brasil; Amado-Filho *et al.* 2010), occidental tropical y subtropical (Wynne 2011). Sin embargo, la localidad

tipo de *L. muelleri* es Western Port, Victoria en Australia por lo que para validar su presencia en otras regiones del mundo se requiere la comparación con material tipo, lo cual no fue posible en el presente estudio. Si bien Peralta-García & Rosas-Alquicira (2014) reportaron la presencia de *L. muelleri* en la bahía Cacaluta su identificación tampoco fue validada a través de la revisión de material tipo.

Con respecto a otros estudios dentro del PSM, en la reconstrucción filogenética realizada por Antonio-Sánchez (2019), el autor determinó que *Lithothamnion cf. muelleri* es muy diferente a la secuencia no publicada denominada “*Lithothamnion muelleri*” por Hernández-Kantún (2016) pero que se asemeja genéticamente a *Lithothamnion* sp. descrita para las costas de Panamá por Richards *et al.* (2016). Sin embargo, Antonio-Sánchez (2019) no comparó a *L. cf. muelleri* con alguna secuencia del lectotipo o material topotipo. Por lo que no pudo validar la presencia de *L. muelleri* en el PSM.

Por otro lado, recientemente algunos autores en sus descripciones mencionan que el número de poros que se observa en los conceptáculos tetraesporangiales en la superficie del talo, además del número de células en forma de roseta que bordean los poros también pueden ser caracteres diagnósticos de esta especie, así como la forma y posición de estas células (Robinson *et al.* 2013). Sin embargo, estos caracteres no se pudieron observar en el presente estudio debido a que para ello se requiere microscopía electrónica de barrido. Por lo anterior, aún se requiere el empleo de técnicas morfológicas, moleculares y microscopía óptica de mayor resolución para la validación de *L. muelleri* en el PSM en combinación con el análisis de material tipo.

Finalmente, la composición de especies formadoras de rodolitos ha sido estudiada de manera detallada en el Golfo de California, el Atlántico nororiental (España), el Atlántico suroeste (Brazil) y el sur de Australia. En el océano Pacífico oriental han sido estudiados desde Alaska hasta el Golfo de California y desde Nicaragua hasta Panamá (Robinson *et al.* 2013).

Si bien se han realizado algunos estudios de las especies formadoras de rodolitos en el PSM, estos aún son escasos (Dawson 1960, León-Alvarez & González-González 1993, Fragoso & Rodríguez 2002, Peralta-García & Rosas-Alquicira 2014, Antonio-Sánchez 2015, Antonio-Sánchez 2019) y en la mayoría solo se ha empleado taxonomía morfológica sin comparar con material tipo. Además, el área abarcada por estos estudios es también reducida,

por lo que se necesitan más trabajos que, además de combinar herramientas anatómicas y moleculares, empleen el uso de material tipo y abarquen un área de muestreo mayor de la que ha sido estudiada. De este modo se podrá incrementar el conocimiento de las especies formadoras de rodolitos, así como la validación de dichas especies en esta región.

8.2 Tasa de crecimiento vs Temperatura, pH y Ω_{Ca}

Este es el primer estudio sobre la tasa de crecimiento *in situ* de las especies formadoras de rodolitos en la costa de Oaxaca. El método empleado en el presente trabajo fue la tinción con rojo de alizarina, el cuál es el más común en este tipo de estudios ya que se adhiere bien a las paredes celulares de los rodolitos dejando marcas claramente visibles en la mayoría de los ejemplares, las cuales se pueden observar con microscopía tanto natural como de fluorescencia, no es tóxico y es de bajo costo (Lewis 2016). Aunque una de las desventajas es que las muestras necesitan un tiempo de inmersión relativamente largo (24 horas). Al respecto, Lewis (2016) observó que la especie *Porolithon onkodes* requiere un tiempo de inmersión menor de hasta 6 horas para teñir sus paredes celulares. Como se mencionó anteriormente en el método, en nuestro estudio piloto se probaron diferentes tiempos de inmersión (12, 18 y 24 h) para saber si se podía conseguir un tiempo de tinción más corto utilizando como criterio la pérdida del colorante al enjuagar las muestras pasado el tiempo de inmersión, mientras que Lewis (2016) observó cortes de los ejemplares teñidos a 6, 12 y 24 horas. Por lo que se sugiere que en futuros estudios se use esta misma técnica para probar si se puede obtener un tiempo de tinción más corto.

Por otro lado, Lewis (2016) sugiere el uso de la calceína que tiene las mismas ventajas de la alizarina, pero con un tiempo de inmersión mucho más corto (tres horas), con la desventaja de que es mucho más costosa que la alizarina. Si bien con ambos marcadores se obtienen marcas visibles, la intensidad de las marcas es mayor con la calceína, lo cual es una ventaja cuando solo se cuenta con microscopía de luz natural. Cuando se cuenta con microscopía de fluorescencia ambos marcadores muestran una marca más uniforme y distinguible, particularmente en muestras donde las marcas dejadas por el corte de sierra interfieren con la visibilidad de la marca del colorante. Sin embargo, en su estudio Lewis (2016) observó que los ejemplares teñidos con calceína mostraron una tasa de crecimiento un 24 % más alta que los que se teñieron con alizarina, por lo que la autora sugiere que la alizarina podría inhibir en menor medida el crecimiento de las algas rojas coralinas, aunque

estas diferencias no fueron estadísticamente significativas. Por lo tanto, en el presente estudio se empleó la tinción con alizarina al ser el método utilizado en los estudios anteriores a este, con el fin de que los resultados aquí obtenidos fueran comparables de una manera consistente con dichos estudios.

El crecimiento observado en *Lithothamnion cf. muelleri* en bahía Cacaluta en promedio fue de 0.54 mm año⁻¹. La tasa de crecimiento *in situ* de la especie nominal *L. muelleri* ha sido estudiada previamente en el PSM por Peralta-García (2013) en las playas Manzanillo y Carey, localizadas en el estado de Guerrero, donde el crecimiento promedio fue de 0.403 mm año⁻¹ y 0.617 mm año⁻¹ respectivamente. Por lo que el crecimiento de esta especie fue de 0.137 mm menor en playa Manzanillo y de 0.077 mm mayor en playa Carey con respecto al área de estudio.

En el golfo de California el crecimiento de *L. muelleri* ha sido estudiado por Rivera *et al.* (2004) quienes reportaron un crecimiento de 0.4 a 1.02 mm año⁻¹ con un promedio de 0.6 mm año⁻¹, Foster *et al.* (2007) registraron una tasa de crecimiento de 0.6 mm año⁻¹ y Mc Connico (2014) que observó un crecimiento de 0.27 a 1.13 mm año⁻¹ con un promedio de 0.71 mm año⁻¹. Los datos observados indican que en la región tropical *L. cf. muelleri* crece en menor proporción de lo que crece *L. muelleri* en la región subtropical, lo cual puede estar relacionado, entre otros factores, con las condiciones de temperatura, pH y Ω_{Ca} de cada región (Lewis *et al.* 2017).

En el PSM Peralta-García (2013) registró una temperatura de 20 a 29.3 °C en playa Carey y de 18 a 30 °C en playa Manzanillo con un promedio de 24.6 °C y 24 °C respectivamente. En comparación con lo registrado en este estudio, la temperatura fue mayor en Cacaluta con una diferencia de 3.2 °C y 3.8 °C respecto a playa Carey y playa Manzanillo, respectivamente. En cuanto a la variación del pH y Ω_{Ca} en esta área la autora no proporciona información acerca del periodo de estudio. Sin embargo, otros autores mencionan que, a diferencia de las bahías de Huatulco, la costa de Guerrero presenta un estado de saturación de CaCO₃ mayor (Reyes-Bonilla *et al.* 2014) y no está influenciada por eventos de afloramiento y/o mezclado vertical turbulento que afecten la temperatura, pH y el Ω_{Ca} (Medellín-Maldonado *et al.* 2016). Lo cual podría contribuir a tasas de crecimiento más altas en comparación con aquellas de la bahía Cacaluta. Sin embargo, el crecimiento reportado por

Peralta-García (2013) en playa Manzanillo fue menor que lo observado en el presente estudio.

Para la región subtropical, en el suroeste del golfo de California, Rivera *et al.* (2004) reportaron un promedio de temperatura de 26 °C mientras que Mc Connico (2014) registró variaciones de 16 a 32 °C con un promedio de 28 °C. En cuanto a los niveles de Ω_{Ca} bajo los que crecen los rodolitos en esta región no existe información detallada al respecto, ya que la mayoría de estudios se enfocan en el estudio de los corales, cuyos esqueletos son de carbonato de calcio en forma de aragonita, por lo que utilizan el Ω_{Ar} como referencia para evaluar los efectos de la acidificación del océano en estos organismos (Hernández-Ayón 2011, Norzagaray-López *et al.* 2014, Norzagaray-López *et al.* 2017). Al respecto, en el sur del golfo de California los promedios anuales de temperatura, pH y Ω_{Ar} son de 24.2 °C, 8.0 y 3.0 respectivamente (Norzagaray-López *et al.* 2017).

De acuerdo con lo anterior, la diferencia más marcada entre la bahía Cacaluta y el golfo de California es la temperatura con una variación de 3.6 °C siendo mayor la temperatura en la bahía Cacaluta. En cuanto al pH, este es mayor en el sur del golfo de California que en la bahía Cacaluta y el valor mínimo de pH observado en la bahía Cacaluta fue de 7.8 a 13 m mientras que en el golfo de California fue de 7.9 a 20 m de profundidad. Esta diferencia de 0.1 unidades significa que la concentración de iones hidrógeno es mayor en bahía Cacaluta que en el golfo de California en un 30% (Hernández-Ayón *et al.* 2019). De igual manera, otros autores han registrado valores de pH más bajos en las bahías de Huatulco durante la temporada de Tehuanos que en el golfo de California de hasta 7.4 en la superficie (García-Burciaga *et al.* 2021) y en el fondo (Ruiz-Perez 2019). Respecto a la Ω_{Ar} , ésta es menor en las bahías de Huatulco que en el golfo de California ya que de acuerdo con Ruiz-Pérez (2019) y García-Burciaga *et al.* (2021) en esta zona se han registrado valores de $\Omega_{Ar} < 1.5$ en temporada de Tehuanos y por debajo de los 30 m de profundidad, mientras que el mínimo reportado por Norzagaray-López *et al.* (2017) es de 2.7 a 20 m de profundidad.

Lo anterior indica que el agua de mar en bahías de Huatulco podría estar menos sobresaturada que en el golfo de California, lo que significaría una menor disponibilidad de $CaCO_3$ para la formación de estructuras calcáreas. Si bien el estado de saturación de los carbonatos debería ser mayor a mayor temperatura (Feely *et al.* 2009) existen otros factores que también intervienen en el estado de saturación del $CaCO_3$. De acuerdo con Hernández-

Ayón *et al.* (2019), las condiciones del estado de baja saturación resultan de diferentes factores como son la absorción oceánica de CO₂ antropogénico, el incremento de CO₂ en zonas costeras producto de procesos naturales de respiración y/o el aporte de agua subsuperficial con alto contenido de CO₂ debido a los procesos de surgencias costeras y mezcla vertical. Estas condiciones se presentan en el área de estudio al encontrarse dentro de la zona de mínimo oxígeno (ZMO) de la costa del océano Pacífico nororiental tropical (Franco *et al.* 2014) originada por intensos procesos de producción de materia orgánica en la zona fótica (Ulloa *et al.* 2012). La intensa respiración de materia orgánica en esta zona también controla los ciclos de otros elementos, entre ellos el carbono, por lo que esta ZMO también es considerada como una zona de máximo carbono, con valores altos de CID y bajos de pH (Paulmier *et al.* 2008). Aunado a esto se encuentran los procesos físicos que ocurren a diferentes escalas espaciales, como son las surgencias costeras, advección y remolinos de mesoescala, los cuales acarrearán agua subsuperficial subtropical rica en CID y valores bajos de pH y Ω_{Ar} (Chapa-Balcorta *et al.* 2015). Lo cual podría explicar las bajas tasas de crecimiento presentes en la bahía Cacaluta en comparación con las del golfo de California.

En el presente estudio se consideró el Ω_{Ca} del agua de mar, la cual varió de 3.8 a 5.4 con un promedio de 4.5 indicando que el agua se encontraba sobresaturada con respecto a este mineral, favoreciendo así las condiciones para llevar a cabo el proceso de precipitación y preservación de CaCO₃ a la profundidad y durante el tiempo en que se realizó el presente trabajo (Hernández-Ayón *et al.* 2019). Los niveles de Ω_{Ca} obtenidos a 13 m de profundidad son menores a lo estimado por García-Burciaga *et al.* (2021) quienes reportaron un $\Omega_{Ca} > 6$ en la superficie de la bahía Tangolunda. Lo anterior concuerda con Feely *et al.* (2009) quienes observaron que el Ω_{Ca} disminuye naturalmente con la profundidad a medida que aumenta el CO₂ disuelto total y disminuye la temperatura.

Como se mencionó anteriormente, las paredes celulares de las especies formadoras de rodolitos precipitan calcita con alto Mg, el cual es el mineral más sensible a la AO. Para calcular el estado de saturación del agua de mar con respecto a calcita con alto Mg es necesario recurrir a observaciones de solubilidad y comportamiento cinético de esta fase mineral en sedimentos naturales en los que se producen cambios en el estado de saturación de las aguas circundantes, para determinar sus respuestas probables al estado de saturación cambiante en las aguas oceánicas superiores provocado por el aumento de CO₂ (Morse *et al.*

2006). Razón por la cual su estudio no fue considerado en el presente trabajo. Sin embargo, se sabe que el nivel de saturación de la calcita con alto Mg es inferior al de la aragonita y el de la aragonita inferior al de la calcita por lo que se espera que el agua de mar se subsature con respecto a la calcita con alto Mg antes que con respecto a las otras formas de carbonato (Andersson *et al.* 2008). Además, el grado de afectación de la AO sobre las especies formadoras de rodolitos dependerá del porcentaje en peso de Mg contenido en sus estructuras calcáreas, el cual va desde 3.8 a 25.2 % siendo las más afectadas las que contengan mayor porcentaje de Mg (Smith *et al.* 2012). El contenido de Mg aproximado con la misma solubilidad que la aragonita oscila entre 8 y 12 % (Andersson *et al.* 2008). En este aspecto algunas de las especies de *Lithothamnion* que han sido estudiadas son *Lithothamnion calcareum* (Pallas) Areschoug 1852 (Zhu *et al.* 2013), *Lithothamnion crispatum* Hauck 1878, *Lithothamnion fornicatum* Foslie 1891, *Lithothamnion glaciale* Kjellman 1883, *Lithothamnion nodosum* (Kützting) Woelkerling 1985, *Lithothamnion soriferum* Kjellman 1883 y *Lithothamnion* sp. (Kamenos *et al.* 2008, Smith *et al.* 2012) para las cuales se ha reportado un contenido de Mg de 6.2, 10.8, 9.3, 11-25, 6.1, 9.6 y 4-12 % en peso, respectivamente. Como se puede observar, este porcentaje puede variar ampliamente incluso entre especies del mismo género. Por lo que se necesita estudiar el contenido de cada especie en particular para saber cómo serán afectadas por la AO.

Con respecto al estado de saturación de la calcita con alto Mg, una fuente importante para el área de estudio es el río Copalita, el cual muestra bicarbonatación de tipo cálcica-magnésica (Gómez-Rojo *et al.* 2006), lo que significa una presencia mayoritaria de iones HCO_3^- , Ca^{2+} y Mg^{2+} que puede convertir a este río en una fuente constante de carbonatos para los organismos calcificadores de la zona (Ruiz-Pérez 2019) incluyendo los rodolitos. Sin embargo, aún hace falta más investigación al respecto para conocer el efecto directo del aporte del río sobre las comunidades de rodolitos y otros organismos calcificadores. Una forma de medir este efecto es a través del estudio de la tasa de calcificación de los rodolitos cercanos a la desembocadura del río *versus* la calcificación de los que se encuentran más alejados de la desembocadura de este.

De las especies estudiadas hasta el momento en la región tropical, las pertenecientes al género *Lithothamnion* son las que presentan las tasas de crecimiento más lentas. De acuerdo con Steller (2007) esto podría deberse a la morfología de las especies. En el golfo de

California *L. muelleri* se caracteriza por tener una morfología menos ramificada, con ramas anchas y cortas por lo que, de acuerdo con el autor, el crecimiento puede ser una combinación de crecimiento vertical y apical. Los ejemplares encontrados en este estudio coinciden con dicha morfología por lo que es conveniente analizar las diferencias en el crecimiento de los rodolitos de acuerdo con su forma de crecimiento.

Por otro lado, de acuerdo con Mc Connico *et al.* (2014) la tasa de crecimiento lento de *L. muelleri* también puede estar relacionada a talos fuertemente calcificados, sin embargo, para el PSM aún no existen datos de la tasa de calcificación de esta especie ni de otras especies formadoras de rodolitos. Por un lado, los estudios sobre rodolitos en la región son escasos, solo cuatro (Peralta-García & Rosas-Alquicira 2014, Antonio-Sánchez 2015, 2019), incluyendo el presente trabajo y, por otro lado, es difícil medir la tasa de calcificación de estos organismos debido a su baja tasa de crecimiento. El método comúnmente usado se basa en el peso boyante del tejido obtenido a partir de la marca de rojo de alizarina (Teed *et al.* 2020), el cual se mide a partir del método de volumen desplazado y que en este caso sería difícil observar debido a los pocos milímetros que crecen los rodolitos en un año. Por lo que para medirlo se requieren tiempos de estudio más prolongados y/o la implementación de otros métodos como son cambios en el peso de CaCO_3 (Potin *et al.* 1990), relaciones Mg/Ca (Halfar *et al.* 2000, Kamenos *et al.* 2008) o alcalinidad total (Darrenougue *et al.* 2013).

Si bien no se observaron valores de pH menores a 7.9 en alguna temporada del año a la profundidad que se midió el crecimiento de los rodolitos en bahía Cacaluta, en el registro previo de pH y temperatura que se tiene del 2013 al 2017 a diferentes profundidades se observó que a partir de los 30 m el pH puede disminuir hasta 7.4 en temporada de Tehuanos presentando condiciones de acidificación. De igual manera se observó un aumento en la temperatura de 2 °C entre los años 2014 al 2017. Lo anterior concuerda con Arroyo-Barros & Chapa-Balcorta (2021) quienes analizaron datos de temperatura superficial del mar (TSM), salinidad, flujo de CO_2 y pH correspondientes a Salina Cruz, Puerto Ángel y Puerto Escondido durante 1993 a 2019 y observaron un aumento en la TSM, la salinidad y el flujo de CO_2 , así como una disminución del pH, lo cual indica que esta zona está sufriendo cambios importantes a lo largo del tiempo que alteran las condiciones en las que se desarrollan los organismos calcificadores de esta región. Debido a que los rodolitos tienen una amplia distribución desde los 0 hasta 200 m de profundidad (Foster 2001), es necesario realizar más

estudios donde se analicen ejemplares encontrados a profundidades de 30 m o más para analizar cómo las condiciones de acidificación presentes a esas profundidades afectan la tasa de crecimiento.

En lo que respecta a los ejemplares de la familia Corallinaceae que no fue posible identificar a nivel de género se observaron tasas de crecimiento de 0.06 a 0.33 mm año⁻¹. Con respecto a la tasa de crecimiento de otras especies formadoras de rodolitos que han sido estudiadas en regiones tropicales, estas pertenecen a los géneros *Hydroliton*, *Lithophyllum*, *Lithothamnion*, *Neogoniolithon*, *Phymatolithon*, *Porolithon* y *Sporolithon*, las cuales presentan una tasa de crecimiento de 0.02 a 1.08 mm año⁻¹ (Reid & Ginsburg 1988, Matsuda 1989, Schafer *et al.* 2011, Darrenougue *et al.* 2013, Peralta-García 2013, Caragnano *et al.* 2016).

Las tasas de crecimiento más bajas registradas en la región tropical habían sido de 0.02 a 0.09 mm año⁻¹ (Reid & Ginsburg 1988) y 0.155 mm año⁻¹ (Schafer *et al.* 2011) a profundidades de 30 a 60 m en las Antillas menores, en el mar Caribe y de 10 a 20 m en el golfo de Panamá, respectivamente, mientras que en el presente estudio se observaron tasas de 0.06 mm año⁻¹ a 14 m. Lo que indica que en estas tres zonas se han registrado las tasas de crecimiento más bajas de las que se tiene conocimiento hasta este momento para la región tropical. Cabe mencionar que a profundidades mayores a 30 m la acidificación del océano se presenta de manera natural (Feely *et al.* 2009), mientras que el golfo de Panamá es una zona que también está expuesta a surgencias de manera estacional generadas por los fuertes vientos alisios del noreste que soplan a través del istmo (Rodríguez-Rubio *et al.* 2003) por lo que las bajas tasas de crecimiento en estas zonas podría ser una evidencia del efecto de la AO sobre los rodolitos.

Si bien en la región tropical se han registrado tasas de crecimiento *in situ* de 1 hasta 8 mm año⁻¹ en algas rojas costrosas de los géneros *Lithophyllum*, *Neogoniolithon* y *Porolithon* (Adey & Vassar 1975, Steneck & Adey 1976, Matsuda 1989), dichas tasas de crecimiento se obtuvieron en estudios realizados hace más de 30 años, actualmente no se han observado tasas de crecimiento por arriba de 1.08 mm año⁻¹ en la región tropical.

En lo que respecta a los estudios de las regiones polar, templada y subtropical el crecimiento en las especies formadoras de rodolitos ha sido estudiado de manera estacional, y se ha encontrado un mayor crecimiento en verano que en invierno (Rivera *et al.* 2004,

Foster *et al.* 2007, Steller *et al.* 2007, Schafer *et al.* 2011, Mc Connico 2014, Caragnano *et al.* 2016, Lewis *et al.* 2017). Asimismo, las tasas de crecimiento más altas han sido registradas para las regiones subtropicales y tropicales. Lo anterior coincide con lo reportado por Borowitzka & Larkum (1987) quienes mencionan que el crecimiento es mayor en estas regiones y durante el verano donde la tasa fotosintética es mayor. De acuerdo a varios autores (Feely *et al.* 2008, Takahashi *et al.* 2014, Zhai *et al.* 2014), los estados de saturación de la aragonita y la calcita también son mayores en el agua superficial de latitudes bajas favoreciendo el crecimiento de los organismos calcificadores debido a que en regiones de latitudes altas las aguas superficiales del mar absorben una cantidad considerable de CO₂ de la atmósfera debido a la alta solubilidad del CO₂ a bajas temperaturas (5-25 °C, Feely *et al.* 2009), lo que lleva a valores bajos de estos minerales.

Sin embargo, también existen especies que en latitudes altas presentan un mayor crecimiento de lo registrado en latitudes medias y bajas, como es el caso de *Lithothamnion glaciale* en Noruega que, de acuerdo a Freiwald y Henrich (1994), presentó tasas de crecimiento de 0.6 mm año⁻¹ y 1 mm año⁻¹ a 18 y 7 m de profundidad respectivamente, mientras que *Lithothamnion* sp. en el golfo de Panamá y *Lithothamnion* cf. *muelleri* en bahía Cacaluta presentaron tasas de crecimiento relativamente más bajas de 0.155 mm año⁻¹ a una profundidad de 10 a 20 m y 0.54 mm año⁻¹ a 14 m respectivamente (Schafer *et al.* 2011, este estudio).

El golfo de Panamá es una región que está expuesta a intensas surgencias de manera estacional (Rodríguez-Rubio *et al.* 2003), así como Cacaluta al mezclado vertical turbulento y abordamiento en temporada de Tehuanos, los cuáles dan como resultado un aumento de clorofila, altas concentraciones de CID y valores bajos de pH y un bajo estado de saturación de las especies de carbonatos debido al levantamiento de la masa de agua subsuperficial subtropical con estas características, lo que disminuye la disponibilidad de CaCO₃ (Chapa-Balcorta *et al.* 2015) afectando el crecimiento de los rodolitos y otros organismos calcificadores como los arrecifes de coral. Por otro lado, aunque el crecimiento se detiene durante el invierno en Noruega, este cese se compensa con un crecimiento acelerado durante la corta temporada de verano con la mayor duración de los días (Schafer *et al.* 2011). Estas diferencias podrían explicar que *Lithothamnion* crezca más en aguas polares que en tropicales como el golfo de Panamá y bahía Cacaluta.

El mayor crecimiento en aguas polares que en las tropicales de las especies de *Lithothamnion* antes mencionadas concuerda con los niveles de pH registrados en el océano global por Takahashi *et al.* (2014), quién observó los valores más bajos en las regiones de surgencia en el océano Pacífico tropical y los más altos en aguas subpolares y polares durante los meses de primavera y verano de intensa producción fotosintética.

Además, de acuerdo con Schafer *et al.* (2011), las tasas de crecimiento también pueden depender en gran medida de la profundidad del agua. En este sentido, las especies que presentan menor tasa de crecimiento en la región tropical son las que se encuentran a mayor profundidad y en regiones afectadas por surgencias costeras y/o mezclado vertical turbulento (incluidas las de este estudio) (Reid & Ginsburg 1988, Schafer *et al.* 2011). De acuerdo al autor, el golfo de Panamá se caracteriza por un cambio de rodolitos de ramificación abierta y rápido crecimiento a las formas nodulares masivas de crecimiento muy lento y, a medida que aumenta la profundidad, las formas incrustantes.

En lo que respecta al presente estudio la forma de crecimiento y grado de esfericidad que predominó a los 14 m de profundidad fueron incrustante-grumosa y esferoidal respectivamente, mientras que de acuerdo con Peralta-García & Rosas-Alquicira (2014) y Antonio-Sánchez (2015) de 4 a 6 m de profundidad predomina la forma de crecimiento fruticosa y el grado de esfericidad esferoidal. Si bien en este estudio se observó que *Lithothamnion cf. muelleri* crece menos en la región tropical que *L. muelleri* en la región subtropical, cabe mencionar que la profundidad a la que ha sido estudiada la tasa de crecimiento de *L. muelleri* es menor (0-8 m) a la que se realizó el presente estudio para *Lithothamnion cf. muelleri* (14 m) por lo que es necesario analizar la tasa y forma de crecimiento de esta especie a una menor profundidad.

Cabe mencionar que la dinámica costera del golfo de Tehuantepec no está controlada únicamente por los vientos Tehuanos. Otros procesos que también podrían exponer a las comunidades de rodolitos del área de estudio a las condiciones del agua subsuperficial subtropical caracterizada por valores relativamente bajos de temperatura, pH y Ω_{Ca} son el agua advectada proveniente de remolinos ciclónicos, así como el paso de ondas atrapadas a la costa. Las cuales viajan desde el golfo de Panamá en periodos del orden de cuatro días (Gill & Clarke 1974, Flores-Vidal *et al.* 2014) y son originadas por los eventos de chorros de viento en Panamá (Zamudio *et al.* 2008) propagándose sobre la pendiente continental a lo

largo de la costa del Pacífico mexicano por más de 2000 km. Así mismo, los valores de temperatura, pH y Ω_{Ca} pueden cambiar debido a la entrada de agua dulce proveniente de mantos freáticos en la región, ya que a los alrededores de bahía Cacaluta se ha realizado la explotación de agua de pozo (Gómez-Rojo *et al.* 2006).

9. Conclusiones

Las especies observadas en el presente estudio fueron *Lithophyllum* sp. y *Lithothamnion* cf. *muelleri*. No fue posible identificar la especie *Lithophyllum* sp. presente ya que los ejemplares analizados no presentaron estructuras reproductivas, esenciales para su identificación a nivel de especie. Para el caso de *Lithothamnion* cf. *muelleri* se requiere comparar con material tipo, el cual se encuentra en Australia. Para futuros trabajos se recomienda incrementar el esfuerzo de muestreo en el sitio de estudio.

Lithothamnion cf. *muelleri* tuvo un crecimiento de 0.39 a 0.71 mm año⁻¹ con un promedio de 0.54 mm año⁻¹ mientras que el resto de los ejemplares presentaron un crecimiento de 0.06 a 0.33 mm año⁻¹ con un promedio de 0.2 mm año⁻¹. Independientemente de la especie, las formas de crecimiento y grado de esfericidad que predominaron entre los rodolitos analizados fueron incrustante-grumosa y esferoidal respectivamente.

Las condiciones oceanográficas en las que los organismos se desarrollaron durante el periodo de estudio fueron una temperatura promedio de 29.2 °C, pH de 8 y Ω_{Ca} de 4.9 en la temporada de lluvias mientras que en la temporada de Tehuanos los valores observados fueron de 26.8 °C, pH de 7.9 y Ω_{Ca} de 4.15.

En bahía Cacaluta *Lithothamnion* cf. *muelleri* creció menos de lo que crece *Lithothamnion muelleri* en el suroeste del golfo de California. Las tasas de crecimiento más bajas obtenidas en este estudio (0.06-0.33 mm año⁻¹) se encuentran entre las más bajas reportadas a la fecha en aguas tropicales comparables solo con las registradas para Panamá y el Mar Caribe.

Los valores de pH y estado de saturación de calcita son menores después de los 30 m cuando el agua subsuperficial asciende como consecuencia de eventos de surgencia y/o mezclado vertical turbulento en regiones como el golfo de Panamá y el golfo de Tehuantepec, lo anterior puede ser una evidencia de cómo estos procesos afectan negativamente las tasas de crecimiento de los rodolitos.

Este estudio contribuye al estado de conocimiento acerca de las tasas de crecimiento de los rodolitos en el Pacífico nororiental tropical. En general, los estudios sobre la taxonomía de especies formadoras de rodolitos en el Pacífico sur de México son escasos y aún existen vacíos de información, por lo que se requieren más investigaciones para conocer la riqueza de especies formadoras de rodolitos en esta zona, y en los cuales se incluya la comparación con material tipo y análisis moleculares, así como como claves de identificación y descripciones detalladas e ilustradas de las especies.

Así mismo, se necesitan más estudios respecto a los factores que intervienen en la tasa de crecimiento de los rodolitos. Un factor importante para estudiar en el futuro es la influencia del aporte de los ríos. En el caso de la bahía Cacaluta, esta se encuentra influenciada por el río Copalita, el cual cuenta con bicarbonatación de tipo cálcica-magnésica lo que podría ayudar a amortiguar los efectos de la AO en los rodolitos. Además de analizar la mineralogía de las especies para conocer su grado de vulnerabilidad ante las condiciones de AO. De igual manera la forma de crecimiento y grado de esfericidad de los rodolitos, así como la profundidad a la que se encuentran también pueden influir de manera importante en las tasas de crecimiento de las especies. Por lo que se sugiere realizar estudios que consideren estos factores.

Los métodos empleados en este estudio demostraron ser efectivos para establecer una línea base de conocimiento de las tasas de crecimiento *in situ* de los rodolitos en el margen occidental del golfo de Tehuantepec, a partir de la cual se podrán analizar los efectos de la AO en un futuro o en condiciones de laboratorio, así como la evaluación de los impactos de las perturbaciones sobre ellos, tiempos de recuperación, entre otros.

Referencias

- Adey, W.H. 1970. The effects of light and temperature on growth rates in Boreal-subarctic crustose corallines. *Journal Phycology* 6: 269-276.
- Adey, W.H. & D.L. McKibbin. 1970. Studies on the Maerl Species *Phymatolithon calcareum* (Pallas) nov. comb. and *Lithothamnium coralloides* Crouan in Ria de Vigo. *Botanica Marina* XIII: 100-106.
- Adey, W.H. & J.M. Vassar. 1975. Colonization, succession and growth rates of tropical crustose coralline algae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *Phycologia* 14(2): 55-69.

- Amado-Filho, G.M., G. Maneveldt, R.C.C. Manso, B.V. Marina-Rosa, M.R. Pacheco & S.M.P.B. Guimaraes 2007. Structura of rodoliths beds from 4 to 55 meters deep along the southern coast of Espíritu Santo State, Brazil. *Ciencias Marinas* 33(4): 399-410.
- Amado-Filho, G.M., G.W. Maneveld, G.H. Pereira-Filho, R.C.C. Manso, R.G. Bahía, M.B. Barros-Barreto & S.M.P.B. Guimarães. 2010. Seaweed diversity associated with a Brazilian tropical rhodolith bed. *Ciencias Marinas* 36(4): 371-391.
- Amado-Filho, G.M., R.L. Moura, A.C. Bastos, L.T. Salgado, P.Y. Sumida, A.Z. Guth, R.B. Francini-Filho, G.H. Pereira-Filho, P.A. Douglas, P.S. Brasileiro, R.G. Bahía, R.N. Leal, L. Kaufman, J.A. Kleypas, M. Farina & F.L. Thompson. 2012. Rhodolith Beds Are Major CaCO₃ Bio-Factories in the Tropical South West Atlantic. *Plos One* 4(7): 1-6.
- Andersson, A. J., F.T. Mackenzie & N.R. Bates. 2008. Life on the margin: implications of ocean acidification on Mg-calcite, high latitude and cold-water marine calcifiers. *Marine Ecology Progress Series* 373: 265-273.
- Antonio-Sánchez, M. 2015. Algas rojas coralinas no geniculadas formadoras de rodolitos (Rhodophyta: Corallinales) de las playas Manzanillo y Carey, Guerrero, e isla Cacaluta, Oaxaca, México. Tesis de licenciatura. Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca. 59 pp.
- Antonio-Sánchez, M. 2019. Validación de especies formadoras de rodolitos (Rhodophyta: Corallinophycidae) en las playas Tijera, La Entrega e Isla Cacaluta, Huatulco, Oaxaca. Tesis de maestría. Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca. 78 pp.
- Arroyo-Barros, I. & C. Chapa-Balcorta. 2021. Progresión del calentamiento y la acidificación de océano a largo plazo en el golfo de Tehuantepec. *In: Hernández, A., J.M., M.G. Manzano, M.A. Bolaños & P. Ibarra (Editores). 2021. Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2021. Serie Síntesis Nacionales. Programa Mexicano del Carbono en colaboración con el Tecnológico de Monterrey. Texcoco, Estado de México, México. 640 pp.*
- Barton, E.D., M.L. Argote, J. Brown, M. Kosro, M.F. Lavin, J.M. Robles & R.L. Smith. 1993. Supersquirt: Dynamics of the Gulf of Tehuantepec Mexico. *Oceanography* 6(1): 23-30.

- Bilan, M.I. & A.I. Usov. 2001. Polysaccharides of calcareous algae and their effect on the calcification process. *Russian Journal of Bioorganic Chemistry* 27(1): 2-16.
- Blake, C. & C.M. Maggs. 2003. Comparative growth rates and internal banding periodicity of maerl species (Corallinales, Rhodophyta) from northern Europe. *Phycologia* 42(6): 606-612.
- Borowitzka, M.A & A.W.D. Larkum. 1987. Calcification in algae: Mechanisms and the role of metabolism. *Critical Reviews in Plant Sciences* 6(1): 1-45.
- Bosence, D.W.J. 1976. Coralline Algae: Mineralization, Taxonomy and Palaeoecology. *Calcareous Algae and Stromatolites* 98-113.
- Bosence D.W.J., Pedley H.M. 1982. Sedimentology and palaeoecology of Miocene coralline algal biostrome from the Maltese Islands. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 38(1-2): 9-43.
- Bosence D.W.J., Wilson J. 2003. Maerl growth, carbonate production rates and accumulation rates in the northeast Atlantic. *Aquatic Conservation* 13: S21–S31.
- Büdenbender, J., U. Riebesell & A. Form. 2011. Calcification of the Arctic coralline red algae *Lithothamnion glaciale* in response to elevated CO₂. *Marine Ecology Progress Series* 441: 79-87.
- Burdett H.L., E. Aloisio, P. Calosi, H.S Findley, S. Widdicombe, A.D. Hatton & N.A. Kamenos. 2012. The effect of chronic and acute low pH on the intracellular DMPS production and epithelial cell morphology of red coralline algae. *Marine Biology Research* 8(8): 756-763.
- Caragnano, A., D. Basso & G. Rodondi. 2016. Growth rates and ecology of coralline rhodoliths from the Ras Ghamila back reef lagoon. *Red Sea. Marine Ecology* 37(4): 713-726.
- Chamberlain, Y.M. 1996. Lithophylloid Corallinaceae (Rhodophyta) of genera *Lithophyllum* and *Titanoderma* from southern Africa. *Phycologia* 35(3): 204-221.
- Chapa-Balcorta, C., J.M. Hernandez-Ayón, R. Durazo, E. Beier, S.R. Alin & A. López-Pérez. 2015. Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO₂ system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 120(12): 7752-7770.

- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2003. Programa de Manejo Parque Nacional Huatulco. Primera edición. 205 pp.
- Darrenougue, N., P.D. Deckker, C. Payri, Stephen Eggins, S. Eggins & S. Fallon. 2013. Growth and chronology of the rhodolith-forming, coralline red alga *Sporolithon durum*. Marine ecology progress series. 474: 105-119.
- Dawson, E.Y. 1944. The marine algae of the Gulf of California. Allan Hancock Pacific Expedition 12(3): 189-453.
- Dawson, E.Y. 1960. Mexican red algae. Pacific Naturalist 2(1): 20-25.
- Dawson, E.Y. 1961. A guide to literature and distributions of Pacific benthic algae from Alaska to the Galapagos Islands. Pacific Science 15(3): 370-461.
- Díaz-Pulido, G., K.R.N. Anthony, D.I. Kline, S. Dove & O. Hoegh-Guldberg. 2012. Interactions between ocean acidification and warming on the mortality and dissolution of coralline algae. Journal of Phycology 48: 32-39.
- Edyvean, R. G. J. & H. Ford. 1987. Growth rates of *Lithophyllum incrustans* (Corallinales, Rhodophyta) from south west Wales. British Phycological Journal 22(2): 139-146.
- Feely, R.A., S.C. Doney & S.R. Cooley. 2009. Ocean acidification: Present conditions and future changes in a high-CO₂ world. Oceanography 22(4): 36-47.
- Feely, R.A., V.J. Fabry & J.M. Guinotte. 2008. Ocean acidification of the North Pacific Ocean. *PICES Press* 16(1): 22-26.
- Fiedler, P.C. & L.D. Talley. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. Progress in Oceanography 69(2-4): 143-180.
- Figueiredo, M.A.O., R. Coutinho, A.B. Villas-Boas, F.T.S. Tâmega, & R. Mariath. 2012. Deep-water rhodolith productivity and growth in the southwestern Atlantic. Journal of applied phycology 24(3): 487-493.
- Flores-Vidal, X., R. Durazo, L. Zavala-Sansón, P. Flament, C. Chavanne, F. J. Ocampo-Torres & C. Reyes-Hernández. 2014. Evidence of inertially generated coastal-trapped waves in the eastern tropical Pacific. Journal of Geophysical Research: Oceans 119(5): 3121-3133.
- Foster, M.S. 2001. Rhodoliths: between rocks and soft places. Journal of Phycology 37: 659-667.

- Foster, M. S., L. M. McConnico, L. Lundsten, T. Wadsworth, T. Kimball, L. B. Brooks & D. L. Steller. 2007. Diversity and natural history of a *Lithothamnion muelleri-Sargassum horridum* community in the Gulf of California. *Ciencias marinas* 33(4): 367-384.
- Foster, M.S., G.M. Amado-Filho, N.A. Kamenos, R. Riosmena-Rodríguez & D.L. Steller. 2013. Rhodoliths and Rhodolith Beds. *Smithsonian contributions to the marine sciences* number 39. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington, D.C. 143-155 pp.
- Fragoso, D. & D. Rodríguez. 2002. Algas coralinas no geniculadas (Corallinales: Rhodophyta) en el Pacífico tropical mexicano. *Anales del Instituto de Biología, serie Botánica* 73(2): 97-136.
- Franco, A.C., J.M. Hernández-Ayón, E. Beier, V. Garçon, H. Maske, A. Paulmier, J. Färber Lorda, R. Castro & R. Sosa-Ávalos. 2014. Air-sea CO₂ fluxes above the stratified oxygen minimum zone in the coastal region off Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 119(5): 2923-2937.
- Frantz, B.R., M. Kashgarian, K.H. Coale & M.S. Foster. 2000. Growth rate and potencial climate record from a rhodolith usign ¹⁴C accelerator mass spectrometry. *Limnology Oceanography* 45(8): 1773-1777.
- Freiwald, A. & R. Henrich. 1994. Reefal coralline algal build-ups within the Arctic Circle: morphology and sedimentary dynamics under extreme environmental seasonality. *Sedimentology* 41(5): 963-984.
- García-Burciaga, H.O, C. Chapa-Balcorta, A. López-Serrano, M.L. Leal-Acosta & M. Flores-Ramírez. 2021(a). Flujos de carbono inorgánico disuelto en Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *In: Hernández A., J.M., M.G. Manzano, M.A. Bolaños & P. Ibarra (Editores). 2021. Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2021. Serie Síntesis Nacionales. Programa Mexicano del Carbono en colaboración con el Tecnológico de Monterrey. Texcoco, Estado de México, México. 640 pp.*
- García-Burciaga, H.O, C. Chapa-Balcorta, A. López-Serrano, M.L. Leal-Acosta & J.M. Hernández-Ayón. 2021(b). Sistema del CO₂ en condiciones de post-tehuano en Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *In: Hernández A., J.M., M.G. Manzano, M.A.*

- Bolaños & P. Ibarra (Editores). 2021. Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2021. Serie Síntesis Nacionales. Programa Mexicano del Carbono en colaboración con el Tecnológico de Monterrey. Texcoco, Estado de México, México. 640 pp.
- García-López, D.Y., L.E. Mateo-Cid & C. Mendoza-González. 2013. Estudio sobre el género *Lithophyllum* (Corallinales, Rhodophyta) en el Golfo de México y El Caribe Mexicano. *Acta Botanica Venezuelica* 36(2): 141-162.
- Gill, A.E. & A.J. Clarke. 1974. Wind-induced upwelling, coastal currents and sea-level changes. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* 21(5): 325-345.
- Glynn, P. W. & G.E. Leyte-Morales. 1997. Coral reefs of Huatulco, West Mexico: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Revista de Biología Tropical* 45(3): 1033-1047.
- Gobler, CJ & H. Baumann. 2016. Hypoxia and acidification in ocean ecosystems: coupled dynamics and effects on marine life. *Biology Letters* 12:1-8.
- Goldberg, N. 2006. Age estimates and description of rhodoliths from Esperance Bay, Western Australia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 86(6): 1291-1296.
- Gómez Rojo, V.R., J.M. Domínguez Licona & T.D. González Hernández. 2006. Análisis territorial de la micro-cuenca y bahía del río Cacaluta, Santa María Huatulco, Oaxaca. *Investigaciones geográficas* 60: 22-45.
- Guiry, M.D. & G.M. Guiry en <https://www.algaebase.org>. Consultado el 27 de diciembre de 2021.
- Graham, D.J. & N.G. Midgley. 2000. Graphical representation of particle shape using triangular diagrams: an Excel spreadsheet method. *Earth Surface Processes and Landforms* 25(13): 1473-1477.
- Halfar, J., T. Zack, A. Kronz & J.C. Zachos. 2000. Growth and high-resolution paleoenvironmental signals of rhodoliths (coralline red algae): a new biogenic archive. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 105(C9): 22107-22116.
- Harrould-Kolieb E. & J. Savitz. 2009. Acidificación: ¿Cómo afecta el CO₂ a los océanos? Ed. OCEANA Segunda edición. Madrid, España. 29 pp.

- Harvey, A.S., W.J. Woelkerling, T. Farr, K. Neill & W. Nelson. 2005. Coralline algae of central New Zealand: an identification guide to common “crustose” species. NIWA Information series (57): 1-145.
- Harvey, A.S. & W.J. Woelkerling. 2007. Guía para la identificación de rodolitos de algas rojas no geniculadas (Corallinales, Rhodophyta). *Ciencias Marinas*. 33(4): 411-426.
- Hernández-Ayón, J.M., C. Chapa-Balcorta, N. Olivia-Méndez, R. Sosa-Ávalos, T.L. Espinoza-Carreón, M. Caso, M.C. Ávila-López, A. Cupul-Magaña, A.P. Rodríguez-Troncoso, A.F. Nobela, G. Cervantes-Díaz & Andrés López-Pérez. 2019. Capítulo 4. Acidificación de los mares mexicanos. *In: Paz-Pellat, F., J.M. Hernández-Ayón, R. Sosa-Ávalos y A.S. Velázquez-Rodríguez. (Editores). Estado del Ciclo del Carbono: Agenda Azul y Verde. Programa Mexicano del Carbono. Texcoco, Estado de México, México. ISBN: EN TRÁMITE. 65-85 pp.*
- Hernández-Kantún, J.J., R. Riosmena Rodríguez, W.H. Adey & F. Rindi. 2014. Analysis of the *cox2-3* spacer región for population diversity and taxonomic implications in rhodolith-forming species (Rhodophyta: Corallinales). *Phytotaxa* 190(1): 331-354.
- Hernández-Kantún, J.J., R. Riosmena Rodríguez, J.M. HallSpencer, V. Peña, C.A. Maggs & F. Rindi. 2015. Phylogenetic analysis of rhodolith formation in the Corallinales (Rhodophyta), *European Journal of Phycology* 50(1): 46-61.
- Hernandez-Kantun, J. J., P. Gabrielson, J.R. Hughey, L. Pezzolesi, F. Rindi, N. M. Robinson & W. Adey. 2016. Reassessment of branched *Lithophyllum* spp. (Corallinales, Rhodophyta) in the Caribbean Sea with global implications. *Phycologia* 55(6): 619-639.
- Kamenos, N.A., M. Cusack, & P.G. Moore. 2008. Coralline algae are global palaeothermometers with bi-weekly resolution. *Geochimica et cosmochimica Acta* 72(3): 771-779.
- Kessler, W.S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69(2-4): 181-217.
- Lavín, M.F., E. Beier, J. Gómez-Valdés, V.M. Godínez & J. García. 2006. On the summer poleward coastal current off SW México. *Geophysical Research Letters*. 33(2): 1-4.
- Lee, Y.P. & Kang, S.Y. 2001. A catalogue of the seaweeds in Korea. Cheju National University Press, Jeju, 662 pp. *In: Robinson, M.N., G.I. Hansen, C. Fernández-García*

- & R. Riosmena-Rodríguez. 2013. A taxonomic and distributional study of the rhodolith-forming species *Lithothamnion muelleri* (Corallinales, Rhodophyta) in the Eastern Pacific Ocean. *Algae* 28(1): 63-71.
- León-Alvarez, D. & J. González-González. 1993. Algas costrosas del Pacífico Tropical. 456-474 pp. *In: Biodiversidad Marina y Costera de México*. S.I. Salazar Vallejo y N.E. González (eds.) Comisión Nacional de Biodiversidad y CIQRO, México. 865 pp.
- Lewis, B., J. M. Lough, M.C. Nash & G. Diaz-Pulido. 2017. Presence of skeletal banding in a reef-building tropical crustose coralline alga. *Plos one* 12(10): 1-19.
- Lewis, B., E.V. Kennedy & G. Diaz-Pulido. 2017. Seasonal growth and calcification of reef-building crustose coralline alga on the Great Barrier Reef. *Marine ecology progress series*. 568:73-86.
- Lewis, E., & Wallace, D. W. R. 1998. Program developed for CO₂ system calculations, Oak Ridge Natl. Lab., Oak Ridge, Tenn. Rep, 105: 33.
- Liang, J.H., J.C. McWilliams & N. Gruber. 2009. High-frequency response of the ocean to mountain gap winds in the northeastern tropical Pacific. *Journal Geophysical Research* 114(C12005): 1-12.
- Littler, M.M., D.S. Littler & M.D. Hanisak. 1991. Deep-water rhodolith distribution, productivity, and growth history at sites of formation and subsequent degradation. *Journal of experimental marine biology and ecology* 150(2): 163-182.
- Martínez-Morales, A.E. 2020. Estudio numérico de los procesos físicos y biogeoquímicos asociados con el aumento de la biomasa fitoplanctónica en el golfo de Tehuntepec durante las temporadas de vientos Tehuanos 2000-2002 y 2001-2002. Tesis de licenciatura. Universidad del Mar. Puerto Ángel, Oaxaca. 53 pp.
- Matsuda, S. 1989. Succession and growth rates of encrusting crustose coralline algae (Rhodophyta, Cryptonemiales) in the upper fore-reef environment off Ishigaki Island, Ryukyu Islands. *Coral Reefs* 7(4): 185-195.
- Mc Connico, L.A., M.S. Foster, D.L. Steller, R. Riosmena-Rodríguez. 2014. Population biology of a long-lived rhodolith: the consequences of becoming old and large. *Marine ecology progress series* 504:109-118.

- Medaković, D., S. Popović, N. Zavodnik, B. Gržeta & M. Plazonić. 1995. X-ray diffraction study of mineral components in calcareous algae (Corallinaceae, Rhodophyta). *Marine Biology* 122: 479-485.
- Medellín-Maldonado, F., R.A. Cabral-Tena, A. López-Pérez, L.E. Calderón-Aguilera, C. Norzagaray-López, C. Chapa-Balcorta & R.C. Zepeta-Vilchis. 2016. Calcification of the main reef-building coral species on the Pacific coast of southern Mexico. *Ciencias Marinas* 42(3): 209-225.
- Morrison, J.M., I.B. Kuffner & T.D. Hickey. 2013. Methods for monitoring corals and crustose coralline algae to quantify in-situ calcification rates. U.S. Geological Survey, Reston, Virginia. 11 pp.
- Morse, J.W., A.J. Andersson & F.T. Mackenzie. 2006. Initial responses of carbonate-rich shelf sediments to rising atmospheric pCO₂ and “ocean acidification”: Role of high Mg-calcites. *Geochimica et cosmochimica Acta* 70(23): 5814-5830.
- Nelson, W.A. 2012. Phylum Rhodophyta: red algae. *In*: Gordon, D.P. (Ed.) *New Zealand Inventory of Biodiversity*. Vol. 3. Kingdoms Bacteria, Protozoa, Chromista, Plantae, Fungi. Canterbury University Press, Christchurch. 327-346 pp.
- NOAA. 2020. Consultado el 07 de mayo de 2020 en <https://www.climate.gov/news-features/understanding-climate/climate-change-atmospheric-carbon-dioxide>.
- Noisette F., G. Duong, C. Six, D. Davoult & S. Martin 2013. Effects of elevated pCO₂ on the metabolism of a temperate rhodolith *Lithothamnion corallioides* grown under different temperatures. *Journal Phycology* 0:1-12.
- Norzagaray-López, C. O., J. M. Hernández-Ayón, L.E. Calderon Aguilera, H. Reyes-Bonilla, C. Chapa-Balcorta, & A. Ayala-Bocos. 2017. Aragonite saturation and pH variation in a fringing reef are strongly influenced by oceanic conditions. *Limnology and Oceanography* 62(6): 2375-2388.
- Orr, J. C., K. Caldeira, V. Fabry, J.P. Gattuso, P. Haugan, P. Lehodey, S. Pantoja, H.O. Pörtner, U. Riebesell, T. Trull, M. Hood, E. Urban & W. Broadgate. 2009. Research Priorities for Ocean Acidification, report from the Second Symposium on the Ocean in a High-CO₂ World, Monaco, October 6-9, 2008. Convened by SCOR, UNESCO-IOC, IAEA, and IGBP. 25 pp.

- Palma-Galindo, J.I. 2019. Estudio de conectividad potencial entre Corales Arrecifales incluidos en Áreas Marinas Protegidas del Pacífico Oriental (desde el Golfo de California hasta Islas Galápagos): Una aproximación numérica. Tesis de licenciatura. Universidad del Mar. Puerto Ángel, Oaxaca. 53 pp.
- Paulmier, A., D. Ruiz-Pino & V. Garçon. 2008. The oxygen minimum zone (OMZ) off Chile as intense source of CO₂ and N₂O. *Continental Shelf Research*: 28(20): 2746-2756.
- Peralta-García, E.C. 2013. Crecimiento individual de rodolitos (Corallinales: Rhodophyta) y su relación con las especies formadoras, temperatura e irradiancia en Guerrero y Oaxaca. Tesis de licenciatura. Universidad del Mar. Puerto Ángel, Oaxaca. 52 pp.
- Peralta-García, E.C. & E.F. Rosas-Alquicira. 2014. Range extension and morphological characterization of rhodolith-forming species (Corallinales, Rhodophyta) from shallow water in the Mexican South Pacific. *Helgoland Marine Research* 68(4): 503-510.
- Portela, E., E. Beier, E. D. Barton & L. Sánchez-Velasco. 2018. Surface salinity balance in the tropical Pacific off Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 123(8): 5763-5776.
- Potin, P., J.Y. Flocc'h, C. Augris & J. Cabioch. 1990. Annual growth rate of the calcareous red alga *Lithothamnion corallioides* (Corallinales, Rhodophyta) in the Bay of Brest, France. *Hydrobiologia* 204/205: 263-267.
- Ramírez-González, A. 2005. Las bahías de Huatulco, Oaxaca, México: ensayo geográfico-ecológico. *Ciencia y Mar* IX(25): 3-20.
- Reid, R.P. & I.G. MacIntyre. 1988. Foraminiferal-algal nodules from the eastern Caribbean: growth history and implications on the value of nodules as paleoenvironmental indicators. *Palaios* 424-435.
- Reyes-Hernández, A.C., M.A. Ahumada-Sempoal, A. López-Pérez & X. Malagón-Pimentel. 2019. Surface and advective heat fluxes in the western margin of the Gulf of Tehuantepec. *Continental Shelf Research* 180: 35-47.
- Reyes-Hernández, A.C. & M.A. Ahumada-Sempoal. 2022. Coastal stratification and mixing on the western margin of the Gulf of Tehuantepec within a synoptic atmospheric and oceanographic environment. *Continental Shelf Research* 246: 1-8.

- Reyes-Bonilla, H., L.E. Calderón-Aguilera, M.C. Mozqueda-Torres & J.D. Carriquiry. 2014. Presupuesto de carbono en arrecifes coralinos de México. *Interciencia* 39: 645.
- Richards J.L., T. Vieira-Pinto, W.E. Schmidt, T. Sauvage, P.W. Gabrielson, M.C. Oliveira & S. Fredericq. 2016. Molecular and morphological diversity of *Lithothamnion* spp. (Hapalidiales, Rhodophyta) from deepwater rhodolith beds in the Northwestern Gulf of Mexico. *Phytotaxa* 278(2): 81-114.
- Ries, J.B., A.L. Cohen & D.C. McCorkle. 2009. Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO₂-induced ocean acidification. *Geology* 37(12): 1131-1134.
- Riosmena-Rodríguez, R., J.M. López Calderón, E. Mariano Meléndez, A. Sánchez-Rodríguez & C. Fernández García. 2012. Size and distribution of Rhodolith beds in Loreto Marine Park: their role in coastal processes. *Journal of coastal research* 28:255-260.
- Riosmena-Rodríguez, R., D.L. Steller & M.S. Foster. 2007. Prefacio: Trabajos selectos de investigación sobre rodolitos. *Ciencias marinas* 33(4): 334-334.
- Riosmena-Rodríguez, R., W.J. Woelkerling & M.S. Foster. 1999. Taxonomic reassessment of rodolith-forming species of *Lithophyllum* (Corallinales, Rhodophyta) in the Gulf of California, México. *Phycologia* 38: 401-417.
- Rivera, M.G., R. Riosmena-Rodríguez & M.S. Foster. 2004. Edad y crecimiento de *Lithothamnion muelleri* (Corallinales, Rhodophyta) en el suroeste del Golfo de California, México. *Ciencias Marinas* 30(1B): 235-249.
- Robinson, N.M., G.I. Hansen, C. Fernández-García & R. Riosmena-Rodríguez. 2013. A taxonomic and distributional study of the rhodolith-forming species *Lithothamnion muelleri* (Corallinales, Rhodophyta) in the Eastern Pacific Ocean. *Algae* 28(1): 63-71.
- Robinson, N.M., C. Fernández García, R. Riosmena Rodríguez, E.F. Rosas Alquicira, B. Konar, H. Chenelot, S.C. Jewett, R.R. Melzer, R. Meyer, G. Försterra, V. Häusserman & E. C. Macaya. 2017. Chapter 13. Eastern Pacific. *In*: R. Riosmena Rodríguez *et al.* (eds.). 2017. Rhodolith/Maërl Beds: A Global Perspective, Coastal Research Library 15. Springer International Publishing Switzerland. 319-333 pp.
- Romero-Centeno, R., J. Zavala-Hidalgo, A. Gallegos & J.J. O'Brien. 2003. Isthmus of Tehuantepec wind climatology and ENSO signal. *Journal of Climate*. 16:2628-2639.

- Ruiz-Pérez, P.G. 2019. Efecto del río Copaita sobre el sistema de carbonatos en la zona costera de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Tesis de licenciatura. Universidad del Mar. Puerto Ángel, Oaxaca. 66 pp.
- Sánchez-Bernal E.I, G. Sandoval, M.A. Camacho, F. Valdéz, A. Rodríguez y H.M Ortega. 2014. Calidad hidrogeoquímica de las aguas del río Copalita, Oaxaca, México. *Revista Internacional Ciencia y Sociedad* 1(2): 27-41.
- Schäfer, P.R.I.S.K.A., H. Fortunato, B. Bader, V. Liebetrau, T. Bauch, & J.J. Reijmer. 2011. Growth rates and carbonate production by coralline red algae in upwelling and non-upwelling settings along the Pacific coast of Panama. *Palaios* 26(7): 420-432.
- Smith, A. M., J. E. Sutherland, L. Kregting, T. J Farr. & D. J. Winter. 2012. Phylomineralogy of the Coralline red algae: Correlation of skeletal mineralogy with molecular phylogeny. *Phytochemistry* 30: 1-12.
- Sneed, E. D. & R. L. Folk. 1958. Pebbles in the lower Colorado River, Texas a study in particle morphogenesis. *The Journal of Geology* 66(2): 114-150.
- Steller, D. L. 1993. Ecological studies of rhodoliths in Bahía Concepción, Baja California Sur, México. Doctoral dissertation, San Jose State University.
- Steller, D.L. & M.S. Foster. 1995. Environmental factors influencing distribution and morphology of rhodoliths in Bahía Concepción, B.C.S., México. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 194:201-212.
- Steller, D.L., J.M. Hernández-Ayón, R. Riosmena-Rodríguez & A. Cabello-Pasini. 2007. Effect of temperature on photosynthesis, growth and calcification rates of the free-living coralline alga *Lithophyllum margaritae*. *Ciencias Marinas*. 33(4): 441-456.
- Steneck, R. S. & W. H. Adey. 1976. The role of environment in control of morphology in *Lithophyllum congestum*, a Caribbean algal ridge builder. *Botanica Marina* XIX: 197-215.
- Takahashi, T., S.C. Sutherland, D.W. Chipman, J.G. Goddard, C. Ho, T. Newberger, C. Sweeney & D.R. Munro 2014. Climatological distributions of pH, pCO₂, total CO₂, alkalinity, and CaCO₃ saturation in the global surface ocean, and temporal changes at selected locations. *Marine Chemistry* 164: 95-125.

- Teed, L., D. Bélanger, P. Gagnon & E. Edinger. 2020. Calcium carbonate (CaCO₃) production of a subpolar rhodolith bed: Methods of estimation, effect of bioturbators, and global comparisons. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 242: 1-16.
- Trasviña, A., E. D. Barton, J. Brown, H.S. Velez, P.M. Kosro & R.L. Smith. 1995. Offshore wind forcing in the Gulf of Tehuantepec, Mexico: The asymmetric circulation. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 100(C10): 20649-20663.
- Verheij, E. 1994. Nongeniculate corallinaceae (Corallinales, Rhodophyta) from the Spermonde Archipelago SW Sulawesi, Indonesia. *Blumea* 39: 95-137.
- Wilks K. M. & W.J. Woelkerling. 1995. An Account of Southern Australian species of *Lithothamnion* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Australian Systematic Botany* 8:549-583.
- Woelkerling, W.M.J. & S.J. Campbell. 1992. An account of southern Australian species of *Lithophyllum* (Corallinaceae, Rhodophyta). *The Bulletin of the British Museum (Natural History) (Botany)* 22(1):1-108.
- Womersley, H. B. S. 1996. The marine benthic flora of southern Australia. Part IIIB. Gracilariales, Rhodymeniales, Corallinales and Bonnemaisoniales. *Australian Biological Resources Study*, Canberra. 392 pp.
- WWF. 2009. Memoria del Taller: Propuesta de caudal ecológico en la Cuenca Copalita-Zimatán-Huatulco.
- Wynne, M. J. 2011. A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic: third revision. *Nova Hedwigia Beih* 140:7-166.
- Zamudio, L., E. Metzger & P.J. Hogan. 2008. A note on coastally trapped waves generated by the wind at the Northern Bight of Panamá. *Atmósfera* 21(3): 241–248.
- Zhai, W.D., N. Zheng, C. Huo, Y. Xu, H.D. Zhao, Y.W. Li, K.P. Zang, J.Y. Wang & X.M. Xu. 2014. Subsurface pH and carbonate saturation estate of aragonite on the Chinese side of the North Yellow Sea: seasonal variatios and controls. *Biogeosciences* 11:1103-1123.

Anexo I

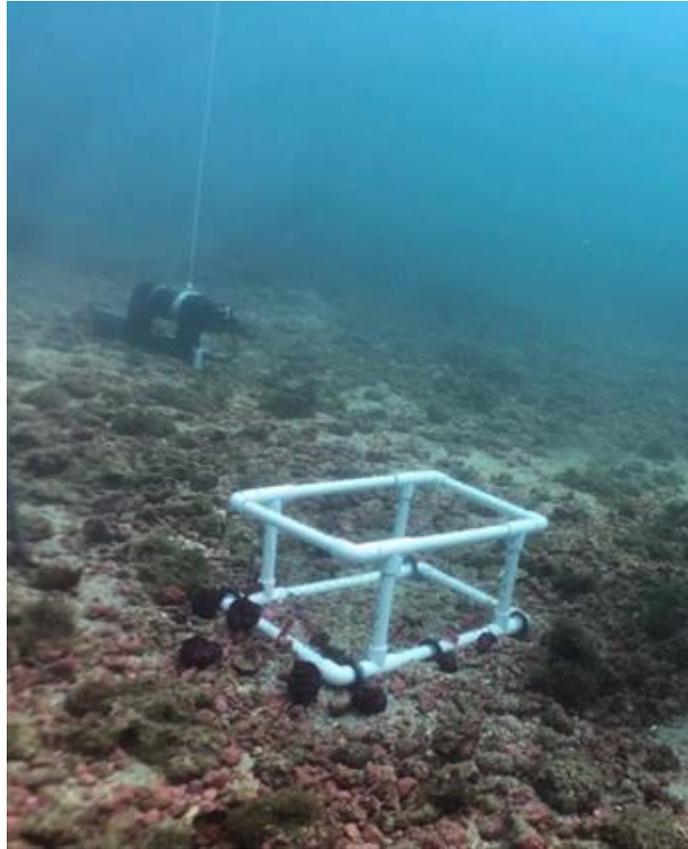


Figura 15. Jaula de PVC e hilo de pesca donde se sugetaron los rodolitos para que crecieran en condiciones *in situ* durante el periodo de estudio.