

Sosa-Ávalos, R., Hernández-Ayón, J.M., Lowder, K., Espinosa-Carreón, T.L., Chapa-Balcorta, C. 2023. Efectos de la acidificación en organismos marinos de importancia ecológica y económica hacia futuros escenarios. p. 111-138. En; Rivera-Arriaga E., Azuz-Adeath, I. (eds). La Década del Océano en México 2021-2030: La Ciencia que Necesitamos. RICOMAR, Universidad Autónoma de Campeche. 472 p. ISBN 978-607-8907-12-0. doi 10.26359/EPOMEX01202303

La Década del Océano en México 2021-2030:
La Ciencia que Necesitamos

3

Efectos de la acidificación en organismos marinos de importancia ecológica y económica hacia futuros escenarios

*R. Sosa-Ávalos, J. M. Hernández-Ayón, K. Lowder,
T. L. Espinosa-Carreón, C. Chapa-Balcorta*

Resumen

El presente capítulo evalúa la tendencia actual de la acidificación del océano (AO) y los efectos en los organismos marinos calcificadores y especies no calcificadoras en escala global y regional. Asimismo, discute el rumbo hacia donde pueden estar dirigidos los esfuerzos de mitigación de dichos impactos a través de programas internacionales. La AO afecta la supervivencia, tasa de calcificación, crecimiento y abundancia de gran parte de los organismos calcificadores. El efecto negativo promedio sobre la abundancia fue del 47 a 80 % en corales y algas calcificadoras, respectivamente, la calcificación disminuyó entre 23 y 40 % en cocolitofóridos, foraminíferos, corales y moluscos, la supervivencia fue menor en 34 % en moluscos y el crecimiento disminuyó 10-17 % en equinodermos y moluscos. Mientras que la AO tuvo efectos positivos en el crecimiento de diatomeas (17 %) y algas carnosas (22 %). Los grupos taxonómicos más sensibles y vulnerables para futuros escenarios (año 2100) son los moluscos en distintas etapas de vida, corales, foraminíferos, cocolitofóridos y peces, y los menos sensibles, los equinodermos y crustáceos. En los mares mexicanos son muy pocos los estudios encaminados a atender esta problemática. La mayoría están

enfocados a detectar aguas corrosivas cerca de la superficie dentro de la plataforma continental, mientras que otros realizan mediciones continuas de pH para entender sus efectos en arrecifes de coral. Sin embargo, se desconocen los efectos actuales de la AO sobre otros organismos marinos ecológica y económicamente importantes, así como los posibles impactos negativos que registrarán en escenarios futuros. Para mitigar los efectos de la AO en diferentes escalas, es urgente implementar acciones que disminuyan el uso de combustibles fósiles, generación de energías limpias, regular el uso de vehículos, disminuir la deforestación y cambio de uso de suelo, prevención de incendios forestales, capacitación en educación ambiental a la sociedad. Si no se implementan acciones inmediatas en los próximos 25 años, la predicción de escenarios al 2100, es que los organismos calcáreos disminuyan su tasa de calcificación por el aumento en la acidificación con efectos negativos sobre su supervivencia, crecimiento, desarrollo y abundancia en sus primeras fases de vida, con la extinción de algunas especies.

Palabras clave: Organismos calcificadores, calcificación, crecimiento y supervivencia, sensibilidad, plan de acción UNESCO-IOC para los océanos.

Abstract

This chapter assesses the current trend of ocean acidification (OA) and the effects on marine calcifying organisms and non-calcifying species on a global and regional scale. Likewise, it discusses the direction towards which efforts to mitigate said impacts through international programs can be directed. OA affects the survival, calcification rate, growth, and abundance of most calcifying organisms. The average negative effect on abundance was 47 to 80% in corals and calcifying algae, respectively, calcification decreased between 23 and 40% in coccolithophorids, foraminifera, corals and mollusks, survival was lower by 34% in mollusks and growth decreased 10-17% in echinoderms and mollusks. While the OA had positive effects on the growth of diatoms (17%) and fleshy algae (22%). The most sensitive and vulnerable taxonomic groups for future scenarios (year 2100) are mollusks in different stages of life, corals, foraminifera, coccolithophorids and fish, and the less sensitive, echinoderms and crustaceans. In the Mexican seas there are very few studies aimed at addressing this problem. Most are focused on detecting corrosive waters near the surface within the continental shelf, while others carry out continuous pH measurements to understand their effects on coral reefs. However, the current effects of OA on other ecologically and economically important marine organisms are unknown, as well as the possible negative impacts that they will register in future scenarios. To mitigate the effects of OA on different scales, it is urgent to implement actions that reduce the use of fossil fuels, clean energy generation, regulate the use of vehicles, reduce deforestation and change in land use, prevention of forest fires, training in environmental education to society. If immediate actions are not implemented in the next 25 years, the prediction of scenarios to 2100 is that calcareous organisms decrease their rate of calcification due to the increase in acidification with negative effects on their survival, growth, development and abundance in their early stages phases of life, with the extinction of some species.

Key words: Calcifying organisms, calcification, growth and survival, sensitivity, UNESCO-IOC action plan for the oceans.

Introducción

La “acidificación del océano” (AO) puede ser definida como la disminución del pH en el agua de mar en escala global en periodos de largo plazo, la cual es principalmente ocasionada por los aportes de CO₂ gas de las actividades antropogénicas que incrementan el CO₂ atmosférico (Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2014). La quema de combustibles fósiles, producción de cemento, la tala y quema de bosques tropicales para actividades agrícolas, cambio de uso de suelo, deforestación e incremento de incendios forestales, son algunas de las actividades humanas que liberan CO₂ a la atmósfera (Doney *et al.*, 2009; Le Quére *et al.*, 2015).

La relación CO₂-pH ha sido observada en muchos lugares, sin embargo, la serie de tiempo más larga de mediciones de CO₂ atmosférico es la de Keeling (1958) en el observatorio Mauna Loa, Hawái (Doney *et al.*, 2009; Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2014). El valor inicial reportado por Keeling (1960) fue de 315 ppm, en el 2009 fue de 387 ppm, alrededor de 37 % más alto que el valor de CO₂ estimado antes de la revolución industrial (~280 ppm) (Feely *et al.*, 2009; Tans, 2009). El promedio global de CO₂ atmosférico el 5 de enero del 2022 fue de 416 ppm (<https://gml.noaa.gov/ccgg/trends/global.html>), que representa un incremento del 49 % con respecto al valor de CO₂ atmosférico antes de la revolución industrial. Los niveles actuales de CO₂ atmosférico son los más altos de los últimos 850,000 años y probablemente de varios millones de años (Kump *et al.*, 2009; <https://gml.noaa.gov/ccgg/trends/history.html>).

En promedio el pH del océano ha bajado 0.1 unidades comparado con el pH antes de la revolución industrial, esto representa en escala lineal un incremento en la acidez de ~26 % (Caldeira y Wickett, 2003, 2005; Orr *et al.*, 2005; Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2014). Hacia el 2100 se proyecta que el pH disminuya 0.3 unidades, que representará un incremento en la acidez de 170 % con respecto a la era preindustrial (Feely *et al.*, 2004; Bates y Peters, 2007; Santana-Casiano *et al.*, 2007; Dore *et al.*, 2009; Takahashi *et al.*, 2009; Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2014). En la medida en que se incremente la concentración de CO₂ atmosférico, disminuirá también el pH del agua y aumentará la AO. Adicionalmente, como resultado del aumento del CO₂ antropogénico, también incrementó el nivel del mar de 0.20 m entre 1901 y 2018, con una tasa promedio anual de 3.7 mm a-1 entre 2006 y 2018, debido al calentamiento del planeta por la intensificación del efecto invernadero, el derretimiento de la cobertura de hielo en el Ártico y Antártico, y del hielo de las montañas (IPCC, 2021).

Por ello, el presente estudio analiza el estado del conocimiento del efecto de la acidificación sobre los organismos marinos a nivel internacional y nacional, con mayor énfasis en especies de importancia comercial, dentro de los Objetivos de Desarrollo Sostenible adoptados por las Naciones Unidas en 2015; SDG 13-Acción por el Clima y SDG 14-Vida Submarina.

Programas internacionales

La labor internacional bajo el concepto de la “Década de los Océanos” (DO) es particularmente importante para llevar a cabo acciones que solo pueden mitigarse mediante una colaboración mundial sobre las emisiones de carbono, la acidificación de los océanos y el aumento del nivel del mar. Tanto en el océano abierto como en las zonas costeras, la acidificación de los océanos debido al aumento del dióxido de carbono disuelto, ha comenzado a afectar a las especies marinas sensibles, que alteran el equilibrio de los ecosistemas y la disponibilidad de recursos marinos, mientras que el aumento del nivel del mar impacta a las comunidades costeras, particularmente durante las mareas y las ondas de tormentas. La gran extensión costera de México, que abarca latitudes templadas, subtropicales y tropicales, limita con múltiples cuencas oceánicas, alberga una variedad de hábitats que son fuente de recursos ecológicos y económicamente importantes.

Acidificación de los océanos

De los ocho resultados de la década de los Océanos, para el 2030 (UNESCO-IOC, 2021), el resultado 2: “*Un océano sano y resiliente donde los ecosistemas marinos son entendidos, protegidos, restaurados y manejados*”. Este propone un objetivo general bajo el cual se debe monitorear y abordar la acidificación de los océanos. De manera similar, uno de los diez desafíos de la década insta a la investigación sobre múltiples factores estresores, ya que la acidificación de los océanos es parte de un conjunto de fenómenos estresantes resultantes de las emisiones de carbono. El desafío 2 intenta “*comprender los efectos de estresores múltiples en los ecosistemas oceánicos y desarrollar*

soluciones para monitorear, proteger, administrar y restaurar los ecosistemas y su biodiversidad en condiciones ambientales, sociales y climáticas cambiantes”. Debido a que el tema de la acidificación de los océanos es considerado una amenaza, este objetivo de un océano saludable para 2030, se necesita una comprensión integral de sus efectos en los ecosistemas. Esto requiere un conjunto de conocimientos: monitoreo local con mediciones de alta calidad de la química de los carbonatos oceánicos para comprender las condiciones actuales y cómo varían, modelado para identificar predicciones relevantes para la tasa de cambio, trabajo experimental para probar la sensibilidad de organismos clave a la futura acidificación de los océanos y esfuerzo para sintetizar estas respuestas, para comprender los efectos probables sobre un recurso valioso. A medida que se comprenda mejor cómo serán y funcionarán en un futuro los ecosistemas cercanos a la costa, con el aumento de la AO y otros factores estresantes, las consecuencias por la falta de acciones se harán más evidentes.

La AO impacta todas las áreas del océano, desde las aguas profundas hasta los estuarios (Orr *et al.*, 2005), con efectos en la vida marina. Existe interés por entender cómo los cambios proyectados en la química de los carbonatos afectarán a las especies marinas, comunidades y ecosistemas (Logan, 2010). En las últimas dos décadas los científicos se han preocupado por estudiar los distintos efectos de la acidificación sobre los organismos marinos, esto ha incrementado el conocimiento sobre la respuesta de la vulnerabilidad de los organismos calcificadores y resiliencia (IGBP, IOC, SCOR, 2013).

La Red Mundial de Observación de la Acidificación de los Océanos (GOA-ON, por sus siglas en inglés) fue establecida en 2012, con financiamiento de la Comisión Oceanográfica Intergubernamental (IOC-UNESCO, siglas en inglés), Administración Nacional Atmosférica y Oceánica (NOAA, siglas en inglés) y por la Agencia Internacional de Energía Atómica, Centro Internacional para la Coordinación de la Acidificación del Océano (IAEA OA-ICC, por sus siglas en inglés), Sistema de Observación Global del Océano (GOOS, siglas en inglés), el Proyecto Internacional de Coordinación de Carbón del Océano, agencias y fundaciones de distintos países, son algunas de las iniciativas internacionales para desarrollar colaboraciones que permitan abordar este problema global con impactos regionales y locales. El GOA-ON incluye alrededor de 870 miembros de 105 países, y está por ocho redes regionales; África, Ártico, Latinoamérica, Mediterráneo, Norteamérica, Atlántico Nororiental, Islas del Pacífico y Pacífico Occidental, enfocados en atender tres objetivos principales:

- Mejorar nuestra comprensión de las condiciones globales de acidificación de los océanos.
- Mejorar nuestra comprensión de la respuesta de los ecosistemas a la acidificación de los océanos.
- Adquirir e intercambiar datos y conocimientos necesarios para optimizar el modelado de la acidificación de los océanos y sus impactos.

En respuesta a la primera convocatoria de la DO se aprobaron múltiples acciones con relevancia para el estudio de la acidificación de los océanos. Estos incluyen: Investigación sobre la acidificación de los océanos para la sostenibilidad (OARS, por sus siglas en inglés); Sostenibilidad, Previsibilidad y

Resiliencia de los Ecosistemas Marinos (SUPREME); Una década transformadora para el sistema mundial de observación de la acidificación de los océanos; y Co-Diseño de Observación Oceánica: Evolución de la Observación Oceánica para un Futuro Sostenible (UNSECO-IOC, 2021).

“OARS fomentará el desarrollo de la ciencia de la acidificación de los océanos, incluidos los impactos sobre la vida marina y la sostenibilidad de los ecosistemas marinos en entornos estuarinos, costeros y marinos. El programa abordará la meta 14.3 del Objetivo de Desarrollo Sostenible: “Minimizar y abordar los impactos de la acidificación de los océanos, incluso mediante una mayor cooperación científica a todos los niveles”. Los componentes clave incluyen: 1) mejorar los esfuerzos de colaboración regional, 2) la coordinación de la creación de capacidad en ciencia, 3) codificar e implementar la observación e investigación para abordar la amenaza de la acidificación de los océanos, y 4) la comunicación y entrega de los resultados a los tomadores de decisión de políticas y las comunidades.

Este esfuerzo, construido sobre la sólida organización y en red de un grupo internacional de personas preocupadas por la acidificación de los océanos, está preparado para desarrollar la capacidad en nuevas regiones y avanzar en acciones tangibles en áreas donde ya se han establecido centros regionales. La Alianza Internacional para Combatir la Acidificación de los Océanos (AO Alliance), es:

“Una iniciativa voluntaria de gobiernos y miembros no gubernamentales que representan a casi 300 millones de personas y 366,414 kilómetros de costa. Los miembros de la AO Alliance incluyen una amplia diversidad de gobiernos nacionales, estatales, municipales y soberanos tribales,

indígenas y de las Primeras Naciones junto con muchos socios afiliados como ONG's, líderes de la industria pesquera y el mundo académico local. Se encuentran explorando y promoviendo esfuerzos que aumentan la biodiversidad, la capacidad de adaptación y la resiliencia al traducir el conocimiento en acciones políticas de los gobiernos nacionales, regionales y subnacionales”.

El Programa OARS se complementa con una Década Transformativa para el Sistema Global de Observación de la Acidificación de los Océanos, un programa que “expande los sistemas de observación de CO₂ mediante el desarrollo de la próxima generación de sensores, la capacitación de nuevos expertos, con materiales disponibles para mediciones precisas. También crea capacidad para que los datos estén disponibles públicamente ya que incorporan productos útiles para las partes interesadas.

La sostenibilidad, la previsibilidad y la seguridad de los ecosistemas marinos (SUPREME) se basa en la premisa de que:

“Los océanos cambiantes están afectando significativamente a las valiosas especies marinas y a las personas, comunidades y economías que dependen de ellas. El calentamiento de los océanos, el aumento del nivel de los mares, la disminución del hielo oceánico, el aumento de la acidificación de los océanos y los eventos extremos (por ejemplo, olas de calor marinas) están afectando la distribución y abundancia de especies marinas en muchas regiones. Se espera que los riesgos debido a estos cambios aumenten con el cambio climático continuo. El programa SUPREME busca implementar globalmente una infraestructura para respaldar pronósticos, predicciones y proyecciones robustas relacionadas con el clima y los océanos, para guiar la gestión

de los ecosistemas marinos y las estrategias de adaptación que reducen los riesgos y aumentan la resiliencia de los recursos marinos / costeros y las personas que dependen de ellos”.

El Programa de Co-Diseño de Observación Oceánica: Evolución de la Observación Oceánica para un Futuro Sostenible tiene múltiples proyectos que contribuirán a abordar la acidificación de los océanos. El Observatorio Costero de Clima, CO₂ y Acidificación para la Sociedad Global del Sur (COCAS, siglas en inglés):

“Utiliza un sistema de apoyo a la toma de decisiones basado en la ciencia, para el desarrollo sostenible de las Zonas Económicas Exclusivas marinas de los países del Sur Global. Su misión consta de tres partes: primero, implementar y mantener observatorios oceánicos costeros a largo plazo, que evalúen los cambios ambientales marinos en curso y su impacto en una rica biodiversidad marina y poblaciones multiculturales; segundo, crear un lenguaje común y prácticas comunes para las partes interesadas basadas en datos, información inteligente y tecnología; tercero, formar a una nueva generación de científicos, usuarios finales y responsables de la toma de decisiones, que trabajen en conjunto para la futura gestión costera integrada en el Sur global”.

Efectos de la acidificación sobre los organismos marinos

Los mayores efectos de la AO han sido observados principalmente en organismos calcificadores como moluscos, cocolitofóridos, foraminíferos, corales, algas coralinas y en menor grado los crustáceos y peces (Kroeker et al., 2013).

Moluscos

Los invertebrados marinos exhiben distintas respuestas al aumento de la acidificación del agua de mar y como consecuencias en las reducciones en el estado de saturación de carbonato de calcio, aragonita y calcita. Debido a sus importantes roles ecológicos y su valor como biomonitores ambientales, los moluscos han sido de interés en lo que respecta a la AO. Algunos moluscos han demostrado reacciones positivas (aumento de la tasa de calcificación y/o crecimiento) en condiciones de acidificación intermedia, pero negativas bajo alta acidificación (Ries *et al.*, 2009; Rodolfo-Metalpa *et al.*, 2011; Harvey *et al.*, 2018; Lardies *et al.*, 2021). La mayoría de los estudios han detectado impactos negativos de la acidificación en la biomineralización de moluscos. Dichas respuestas incluyen la disolución de la concha (bivalvos: Green *et al.*, 2004; gasterópodos: Hall-Spencer *et al.*, 2008; Harvey *et al.*, 2018), crecimiento reducido de la concha o disminución de tasas de calcificación (gasterópodos: Shirayama y Thornton, 2005; Melatunan *et al.*, 2013; Harvey *et al.*, 2018; bivalvos: Gazeau *et al.*, 2007; Ries *et al.*, 2009; Ducker y Falkenberg, 2020), y deterioro del caparazón (Green *et al.*, 2004; Beniash *et al.*, 2010; Fitzner *et al.*, 2014). Estos efectos suelen ser mayores en especies que carecen de una capa orgánica gruesa (periostracum) que cubre sus caparazones. Otras especies de moluscos como lapa común *Patella vulgata* y el ofiuo *Amphiura filiformis* mantuvieron constante o un incremento en la concentración de ion calcio cuando disminuyó el pH a 6.8, pero disminuyó ligeramente en el mejillón morado (*Mytilus edulis*, Findlay *et al.*, 2011). Asimismo, las lapas bentónicas (*Scurria zebra* y *Scurria viridula*) que viven en zonas de surgencias muestran menores efectos de

la AO en la tasa de crecimiento combinado con reducción del metabolismo a mayor $p\text{CO}_2$ (Lardies *et al.*, 2021).

Los patrones de distribución de gasterópodos pelágicos muestran abundancia alta en áreas costeras (Gazeau *et al.*, 2013) y plataformas continentales (Bednaršek *et al.*, 2012). Estos ecosistemas son probablemente los más vulnerables al impacto de la AO que en aguas oceánicas, debido a la alta variabilidad temporal de los parámetros de los carbonatos (Kitidis *et al.*, 2012). En estos ecosistemas se han observado daños (disolución) en la concha de gasterópodos adultos, larvas meroplánctónicas, por ejemplo, *Caecum* spp., *Janthina* spp., *Rissoa* spp. y en pterópodos. El caracol tritón *Charonia lampas* muestra impactos negativos de la acidificación en el espesor, densidad y estructura de la concha, con deterioro en la superficie de la concha. Reduce la tasa de calcificación y presenta efectos corrosivos más pronunciados en las partes más viejas de la concha (Harvey *et al.*, 2018).

La relación calcita/aragonita varía y aumenta significativamente con la reducción del pH en las conchas de especies de lapas, mientras que los gasterópodos muestran reducciones en la dureza o elasticidad de la capa interna en sitios de pH bajo (Duquette *et al.*, 2017). En algunos estudios la disolución de las conchas ocurrió aun cuando el agua de mar estaba sobresaturada de aragonita, dicha disolución es más intensa en las primeras etapas larvarias que en los adultos, como resultado de la variación en los componentes de la química de los carbonatos (León *et al.*, 2019). Estos resultados sugieren que la acidificación de los océanos en un futuro cercano podría alterar la biomineralización y la estructura de la concha en los gasterópodos comunes. Otros estudios, muestran los efectos de

estresores múltiples sobre moluscos pelágicos asociados con el cambio del clima en ecosistemas costeros altamente productivos por el régimen de surgencias afectados por eventos El Niño-Oscilación del Sur (ENSO). Los pterópodos se encuentran sometidos a periodos cálidos ocasionados por eventos El Niño y la intensificación de la surgencia durante la primavera (Bednaršek *et al.*, 2018). El estrés oxidativo, bajo nivel de saturación de Ω_{ar} y el estrés termal, ocasionan estrés celular, mientras que la interacción sinérgica entre la baja Ω_{ar} y desoxigenación, y éste último con estrés termal tienen efectos fisiológicos, la suma de efectos de estos factores sugiere impacto negativo de El Niño sobre la abundancia de pterópodos (Bednaršek *et al.*, 2018). Efectos combinados de pH bajo y cambios en la salinidad tuvieron efectos negativos en el mejillón *Mytilus coruscus*, afectando severamente su salud (Wu *et al.*, 2018).

Los estados de saturación de los minerales de carbonato de calcio ($CaCO_3$) son más bajos en latitudes altas que las regiones templadas y tropicales (Fabry *et al.*, 2009). Aunque las aguas superficiales de las regiones polares y frías están sobresaturadas con respecto a la aragonita, algunos resultados muestran áreas subsaturadas de aragonita en el ártico (Yamamoto-Kawai *et al.*, 2009; Bates *et al.*, 2009). Con las actuales tasas de emisiones de CO_2 , los modelos proyectan que las aguas superficiales del océano del sur, Ártico y zonas del Pacífico subártico estarán insaturadas con respecto a la aragonita para finales de este siglo (Orr *et al.*, 2005; Steinacher *et al.*, 2009; Feely *et al.*, 2009). Por lo tanto, los mares de latitudes altas son un referente de los posibles impactos de la AO en los organismos marinos en latitudes medias y bajas. Debido a los rápidos cambios observados en los mares

polares, estas regiones constituyen laboratorios naturales para estudiar los efectos de la acidificación sobre procesos físicos, mecanismos, potencial desarrollo a la aclimatación y adaptación.

Los moluscos en general serán de los organismos más vulnerables que tendrán tolerancia limitada al incremento de la AO en el futuro.

Cocolitofóridos

Se han realizado diversos estudios para entender la respuesta de algunos cocolitofóridos como *Emiliana huxleyi*, *Coccolithus braarudii* y *Gephyrocapsa oceanica* a concentraciones de CO_2 de 380 ppm, 780 ppm y 1000 ppm. Las especies de *Emiliana huxleyi* y *Gephyrocapsa oceanica* mostraron un efecto negativo a la calcificación (disminución en el tamaño promedio), que fue más pronunciado cuando fueron sometidos a 1000 ppm de CO_2 , sin embargo, *Coccolithus braarudii* no presentó efectos por la acidificación, con calcificación positiva en concentraciones de 380 y 780 ppm de CO_2 . *Coccolithus braarudii* y *Gephyrocapsa oceanica* no mostraron efectos de la acidificación sobre la respuesta fotosintética a 380 y 1000 ppm, con un crecimiento en el tamaño. En el caso de *Emiliana huxleyi* el crecimiento fue negativo a concentraciones de CO_2 de la década del 2000, cuando éste incrementa, la respuesta fotosintética es ligeramente positiva, pero no significativa, lo cual indica que esta especie es mayormente afectada por la acidificación (Meyer y Riebesell, 2015).

Adicionalmente, *Coccolithus pelagicus* y *Calcidiscus leptoporus* no presentaron efectos en la producción de materia orgánica por la elevación en la pCO_2 (disminución de pH) (Langer *et al.*, 2006), pero *Emiliana huxleyii* mostró una disminución en

la producción de materia orgánica bajo estas condiciones (Sciandra *et al.*, 2003). Pocas especies de fitoplancton parecen ser insensibles a la acidificación del océano y las poblaciones naturales de fitoplancton incrementan la fijación de carbono como respuesta al aumento de la $p\text{CO}_2$. Las diferencias observadas en la sensibilidad ante la AO de la tasa de división celular entre grupos y especies de fitoplancton sugieren que ésta tiene un impacto sobre la composición y la sucesión de la comunidad del fitoplancton. La tasa de calcificación en *Calcidiscus quadriperforatus* disminuye con el incremento de la $p\text{CO}_2$, *Calcidiscus leptoporus* muestra una curva óptima con calcificación reducida a bajos niveles y por arriba de las condiciones actuales de $p\text{CO}_2$, mientras que *Coccolithus pelagicus* parece ser insensible a elevados niveles de $p\text{CO}_2$. Se desconoce si la disminución en la tasa de calcificación afectará la competencia de los organismos calcificadores con respecto a los no-calcificadores, y qué tan sensibles al CO_2 serán los organismos calcificadores como para que sean reemplazados por otros grupos y especies calcificantes más tolerantes a CO_2/pH (Riebesell y Tortell, 2011).

Foraminíferos

Los foraminíferos son de los calcificadores marinos más abundantes, se ha estimado que precipitan casi el 50 % del carbonato de calcio biogénico en los océanos (Keul *et al.*, 2013). Especies como *Elphidium williamsoni* revelaron que la disminución en el pH del agua de mar causa menor tasa de sobrevivencia y crecimiento (calcificación) así como cambios en su morfología, con evidencias de corrosión y agrietamiento en la superficie, puentes septales y estructuras de alimentación. Los cambios morfológicos observados en las estructuras de

alimentación de la concha pueden alterar: (1) la eficiencia de la alimentación de los foraminíferos y su competitividad ecológica a largo plazo, (2) la energía transferida dentro de la red trófica bentónica con un cambio posterior en las estructuras de la comunidad bentónica y (3) el ciclo del carbono y la producción total de CaCO_3 en aguas costeras (Guamán-Guevara *et al.*, 2019). Diversos estudios mostraron evidencias de la respuesta de los foraminíferos a los parámetros del sistema de carbonatos sobre el peso y tamaño de la concha, tamaño normalizado por el peso, tasas de crecimiento/calcificación, espesor de la concha y cambios en la diversidad y abundancia (Keul *et al.*, 2013), quienes estimaron una tasa de crecimiento promedio de foraminíferos de $0.09 \mu\text{g d}^{-1} \text{ind}^{-1}$, considerando el crecimiento, calcificación y formación de cámaras. En especies como *Baculogypsina sphaerulata*, *Calcarina gaudichaudii* la calcificación fue elevada a niveles intermedios de $p\text{CO}_2$ (Terkuile *et al.*, 1989), pero en *Marginopora vertebralis* la tasa de calcificación fue alta cuando incrementó la $p\text{CO}_2$ (Vogel y Uthicke, 2012), mientras que la calcificación disminuyó en *Amphisorus hemprichii* (Keul *et al.*, 2013) y *Marginopora kudakajimensis* (Sinutok *et al.*, 2011; Kuroyanagi *et al.*, 2009) cuando los valores de $p\text{CO}_2$ aumentaron. Así mismo, Moy *et al.* (2009), realizaron un estudio del grosor de la concha de *Globigerina bulloides*, donde compararon organismos del Holoceno y actuales, en los que estos últimos presentaron una concha 30-35 % más delgada. Estos estudios permiten determinar que la AO no ejerce el mismo efecto en las especies de foraminíferos, que constituyen un componente importante en la distribución de carbonatos en el océano.

Se encontró una reducción en el número de especies de foraminíferos a medida que disminuye el estado de saturación de carbonato de calcio, y que la población cambiaba de uno dominado por especies calcáreas con $\text{pH} \sim 8.19$ a uno dominado por foraminíferos aglutinados a niveles elevados de CO_2 ($\text{pH} \sim 7.71$). Se espera que la AO promueva cambios en la composición de la población de foraminíferos y que las formas aglutinadas se vuelvan más frecuentes (Pettit *et al.*, 2015). Otros resultados sugieren que los foraminíferos son capaces de manipular el carbono inorgánico disuelto (CID) elevando el pH intracelular durante la calcificación (de Nooijer *et al.*, 2009), utilizando especies de bicarbonatos y carbonatos para crecer más rápido (calcificación) (*e.g. Globigerinoides sacculifer*), sin embargo, cuando solo se utilizan los carbonatos en el proceso de calcificación, las tasas de crecimiento son más lentas (*Orbulina universa*) (Wolf-Gladrow *et al.*, 1999).

Corales

Los arrecifes de coral son quizás los ecosistemas mejor estudiados sobre los impactos de la AO. La precipitación de CaCO_3 por corales y algas calcificadoras forman la estructura física del arrecife de coral. El crecimiento del esqueleto del coral consiste de dos distintos procesos: extensión (crecimiento hacia arriba) y densificación (espesor lateral) (Mollica *et al.*, 2018). La concentración de iones carbonato con respecto a otras especies de carbonato en agua de mar es baja, esto ocasiona que los corales utilizan más energía para aumentar el pH del agua de mar secuestrada y aislada en el compartimiento extracelular donde ocurre el crecimiento del cristal (Cohen y Holcomb, 2009). Esta acción convierte a los iones bicarbonato en iones carbonato

requeridos para la calcificación, que permite a los corales producir CaCO_3 alrededor de 100 veces más rápido que otros organismos. Los corales que viven en agua de mar acidificada continúan produciendo CaCO_3 y utilizan tanta energía como sus contrapartes en el agua de mar normal para elevar el pH durante la calcificación. Sin embargo, en el agua de mar acidificada, los corales no pueden elevar la concentración de iones carbonato al nivel requerido para el crecimiento esquelético normal (Cohen y Holcomb, 2009). Además, la densidad esquelética es directamente sensible a los cambios en la concentración de iones carbonato en agua de mar y a la AO, mientras que la extensión del coral es menos sensible a estos efectos. El impacto de la AO sobre los corales tropicales hacia el siglo 21, ocasionará hasta el 20.3 % de la disminución en la densidad esquelética de arrecifes de coral construidos por el género *Porites* (Mollica *et al.*, 2018).

La AO acoplada con el calentamiento del océano, pueden significar riesgos importantes para la biodiversidad y funcionamiento de los arrecifes de coral en varias formas, desde cambios básicos en la biomineralización y erosión de la estructura física de los arrecifes, a cambios poco entendidos en las interacciones biológicas entre las especies (Barry *et al.*, 2011; Cornwall *et al.*, 2021). La competencia entre los corales y otros taxa, particularmente algas no calcificadoras, pueden también mediar las tasas reducidas de calcificación o de otros procesos fisiológicos acoplados a la AO, los cuales reducen la habilidad de los corales a competir por espacio (Kuffner *et al.*, 2008). Los arrecifes experimentan una pérdida en la complejidad estructural, una pérdida o cambio en las poblaciones de peces y otros organismos del arrecife, resultando

en densidades más bajas de especies de importancia comercial y tasas más bajas en el reclutamiento de larvas de peces (Feary *et al.*, 2007, Kleypas y Yates, 2009; Timmers *et al.*, 2021). Cornwall *et al.* (2021) analizaron las tasas de producción neta de carbonato de 183 arrecifes en todo el mundo para 2050 y 2100. Pronosticaron que la producción neta global de carbonato en los arrecifes disminuirá en un 76, 149 y 156 %, respectivamente, para 2100, de acuerdo a los modelos RCP (representative concentration pathways, siglas en inglés) 2.6, 4.5 y 8.5, respectivamente. Si bien se prevé que el 63 % de los arrecifes continúe aumentando para 2100 bajo RCP 2.6, el 94 % se erosionarán para 2050 bajo RCP 8.5, y ningún arrecife continuará acumulándose a tasas que coincidan con el aumento del nivel del mar proyectado bajo RCP 4.5 u 8.5 para 2100. La reducción proyectada de la cubierta de coral debido a eventos de blanqueamiento impulsa predominantemente estas disminuciones en lugar de los impactos fisiológicos directos del calentamiento y la acidificación de los océanos sobre la calcificación o la bioerosión. Los arrecifes actualmente degradados también fueron más sensibles, estos resultados resaltan la baja probabilidad de que los arrecifes de coral del mundo mantengan sus roles funcionales sin una estabilización a corto plazo de las emisiones atmosféricas de CO₂.

El arrecife de coral de la Gran Barrera de Australia, muestra una disminución del 14% en la tasa de calcificación entre 1990 y 2005 (De'ath *et al.*, 2009), y del 20.3% al 2100 (Mollica *et al.*, 2018), lo cual se atribuye al excesivo aumento en la temperatura, AO, o al efecto combinado de ambos. La AO podría afectar el ciclo de vida de los corales principalmente en su etapa larvaria, sin embargo, no se han observado

efectos sobre la producción de gametos y reclutamiento (Albright *et al.*, 2008; Jokiel *et al.*, 2008; Timmers *et al.*, 2021). Se ha observado disminución en la densidad de corales juveniles de 1.3 veces en esta zona por el efecto de la AO (Smith *et al.*, 2020).

Eventos interanuales como El Niño en el Pacífico y la variabilidad interanual de la Oscilación del Atlántico Norte (NAO, por sus siglas en inglés) incrementan la temperatura y aceleran el blanqueamiento. Por su parte, eventos La Niña y la fase fría del NAO elevan la termoclina y la carboclina, disminuyendo el pH por lo que afectan la calcificación de los corales. Courtney *et al.* (2020) reportaron una correlación inversa entre la tasa de calcificación de *Diploria labyrinthiformis* y el índice NAO de invierno en Bermuda, pero con altas tasas asociadas con el incremento de NAO negativos en los inviernos.

La mayor parte de los modelos del clima predicen que la disponibilidad de nutrientes inorgánicos y plancton en la superficie de las aguas donde viven los corales disminuirá como consecuencia del calentamiento global. Por lo tanto, los corales y los arrecifes de coral pueden ser significativamente más vulnerables a la AO de lo que se pensaba anteriormente, donde la tasa de erosión del arrecife exceda la tasa de acreción carbonatada, con una gradual pérdida de los ecosistemas de arrecifes de coral en los océanos.

Algas coralinas

Las algas calcificadoras o coralinas son afectadas cuando son expuestas a elevadas condiciones de CO₂ (bajo pH) y presentan sensibilidad a la AO (Kleypas y Yates, 2009). En promedio la tasa de calcificación de algas coralinas disminuirá entre 10-50% (Martin y Gattuso, 2009; Smith *et al.*,

2020) cuando se duplique la concentración de CO₂ atmosférico que había antes de la revolución industrial, la cual se espera se alcance a mediados de este siglo y se desconoce si estos organismos podrán adaptarse a esos cambios. Las algas coralinas no solamente son afectadas por el sistema de carbonatos, también influye la temperatura, luz, nutrientes y diferencias entre las especies (Schubert *et al.*, 2021). El alga coralina del mar Mediterráneo *Lithophyllum cabiochae* disminuyó la tasa de calcificación por el aumento de la temperatura, no tanto por la AO (Martin y Gattuso, 2009), sin embargo, en los sitios donde se encuentran las ventilas submarinas de CO₂ no se encontraron algas coralinas en ambientes con pH < 7.7. Estos sitios (Ischia, Italia) son la evidencia más fuerte de los cambios en la biodiversidad de todas las comunidades en respuesta a los altos niveles de CO₂ en el océano (Hall-Spencer *et al.*, 2008).

Diversos autores encontraron un impacto negativo neto del aumento de la temperatura en la calcificación de las algas coralinas a 5.2 °C por encima de las condiciones ambientales. Por el contrario, se observan efectos negativos cuando la temperatura desciende por debajo de 2.0 °C desde las condiciones ambientales. Algunas algas coralinas serán más capaces de aclimatarse y adaptarse localmente al aumento de la temperatura del océano en las próximas décadas. Esto se debe a que muchas especies poseen tiempos de generación cortos, la capacidad para utilizar de manera oportunista rápidamente el espacio abierto y una plasticidad fenotípica relativamente alta (Cornwall *et al.*, 2019). Sin embargo, las especies menos resistentes y resilientes serán aquellas que son longevas, aquellas con tiempos de generación prolongados o con tolerancias térmicas estrechas (*e.g.* taxones

tropicales que viven cerca de sus máximos térmicos). Además, el calentamiento de los océanos ocurrirá simultáneamente con la acidificación de los océanos, una amenaza potencialmente mayor para las algas coralinas, que también podría reducir la tolerancia al calentamiento de los océanos para muchas especies (Cornwall *et al.*, 2019). La disminución exponencial de la biodiversidad con el pH, provoca una pérdida del 65% de los taxa cuando el pH disminuye 1.0 unidad y pérdida de 60 % de las especies bajo una reducción de 0.5 unidades de pH.

Crustáceos y equinodermos

Estudios realizados sobre el cangrejo *Necora puber* en Mount Batten Beach, Reino Unido, no muestran evidencias de la disolución neta de la concha, fueron tolerantes al calor, no fueron afectados la mineralización del caparazón y la respuesta inmune a condiciones de hipercapnia (Small *et al.*, 2010). Asimismo, las larvas de camarón (*Pandalus borealis*) no presentaron reducción en la tasa de sobrevivencia bajo condiciones de AO proyectadas para el 2100 (Bechmann *et al.*, 2011). Los copépodos de la especie *Acartia bifilosa* y copépodos costeros del mar Báltico tuvieron efecto estimulante en el reclutamiento por la disminución del pH, debido a que toleran gradientes significativos de pH similares a las migraciones verticales que realizan (cambios en pH>0.5), cambios en la temperatura (5 °C), eventos de surgencia y condiciones cambiantes de mezcla, que pueden experimentar considerable variación en sus ambientes fisicoquímicos, que permiten mejor capacidad de adaptación a futuros cambios en la AO (Engstrom-Ost *et al.*, 2014; Almen *et al.*, 2014). Este mismo comportamiento fue observado en

copépodos adultos del género *Calanus* endémicos del Ártico (*Calanus glacialis* y *C. hyperboreus*; Lewis *et al.*, 2013). Adicionalmente, *Calanus finmarchicus* puede tener potencial de adaptación para soportar los efectos directos a largo plazo incluso de los escenarios futuros más pesimistas de AO, incluso en condiciones de limitado suministro de alimentos (Pedersen *et al.*, 2014).

Los hallazgos experimentales recientes han demostrado mayor sensibilidad a los factores estresantes relacionados con la AO en los crustáceos, especialmente en las primeras etapas de la vida, lo que puede considerarse como un problema potencial para las respuestas a nivel de población en el Ártico (Schiffer *et al.*, 2014). Para los cangrejos comerciales de Alaska, la AO puede ser importante por la reducción en el pH, que causa menor disponibilidad de carbonato de calcio (para formar estructuras duras) y estrés fisiológico por el movimiento de las moléculas en las branquias, que regulan los iones, excretan amonio e intercambian oxígeno entre el agua de mar y la sangre. Los estudios realizados sobre el cangrejo rey rojo (*Paralithodes camtschaticus*), cangrejo rey azul (*Paralithodes platypus*), cangrejo curtidor (*Chionoecetes bairdi*) y cangrejo de nieve (*Chionoecetes opilio*), muestran disminución en la sobrevivencia en cada una de las etapas de vida, debido a la AO. Esto afectará el reclutamiento de juveniles a cangrejos adultos y disminución >50% en la captura dentro de los siguientes 20 años después que el pH alcance 7.50 unidades en el Mar de Bering (<https://legacy.aooos.org/alaska-ocean-acidification-network/biological-impacts/crab/>).

Los estadios larvales I y IV, fases de transición entre el estado embrionario y pelágico, y estado larval y megalopa de la langosta europea *Homarus gammarus* exhibieron

cambios en la sensibilidad de la temperatura de su tasa metabólica, el aumento de $p\text{CO}_2$ y temperatura afectaron la mineralización del caparazón, que también impactaron en la sobrevivencia y crecimiento (Small *et al.*, 2015). Estos cambios afectaron el tamaño corporal del último estadio larval plantónico, de tal forma que, la sobrevivencia y crecimiento en aguas cálidas con hipercapnia pueden impactar el crecimiento, desarrollo y reclutamiento de las larvas de langosta.

Independientemente de los hábitats en los que viven las diferentes especies, los estudios muestran el efecto de la AO en los estadios larvales con menor crecimiento y disminución de 23 % de la supervivencia del cangrejo azul (*Callinectes sapidus*) de Louisiana (Giltz y Taylor, 2017), metamorfosis tardía en el cangrejo de piedra de Florida (*Menippe mercenaria*; Gravinese *et al.*, 2018), cambios en la composición del exoesqueleto (Page *et al.*, 2016) y la disminución del metabolismo en los cangrejos curtidores (*Chionoecetes bairdi*; Long *et al.*, 2016), aumento de los costos energéticos en el cangrejo de porcelana (*Neopetrolisthes maculatus*; Carter *et al.*, 2013), mientras que la prelarva del cangrejo Dungeness mostró una supervivencia reducida y progresión más lenta a través de su desarrollo (Miller *et al.*, 2016).

El crecimiento y la metamorfosis del desarrollo de postlarvas de balanos *Semibalanus balanoides* tuvieron impacto negativo a bajo pH (7.7) en el océano Ártico, con un crecimiento más lento y los organismos fueron más pequeños, debido a una reasignación de la energía para disminuir la disolución de sus conchas por efecto de la AO (Findlay *et al.*, 2010). El efecto de la AO en combinación con la temperatura y cambios en la dieta, afectan negativamente la sedimentación de larvas de *Balanus amphitrite*,

principalmente cuando la temperatura está entre 32 y 34 °C, con $p\text{CO}_2$ de 750 y 1500 μatm (Baragi y Anil, 2017). Sin embargo, el desarrollo larvario de *Amphibalanus improvisus* no fue afectado significativamente cuando se redujo el pH a 7.8, esto sugiere que las especies de balanos no muestran mayor sensibilidad a la AO en las primeras etapas de vida (Pansch *et al.*, 2013).

El efecto de la acidificación sobre la disolución del caparazón de las larvas de cangrejo Dungeness (*Metacarcinus magister*) en zonas costeras menores a 200 m de profundidad en la costa oeste de los Estados Unidos, cuando se encuentran expuestos a gradientes de Ω_{cal} por más de un mes, desestabiliza el sistema mecanorreceptor y la sensibilidad a la AO, dicha disolución se relaciona negativamente con lo ancho de la larva del cangrejo, lo cual tiene impactos ecológicos y económicos (Bednaršek *et al.*, 2020).

Los equinodermos son otro grupo de organismos calcificadores que están sujetos a los efectos de la AO, por ejemplo, *Ophiura ophiura* regulan la actividad metabólica cuando baja el pH en combinación con temperatura baja. Sin embargo, esto se ve compensado por la respuesta a la temperatura elevada ($\pm 4.5^\circ\text{C}$). En condiciones de alta temperatura y bajo pH (donde la calcita está insaturada), parece haber una compensación energética para mantener la calcificación neta donde puede ocurrir la disolución del carbonato de calcio. Este déficit de energía da como resultado una reducción de $\sim 30\%$ en la tasa de regeneración del brazo a pH 7.3, que se prevé se alcance para el año 2300 (Wood *et al.*, 2010). Bednaršek *et al.* (2021) concluyeron que los equinodermos adultos que habitan en el Ecosistema de la Corriente de California, presentaron menos sensibilidad

a la AO, mientras que las primeras etapas son más sensibles a los cambios de pH. Los procesos de aclimatación y adaptación a las condiciones ambientales locales son importantes en los efectos de la AO sobre los equinodermos. Los organismos adultos de aguas más profundas son más tolerantes a las condiciones de bajo pH (Byrne *et al.*, 2020). Por el contrario, las especies de aguas someras viven en ambientes con pH más altos, y las larvas de estas especies tienen mayor sensibilidad a la AO y son menos resilientes. Esto también fue observado en las larvas del ofiuroideo *Ophiothrix fragilis* del Atlántico Norte que son extremadamente sensibles a la AO.

Peces

Aun es poco lo que se conoce sobre los peces debido al incremento del CO_2 en el agua y al aumento en la acidificación. Heuer y Grosell (2014) hicieron una revisión sobre la respuesta de distintas especies de peces ante la acidificación y reportan que a niveles de CO_2 actuales y los esperados para el 2100, existen impactos notables en el comportamiento, la eficiencia neurosensorial, el crecimiento de los otolitos, la tasa metabólica y la función mitocondrial. En algunos casos existe una compensación ante los cambios de pH, sin embargo, esto no necesariamente significa que haya tolerancia ni una adaptación a largo plazo.

Las condiciones elevadas de CO_2 pueden causar deficiencias sensoriales y comportamientos alterados en los organismos marinos, ya sea directamente al afectar la sensibilidad de los órganos finales o debido a posibles alteraciones en la química del cerebro. Estudios previos muestran que los comportamientos auditivos de larvas y peces juveniles pueden verse afectados por niveles elevados de CO_2 (1000 μatm). Los

pargos juveniles subtropicales, *Chrysophrys auratus*, mostraron cambios significativos en su capacidad y sensibilidad auditiva en condiciones de CO₂ previstas en el futuro. Estas condiciones tienen un doble efecto sobre la audición, afectando directamente la sensibilidad de los órganos auditivos finales y alterando los comportamientos inducidos por la audición (Radford *et al.*, 2021). Algunos estudios muestran efectos directos del pH sobre la fisiología de los peces como son los sistemas respiratorio, reproductivo y circulatorio, aunque también depende de las diferencias específicas entre las especies. Cuando disminuye el pH los peces han mostrado efectos en su comportamiento, como los sentidos para percibir señales, oído y el olfato, muchos peces de arrecifes usan el sentido del olfato para elegir un lugar donde permanecer como larvas y evitar depredadores (Patterson *et al.*, 2020). Un ejemplo de esto es la reducción en la laterización de las larvas de peces damisela (*Stegastes variabilis*; Domenici *et al.*, 2012), otros peces presentan afectaciones en el sentido del olfato y en la relación depredador-presa (Hamilton, 2017).

Cattano *et al.* (2018) realizaron un meta-análisis de las respuestas ecofisiológicas y de comportamiento de 42 especies de peces ante OA, en condiciones contrastantes desde niveles actuales de pH hasta condiciones extremas. Estos autores reportan que las larvas de peces son el estadio más sensible a la acidificación con mayor tasa de mortalidad e impactos en su crecimiento y calcificación de otolitos. Esto es debido a que presentan un mayor radio de superficie:volumen lo cual afecta los procesos difusivos y debido a que su sistema de compensación ácido-base aún no está completamente desarrollado. Los peces pelágicos fueron menos resistentes a OA que

los peces bentónicos de diferentes sitios del océano. Asimismo, los peces eurihalinos resultaron más sensibles en comparación con los estenohalinos. Al contrario de lo esperado, la calcificación fue mayor en condiciones de aumento de pCO₂, el tamaño de los otolitos se incrementó, independientemente de su especie, estadio y hábitat.

Se estimó la densidad de hidroxiapatita en la porción mineralizada del cartílago en mandíbulas, pilares, vértebras, dentículos y aletas pectorales de rayas juveniles (*Leucoraja erinacea*). La mineralización en el cartílago de los pilares y las mandíbulas aumentó como consecuencia del alto CO₂, mientras que la temperatura disminuyó la mineralización en las aletas pectorales. La mineralización afecta la rigidez y la fuerza de los elementos esqueléticos de forma lineal, con implicaciones para el rendimiento y la eficiencia de la alimentación y la locomoción. Este estudio muestra que los cambios en la temperatura y el pH de los océanos tienen efectos complejos en la morfología del esqueleto de los peces (Di Santo, 2019).

Es importante considerar que los resultados de los estudios en diferentes organismos permiten identificar variaciones en la respuesta con relación a la sobrevivencia, calcificación, crecimiento, desarrollo y abundancia. Las más afectadas por la AO son la sobrevivencia y calcificación que se redujeron en 27 %, mientras que el crecimiento y desarrollo disminuyeron entre 11-19 %, respectivamente, para condiciones que representen escenarios en el año 2100, en promedio la abundancia decreció 15% (tabla 1). Por el contrario, parece que la fotosíntesis (algas) y el crecimiento (algas carnosas y diatomeas) no son afectados por la AO (Kroeker *et al.*, 2013). La tabla 1 presenta un resumen de los efectos de

Tabla 1. Resumen de los efectos de la acidificación entre grupos taxonómicos clave. Los efectos son representados como el incremento del porcentaje promedio (+) o decremento (-) en una respuesta dada (Kroeker *et al.*, 2013).

Taxa	Respuesta	Efecto promedio
Algas calcificadoras	Fotosíntesis	- 28 %
	Abundancia	- 80 %
Corales	Calcificación	- 32 %
	Abundancia	- 47 %
Cocolitofóridos	Calcificación	- 23 %
Moluscos	Sobrevivencia	- 34 %
	Calcificación	- 40 %
	Crecimiento	- 17 %
	Desarrollo	- 25 %
Equinodermos	Crecimiento	- 10 %
	Desarrollo	- 11 %
Algas carnosas	Crecimiento	+ 22 %
Diatomeas	Crecimiento	+ 17 %
	Fotosíntesis	+ 12 %

la AO sobre distintos organismos calcificadores. Adicionalmente, estudios recientes muestran efectos en el sistema respiratorio y circulatorio de los peces, así como en el comportamiento (sentido del olfato, oído, movimiento lateral).

Los grupos de organismos calcificadores y no-calcificadores presentan variación en la vulnerabilidad para escenarios proyectados al año 2100. Los grupos más vulnerables son los moluscos en distintas etapas larvarias y adultos y los corales, los menos

vulnerables serán los equinodermos y crustáceos. Indirectamente, los peces serán afectados principalmente por la pérdida de alimento y hábitat (tabla 2; IGBP, COI, SCOR, 2013). Para los mismos escenarios, los corales, moluscos y peces tendrán efectos negativos, los cuales serán menores en los crustáceos en donde el 80 % no tendrán efectos por la AO. Algunos corales (10 %), equinodermos (20 %) y crustáceos (15 %) observarán efectos positivos por la combinación de múltiples estresores (figura 1).

Tabla 2. Vulnerabilidad de especies marinas de importancia comercial y ecológica, como respuesta a la acidificación del océano debido a niveles elevados de CO₂ (IGBP, COI, SCOR, 2013, adaptado de Wittmann y Pörtner, 2013).

Grupos de organismos				
Moluscos	Corales	Equinodermos	Crustáceos	Peces
Pterópodos, almejas, vieiras, mejillones, ostras, orejas de mar, caracoles marinos y cefalópodos (calamares, sepias y pulpos).	Corales de aguas calientes y frías.	Erizos, pepinos de mar, estrellas.	Camarones, cangrejos, langostas, copépodos (zooplancton), etc.	Pequeños pelágicos (arenques, sardinas, anchoas), grandes pelágicos (atún, bonito, pez vela), bentónicos (rodaballo, fletan, bacalao, eglefino), etc.
Vulnerabilidad				
Se observa que los moluscos adultos y las larvas presentan tasas reducidas de calcificación, crecimiento y supervivencia. Algunas especies pueden extinguirse a nivel local.	Reducción de la calcificación, aumento de la bioerosión y de los efectos sinérgicos del calentamiento y la acidificación.	Se han estudiado pocas especies. Vulnerabilidad en las primeras fases de la vida. Algunas especies pueden extinguirse a nivel local.	Menos afectados que otros grupos. La tolerancia térmica de algunos cangrejos se reduce con la acidificación.	Posibles efectos indirectos debidos a los cambios en las presas y la pérdida de hábitat, como los corales. Posiblemente, algunos efectos directos sobre el comportamiento, la adaptación y la supervivencia, cambios en la fisiología de las larvas.

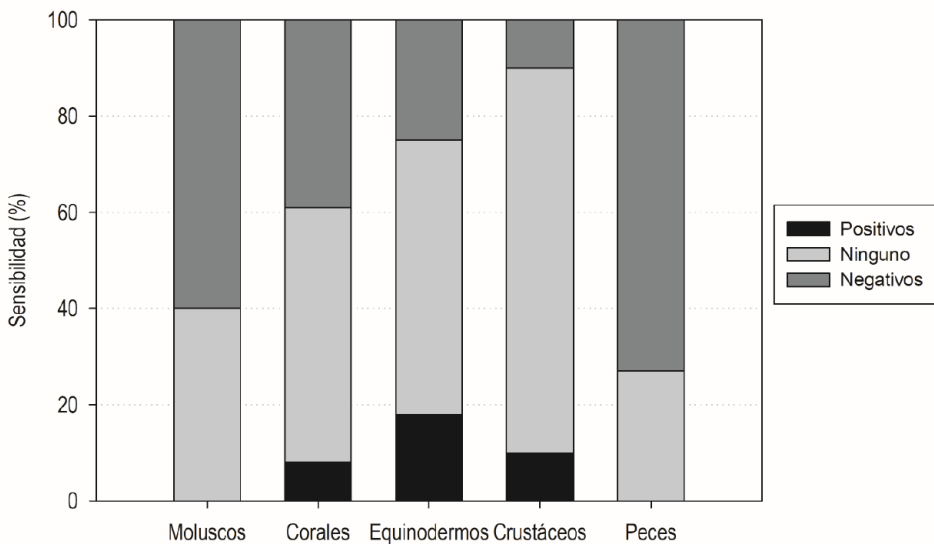


Figura 1. Sensibilidad de los organismos marinos a los efectos de la acidificación del océano para escenarios proyectados hacia el año 2100.

Programas nacionales

Acidificación del océano mexicano

La Ao forma parte de la agenda científica de México y atiende los compromisos nacionales e internacionales ante la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (CMNUCC), como parte de la Estrategia Nacional de Cambio Climático. En México se han generado diversas iniciativas y programas para monitorear la acidificación del océano y sus efectos en especies marinas, a través de varios proyectos de investigación. Así mismo diversos grupos académicos y grupos multidisciplinarios han abordado dicha problemática.

El Programa Mexicano del Carbono (PMC) tiene por objetivo:

“Coordinar las actividades relacionadas con el ciclo del carbono y acidificación del océano, promover la capacitación académica, crear redes de colaboración con otros programas nacionales e internacionales, transferencia de conocimiento a la sociedad y coadyuvar en la creación de políticas públicas relacionadas con la vulnerabilidad, mitigación y adaptación al cambio climático”.

Otro proyecto bajo el mismo concepto, la Red de Predicción y Monitoreo Oceánico para el Desarrollo Sostenible del Golfo de México y el Caribe (OMPNetGC), está liderado por el Consorcio de Investigación del Golfo de México (CIGOM). OMPNetGC desarrolla una red de sistemas de observación oceánica y modelos regionales de predicción de la circulación oceánica, para proporcionar información de referencia sobre el estado oceanográfico, biogeoquímico y ecológico, los cambios y las tendencias del gran ecosistema del golfo de México y el Caribe.

En México, son escasos los estudios de los efectos de la Ao sobre los organismos marinos calcificadores, algunos están enfocados en entender la variación del pH en aguas costeras y oceánicas, así como la presencia de aguas corrosivas cerca de la superficie. Feely *et al.* (2008) encontraron aguas corrosivas con pH de 7.75 por debajo de 40 m de profundidad frente a Baja California, asociadas a surgencias costeras. También se detectaron aguas corrosivas en las bahías de Manzanillo y Santiago, Colima, durante abril de 2013, con pH cercano a 7.4 entre 25 y 50 m de profundidad, asociados también a surgencias costeras, estas aguas corrosivas tienen efectos negativos sobre los organismos calcificadores (Sosa-Ávalos *et al.*, 2015). En el golfo de Tehuantepec se han reportado los valores de pH hasta 7.4 a 50 m de profundidad (Chapa-Balcorta *et al.*, 2015). La presencia de agua corrosiva (pH 7.6) se ha detectado cerca de la costa en la zona costera de Huatulco (Chapa-Balcorta *et al.*, 2019)

Otros estudios se han enfocado en la calcificación de los corales como el de Norzagaray-López *et al.* (2019) que reportaron parámetros de crecimiento de especies de coral para dos regiones: a) Pacífico mexicano (PAC) en donde se incluyeron 18 sitios de corales y b) Golfo de México y Caribe mexicano (GM-CM), con 14 sitios de muestreo. En el PAC se registraron 23 especies de corales hermatípicos, que pertenecieron a cinco géneros, de los cuales; Pocillopora, Porites y Pavona fueron los más dominantes. Mientras que en la región del GM-CM se reportaron 39 especies, agrupadas en 22 géneros de corales, de los cuales los más abundantes fueron: *Agaricia*, *Acropora*, *Porites*, *Siderastrea*, *Orbicella*, *Montastraea*

y *Meandrina*. Estos autores concluyeron que la producción de CaCO_3 en el PAC fue de 0.2 a 17.1 $\text{kg m}^{-2} \text{a}^{-1}$ y en el GM-CM entre 0.2 y 2.4 $\text{kg m}^{-2} \text{a}^{-1}$. La producción anual estimada fue entre 2 y 14 508 ton a^{-1} , y 144-93 634 ton a^{-1} , respectivamente. El género *Pocillopora* presenta la mayor tasa de producción de CaCO_3 en el PAC, y *Acropora* en el GM-CM, que mantienen tasas de crecimiento anual más elevadas.

Acciones regionales y locales

La DO ofrece una oportunidad para reunir a investigadores, tomadores de decisiones, miembros de la comunidad y otras partes interesadas para diseñar y proponer conjuntamente nuevas soluciones, ampliar enfoques de adaptación prometedoros y representar las voces colectivas para abordar la causa de estos problemas. Sin embargo, ni la acidificación de los océanos, ni el aumento del nivel del mar se señalan explícitamente en el Marco de Acción de la Década de los Océanos, que se describe en el Plan de Implementación (UNESCO-IOC, 2021). Por lo tanto, todavía hay oportunidades para enfocarlos a través de los Resultados y Desafíos más amplios presentados para la Década, y luego asegurar que esos objetivos se cumplan a través de Acciones, Programas y Proyectos (<https://www.oceandecade.org/sign-up/>).

A nivel internacional, el GOA-ON ha planteado ante la UNESCO y Naciones Unidas la necesidad urgente de desarrollar proyectos regionales para estudiar los efectos de la AO, que permitan entender la magnitud de los daños de los organismos marinos, la tasa de crecimiento, capacidad de adaptación, vulnerabilidad y sobrevivencia a las futuras concentraciones de CO_2 atmosférico ($p\text{CO}_2$). Como parte de las propuestas planteadas por GOA-ON y la UNESCO (IOC), se sugiere: i) la necesidad de que los científicos realicen mediciones precisas de la acidificación en todos los océanos y en la

zona costera, que es más dinámica y quizá la parte más crítica, ii) capacitar a investigadores de países no desarrollados o en vías de desarrollo, para que también realicen mediciones de calidad, compartiendo o proporcionándoles equipos para realizar estudios de AO, iii) equipamiento de laboratorios para llevar a cabo experimentos con organismos vulnerables, iv) formación de bases de datos conjuntas y mayor número de observaciones, y v) fortalecer los modelos para generar mejores predicciones y escenarios futuros sobre la AO.

Diversos investigadores de México colaboran con colegas de los Estados Unidos y Canadá a través de la Red de Norteamérica para la AO, para el desarrollo de reuniones anuales y proyectos de investigación con financiamiento de la NOAA y la UNESCO, en donde, además, se está conformando una base de datos regional con los resultados de la AO. Adicionalmente, los investigadores mexicanos han obtenido recursos de CONACYT y del PMC, para realizar estudios en el océano y aguas costeras del país, reuniones anuales, capacitación de investigadores y estudiantes de posgrado a través de cursos y talleres. Asimismo, se colabora con investigadores de Latinoamérica por medio de la Red Latinoamericana para la acidificación del océano (LAOCA), participando con reuniones anuales, congresos latinoamericanos, cursos y talleres especializados, así como en la conformación de una base de

datos. El objetivo es continuar con la colaboración más estrecha con los científicos de ambas redes para el estudio de la AO y sus efectos para escenarios futuros.

En México, como se mencionó antes, son escasos los estudios para entender la respuesta de los organismos a la AO. A pesar de esto, programas como el PMC y el proyecto OMPNetGC, tratan de:

“Evaluar la vulnerabilidad de especies clave y hábitats marinos a eventos naturales extremos y presiones del desarrollo económico, como grandes derrames de petróleo, y las tendencias emergentes a largo plazo de desoxigenación, acidificación de los océanos, proliferación de algas nocivas, calentamiento de la superficie del océano y brindar información, conocimientos y herramientas para las estrategias de mitigación y adaptación; y mejorar la creación de capacidad e inspirar a la próxima generación de científicos, formuladores de políticas y partes interesadas en las regiones del Pacífico mexicano, Golfo de México y Mar Caribe para el desarrollo sostenible de los océanos”.

Los resultados de los estudios analizados muestran que la zona costera registrará

mayores cambios en la química marina del carbono como resultado de la disolución de CO₂ atmosférico en el agua y la consecuente disminución del pH, comparado con los cambios que se espera ocurran en el océano. Estos procesos, combinados con otros estresores (aumento de la temperatura, des-oxigenación) ocasionarán que los corales y arrecifes de coral sean más vulnerables y sensibles a los escenarios que se espera para el año 2100, de tal forma que, incrementará el blanqueamiento de los corales y la disolución de los arrecifes, con altos impactos negativos a estos ecosistemas con tendencias a desaparecer, haciendo más vulnerable a la zona costera. Los moluscos en sus distintas etapas de vida, también serán vulnerables y sensibles a los efectos de la AO, sobre todo los de zonas frías y polares, posiblemente varias especies de este grupo desaparecerán. El resto de los grupos (equinodermos, crustáceos, peces, fitoplancton) registrarán menos impactos negativos de la AO sobre la vulnerabilidad y sensibilidad, incluso algunos como el fitoplancton se espera que los efectos sean mayormente positivos.

Conclusiones generales

El continuo incremento del CO₂ antropogénico en la atmósfera como consecuencia de las distintas actividades humanas, permite que el océano actúe como sumidero de carbono y en consecuencia modifica la química del sistema de carbonatos en el agua de mar, aumenta la acidez del océano, disminuye el grado de saturación del CaCO₃ favoreciendo la disolución de las conchas y esqueletos, incrementa el calen-

tamiento del planeta, derretimiento de las capas de hielo de los polos, aumento del nivel del mar y des-oxigenación del océano, entre otros. La respuesta oceánica dependerá de las emisiones presentes y futuras de CO₂, con variaciones locales y regionales. La predicción de los impactos ecológicos de la AO es altamente prioritaria para la ciencia, manejo y políticas públicas. Se requiere un entendimiento de la variabilidad

en las respuestas de los organismos y niveles de certidumbre para pronosticar los efectos ecológicos sobre estos.

Los resultados de estudios realizados sobre AO revelan una disminución de la supervivencia, la tasa de calcificación, el crecimiento, el desarrollo y la abundancia. Sin embargo, la magnitud de estas respuestas varía entre grupos taxonómicos y entre especies, lo que sugiere que existe una variación predecible de sensibilidad basada en sus características fisiológicas y metabólicas. Los grupos de organismos mayormente afectados por los efectos negativos de la AO son los moluscos, corales, algas calcificadoras y los cocolitofóridos, mientras que los equinodermos, crustáceos y peces, son menos sensibles y vulnerables a la AO. Los efectos negativos sobre los grupos taxonómicos económicamente importantes, afectan principalmente a los productores de moluscos y crustáceos en distintos países, lo cual se refleja en su economía. Además, estos organismos son de importancia ecológica porque sirven de alimento para otros organismos.

La Década de los Océanos y los Objetivos de Desarrollo Sostenible son una excelente oportunidad para que la comunidad científica internacional, colabore estrecha-

mente con los distintos órdenes de gobierno para establecer acciones que atiendan el problema de la AO. Es urgente que todos los países contribuyan a la solución del problema utilizando otro tipo de generación de energía, distinta a la que se produce con el uso de combustibles fósiles, disminuir la deforestación y los incendios forestales, regular el uso de vehículos, más capacitación y educación ambiental a la sociedad, poner la ciencia a disposición de los políticos, tomadores de decisión y la sociedad, para que todas estas acciones en conjunto coadyuven a mitigar y reducir el efecto de la acidificación en los océanos.

En los mares de México son incipientes los estudios sobre este problema y se desconocen los efectos (positivos o negativos) sobre los distintos grupos taxonómicos, así como los impactos ecológicos y económicos. Por consiguiente, surge la urgente necesidad de realizar estudios encaminados a entender las respuestas de los organismos (sobrevivencia, tasa de calcificación, crecimiento, abundancia y desarrollo), bajo las actuales condiciones ambientales, que permitan predecir hacia futuros escenarios el grado de vulnerabilidad, sensibilidad y riesgo de los grupos taxonómicos.

Referencias

- Albright, R., Mason, B., Langdon, C. 2008. Effect of aragonite saturation state on settlement and postsettlement growth of *Porites astreoides* larvae. *Coral Reefs*, 27(3): 485-490.
- Almen, A.-K., Vehmaa, A., Brutemark, A., Engstrom-Ost, J. 2014. Coping with climate change? Copepods experience drastic variations in their physiochemical environment on a diurnal basis. *J. Exp. M. Biol. Ecol.*, 460: 120-128
- Baragi, L.V., Anil, A.C. 2017. Influence of elevated temperature, pCO₂, and nutrients on larva-biofilm interaction: Elucidation with acorn barnacle, *Balanus Amphitrite* Darwin (Cirripectida: Thoracica). *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 185: 107-119.
- Barry, J. P., Widdicombe, S., Hall-Spencer, J.M. 2011. Effects of ocean acidification on marine biodiversity and ecosystem function. p. 192-

209. In: Gattuso, J.-P. y L. Hansson (Eds.), Ocean Acidification. Oxford University Press.
- Bates, N. R., Peters, A.J. 2007. The contribution of atmospheric acid deposition to ocean acidification in the subtropical North Atlantic Ocean. *Mar. Chem.*, 107: 547-558.
- Bates, N. R., Mathis, J.T., Cooper, L.W. 2009. Ocean acidification and biologically induced seasonality of carbonate mineral saturation states in the western Arctic Ocean. *J. Geophys. Res.*, 114, C11007, doi:10.1029/2008JC004862.
- Bechmann, R. K., Taban, I.C., Westerlund, S., Godal, B.F., Arnberg, M., Vingen, S., Ingvarsdottir, A., Bausant, T. 2011. Effects of ocean acidification on early life stages of shrimp (*Pandalus borealis*) and mussel (*Mytilus edulis*). *J. Toxicol. Environ. Health, Part A*, 74: 424-438.
- Bednaršek, N., Mozina, J., Vogt, M., O'Brien, C., Tarling, G.A. 2012. The global distribution of pteropods and their contribution to carbonate and carbon biomass in the modern ocean. *Earth System Science Data*, 4: 167-186.
- Bednaršek, N., Feely, R.A., Beck, M.W., Glippa, O., Kanerva, M., Engström-Öst, J. 2018. El Niño-related thermal stress coupled with upwelling-related ocean acidification negatively impacts cellular to population-level responses in Pteropods along the California Current System with implications for increased bioenergetic costs. *Front. Mar. Sci.*, 5: 486.
- Bednaršek, N., Feely, R.A., Beck, M.W., Allin, S.R., Siedlecki, S.A., Norton, E.L., Saenger, C., Štrus, J., Greeley, D., Nezhin, N.P., Roethler, M., Spicer, J.I. 2020. Exoskeleton dissolution with mechanoreceptor damage in larval Dungeness crab related to severity of present-day ocean acidification vertical gradients. *Sci. Total Environ.*, 716: 136610.
- Beniash, E., Ivanina, A., Lieb, N.S., Kurochkin, I., Sokolova, I.M. 2010. Elevated level of carbon dioxide affects metabolism and shell formation in oysters *Crassostrea virginica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 419: 95-108. <http://dx.doi.org/10.3354/meps08841>.
- Byrne, M., Hernández, J.C. 2020. Sea urchins in a high CO₂ world: impacts of climate warming and ocean acidification across life history stages. p. 281-297. In: Lawrence, J. M. (Ed.), *Sea urchins: Biology and Ecology*, 4th Edition. Elsevier B. V.
- Caldeira, K., Wickett, M.E. 2003. Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*, 425: 365-365.
- Caldeira, K., Wickett, M.E. 2005. Ocean model predictions of chemistry changes from carbon dioxide emissions to the atmosphere and ocean. *J. Geophys. Res.*, 110, C09S04, doi:10.1029/2004JC002671.
- Carter, H. A., Ceballos-Osuna, L., Miller, N.A., Stillman, J.H., 2013. Impact of ocean acidification on metabolism and energetics during early life stages of the intertidal porcelain crab *Petrolisthes cinctipes*. *J. Exp. Biol.* 216(8): 1412-1422.
- Cattano, C., Claudet, J., Domenici, P., Milazzo, M. 2018. Living in a high CO₂ world: A global meta-analysis shows multiple trait-mediated fish responses to ocean acidification. *Ecological Monographs*, 88(3): 320-335.
- Chapa-Balcorta, C., Hernandez-Ayon, J. M., Durazo, R., Beier, E., Alin, S. R., López-Pérez, A. 2015. Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO₂ system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *J. Geophys. Res.: Oceans*, 120(12): 7752-7770.
- Chapa-Balcorta C., Pech, D., Hernández-Ayón, J. M., López-Pérez, A., Calderón-Aguilera, L.E., Norzagaray-López, C.O. 2019. Variación temporal del pH y la temperatura en dos regiones coralinas de Bahías de Huatulco. X Simposio Internacional del Carbono en México. Programa Mexicano del Carbono. Tepic Nayarit. 12-14 de Junio de 2019.
- Cohen, A. L., Holcomb, M., 2009. Why corals care about ocean acidification: Uncovering the mechanism. *Oceanography*, 22(4): 118-127.
- Cornwall, C. E., Diaz-Pulido, G., Comeau, S. 2019. Impacts of ocean warming on coralline algal calcification: Meta-analysis, knowledge gaps, and key recommendations for future research. *Front. Mar. Sci.*, 6:186.
- Cornwall, C. E., Comeau, S., Kornder, N.A., Perry, C.T., van Hooidonk, R., DeCarlo, T.M., Pratchett, M.S., Anderson, K.D., Browne, N., Carpenter, R., Diaz-Pulido, G., D'Olivo, J.P., Doo, S.S., Figueiredo, J., Fortunato, S.A.V., Kennedy, E., Lantz, C.A., McCulloch, M.T., González-Rivero, M., Schoepf, V., Smithers, S.G., Lowe, R.J. 2021. Global declines in coral reef calcium carbonate production under ocean acidification and warming. *PNAS*, 118(21): e2015265118.

- Courtney, T.A., Kindeberg, T., Andersson, A.J. 2020. Coral calcification responses to the North Atlantic Oscillation and coral bleaching in Bermuda. *PLoS ONE*, 15(11): e0241854.
- De'ath, G., Lough, J.N., Fabricius, K.E. 2009. Declining coral calcification on the Great Barrier Reef. *Science*, 323(5910): 116-119.
- de Nooijer, L. J., Reichart, G.J., Dueñas-Bohórquez, A., Wolthers, M., Ernst, S.R., Mason, P.R.D., van der Zwaan, G.J. 2007. Copper incorporation in foraminiferal calcite: results 25 from culturing experiments. *Biogeosciences*, 4: 493–504, doi:10.5194/bg-4-493-2007.
- Di Santo, V. 2019. Ocean acidification and warming affect skeletal mineralization in a marine fish. *Proc. R. Soc. B*, 286: 20182187.
- Domenici, P., Allan, B., McCormick, M.I., Munday, P.L. 2012. Elevated Carbon Dioxide Affects Behavioural Lateralization in a Coral Reef Fish. *Biology Letters*, 8(1): 78-81.
- Doney, S. C., Balch, W.M., Fabry, V.J., Feely, R.A. 2009. Ocean Acidification: A critical emerging problem for the ocean sciences. *Oceanography*, 22(4): 16-25.
- Dore, J. E., Lukas, R., Sadler, D.W., Church, M.J., Karl, D.M. 2009. Physical and biological modulation of ocean acidification in the central North Pacific. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106:12,235–12,240.
- Ducker, J., Falkenberg, L.J. 2020. How the Pacific oyster responds to ocean acidification: Development and application of a meta-analysis based Adverse Outcome Pathway. *Front. Mar. Sci.*, 7: 597441.
- Duquette, A., McClintock, J.N., Amsler, C.D., Pérez-Huerta, A., Milazzo, M., Hall-Spencer, J. 2017. Effects of acidification on the shells of four Mediterranean gastropod species near a CO₂ seep. *Mar. Pollution Bull.*, 124: 917-928.
- Engstrom-Ost, J., Holmborn, T., Brutemark, A., Hogfors, H., Vehmaa, A., Gorokhova, E. 2014. The effects of short-term pH decrease on the reproductive output of the copepod *Acartia biflosa* - a laboratory study. *Mar. Fresh. Beh. Physiol.*, 47: 173-183.
- Fabry, V. J., McClintock, J.B., Mathis, J.T., Grebmeier, J.M. 2009. Ocean acidification at high latitudes: The bellwether. *Oceanography*, 22(4): 160-171.
- Feary, D.A., Almany, G.R., McCornick, M.I., Jones, G.P. 2007. Habitat choice, recruitment and the response of coral reef fisheries to coral degradation. *Oecologia*, 153: 727-737.
- Feeley, R. A., Sabine, C.L., Lee, K., Berelson, W., Kleypas, J., Fabry, V.J., Millero, V.J. 2004. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science*, 305: 362-366.
- Feeley, R.A., Sabine, C.L., Hernández-Ayón, J.M., Ianson, D., Hales, B. 2008. Evidence for upwelling of corrosive acidified water onto the continental shelf. *Science*, 320: 1490-1492.
- Feeley, R. A., Doney, S.C. S. Cooley, S.C. 2009. Ocean acidification: Present conditions and future changes in a high-CO₂ world. *Oceanography*, 22(4): 36-47.
- Findlay, H.S., Kendall, M.A., Spicer, J.I., Widdicombe, S. 2010. Relative influences of ocean acidification and temperature on intertidal barnacle post-larvae at the northern edge of their geographic distribution. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 86: 675-682.
- Findlay, H. S., Wood, M. H.L., Kendall, A., Spicer, J.I., Twitchett, R.J., Widdicombe, S. 2011. Comparing the impacts of high CO₂ on calcium carbonate structures in different marine organism. *Mar. Biol. Res.*, 7: 565-575.
- Fitzer, S.C., Phoenix, V.R. Cusack, M., Kamenos, N.A. 2014. Ocean acidification impacts mussel control on biomineralisation. *Sci. Rep.* 4. <http://dx.doi.org/10.1038/srep06218>.
- Gazeau, F., Quiblier, C., Jansen, J.M., Gattuso, J.-P., Middelburg, J.J., Heip, C.H.R. 2007. Impact of elevated CO₂ on shellfish calcification. *Geophys. Res. Lett.*, 34, L07603, doi:10.1029/2006GL028554.
- Gazeau, F., Parker, L.M., Comeau, S. Gattuso, J.-P., O'Connor, W.A., Martin, S., Pörtner, H., Ross, P.M. 2013. Impacts of ocean acidification on marine shelled molluscs. *Mar. Biol.*, 160: 2207-2245.
- Giltz, S.M., Taylor, C.M. 2017. Reduced growth and survival in the larval blue crab *Callinectes sapidus* under predicted ocean acidification. *J. Shellfish Res.* 36: 481–485.
- Gravinese, P. M., Enochs, I.C., Manzello, D.P., van Woesik, R. 2018. Warming and pCO₂ effects on Florida stone crab larvae. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 204: 193–201.

- Green, M. A., Jones, M.E., Boudreau, C.L., Moore, R.L., Westman, B.A. 2004. Dissolution mortality of juvenile bivalves in coastal marine deposits. *Limnol. Oceanogr.*, 49: 727-734.
- Guamán-Guevara, F., Austin, H., Hicks, N., Streeter, R., Austin, W.E.N. 2019. Impacts of ocean acidification on intertidal benthic foraminiferal growth and calcification. *PLoS ONE*, 14(8): e0220046.
- Hall-Spencer, J. M., Rodolfo-Metalpa, R., Martin, S., Ransone, E., Fine, M., Turner, S.M., Rowley, S.J., Tedesco, D., Buia, M.C. 2008. Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification. *Nature*, 454: 96-99.
- Hamilton, S. L., Logan, C.A., Fennie, H.W., Sogard, S.M., Barry, J.P., Makukhov, A.D., Tobosa, L.R., Boyer, K., Lovera, C.F., Bernardi, G. 2017. Species-Specific Responses of Juvenile Rockfish to Elevated pCO₂: From Behavior to Genomics. *PLoS One*, 12(1): e0169670.
- Harvey, B. P., Agostini, S., Wada, S., Inaba, K., Hall-Spencer, J.M. 2018. Dissolution: The Achilles' heel of the triton shell in an acidifying ocean. *Front. Mar. Sci.*, 5: 371.
- Heuer, R. M., Grosell, M. 2014. Physiological impacts of elevated carbon dioxide and ocean acidification on fish. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 307(9): R1061-R1084.
- IGBP, IOC, SCOR, 2013. La acidificación del océano. Resumen para responsables de políticas. Tercer simposio "El océano en un mundo con altos niveles de CO₂". Programa Internacional Geosfera-Biosfera, Estocolmo, Suecia. 26 pp.
- IPCC, 2021. Summary for Policymakers. In: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. B. R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, y B. Zhou (Eds.)]. Cambridge University Press.
- Jokiel, P. L., Rodgers, K.S., Kuffner, I.B., Andersson, A.J., Cox, E.F., Mackenzie, F.T. 2008. Ocean acidification and calcifying reef organisms: A mesocosm investigation. *Coral Reefs*, 27(3): 473-483.
- Keul, N., Lander, G., de Nooijer, L.J., Bijma, J. 2013. Effect of ocean acidification on the benthic foraminifera *Ammonia* sp. Is caused by decrease in carbonate ion concentration. *Biogeosciences Discussions*, 10: 1147-1176.
- Kitidis, V., Hardman-Mountford, N.J., Litt, E., Brown, I., Cummings, D., Hartman, S., Hydes, D., Fishwick, J.R., Harris, C., Martinez-Vicente, V., Malcolm, E., Woodward, S., Smyth, T.J. 2012. Seasonal dynamics of the carbonate system in the Western English Channel. *Cont. Shelf Res.*, 42: 30-40.
- Kleypas, J. A., Yates, K.K. 2009. Coral Reefs and Ocean Acidification. *Ocean.*, 22(4): 108-117.
- Kroeker, K. J., Kordas, R.L., Crim, r., Hendriks, I.E., Ramajo, I., Singh, G.S., Duarte, C.M., Gattuso, J.P., 2013. Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming. *Global Change Biology*, doi: 10.1111/gcb.12179.
- Kuffner, I. B., Andersson, a.j., Jokiel, p.l., Rodgers, k.s., Mackenzie, F.Y. 2008. Decreased abundance of crustose coralline algae due to ocean acidification. *Nature Geoscience*, 1(2): 77-140.
- Kump, L. R., Bralower, T.J., Ridgwell, A. 2009. Ocean acidification in deep time. *Oceanography*, 22(4): 94-107.
- Kuroyanagi, A., Kawahata, H., Suzuki, A., Fujita, K., Irie, T. 2009. Impacts of ocean acidification on large benthic 5 foraminifers: results from laboratory experiments. *Mar. Micropaleontol.*, 73: 190-195.
- Langer, G., Geisen, M., Baumann, K.-H. Kläs, U. Riebesell, J. Thoms, S., Young, J.R. 2006. Species specific responses of calcifying algae to changing seawater carbonate chemistry. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 7(9), Q09006, doi:10.1029/2005GC001227.
- Lardies, M. A., Caballero, P., Duarte, C., J. Poupin, M. 2021. Geographical variation in phenotypic plasticity of intertidal sister limpet's species under ocean acidification scenarios. *Front. Mar. Sci.*, 8: 647087.
- León, P.N., Bednařšek, P., Walsham, K., Cook, S., Hartman, E., Wall-Palmer, D., Hindson, J., Mackenzie, K., Webster, L., Bresnan, E. 2019. Relationship between shell integrity of pelagic gastropods and carbonate chemistry parameters at a Scottish Coastal Observatory monitoring site. *ICES J. Mar. Sci.*, doi:10.1093/icesjms/fsz178.

- Le Quéré, C., Moriarty, R., Andrew, R.M., Peters, G.P., Ciais, P., Friedlingstein, P., Jones, S.D., Sitch, S., Tans, P., Arneeth, A., *et al.* 2015. Global carbon budget 2014. *Earth Syst. Sci. Data*, 7: 47-85.
- Lewis, C. N., Brown, K.A., Edwards, L.A., Cooper, G., Findlay, H.S. 2013. Sensitivity to ocean acidification parallels natural pCO₂ gradients experienced by Arctic copepods under winter sea ice. *PNAS*, 110: 10.1073/pnas.131516210.
- Logan, C. A. 2010. A review of ocean acidification and America's response. *BioScience*, 60: 819-828.
- Long, W. C., Swiney, K.M., Foy, R.J. 2016. Effects of high pCO₂ on Tanner crab reproduction and early life history, part II: carryover effects on larvae from oogenesis and embryogenesis are stronger than direct effects. *ICES J. Mar. Sci.*, 73(3): 836-848.
- Martin, S., Gattuso, J.-P. 2009. Response of Mediterranean coralline algae to ocean acidification and elevated temperature. *Global Change Biology*, doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01874.x.
- Meyer, J., Riebesell, U. 2015. Reviews and Syntheses: Responses of coccolithophores to ocean acidification: a meta-analysis. *Biogeosciences*, 12: 1671-1682.
- Melatanun, S., Calosi, P., Rundle, S.D., Widdicombe, S., Moody, A.J. 2013. Effects of ocean acidification and elevated temperature on shell plasticity and its energetic basis in an intertidal gastropod. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 472: 155-168. <http://dx.doi.org/10.3354/meps10046>.
- Miller, J. J., Maher, M., Bohaboy, E., Friedman, C.S., McElhany, P. 2016. Exposure to low pH reduces survival and delays development in early life stages of Dungeness crab (*Cancer magister*). *Mar. Biol.*, 163: 118.
- Mollica, N.R., Guo, W., Cohen, A.L., Huang, K-F., Foster, G.L., Donald, H.K., Solow, A.R. 2018. Ocean acidification affects coral growth by reducing skeletal density. *PNAS*, 115(8): 1754-1759.
- Moy, A.D., Howard, W.R. Bray, S.G., Trull, T.W. 2009. Reduced calcification in modern Southern Ocean planktonic foraminifera. *Nature Geoscience*, 2:276-280.
- Norzagaray-López, C. O., Calderón-Aguilera, L.E. Álvarez-Filip, L., Barranco-Servin, L.A., Cabral-Tena, R. A., Carricart-Ganivet, J.P., Culp-Magaña, A., Horta-Puga, G., *et al.* 2019. Arrecifes y comunidades coralinas. p. 127-149. En: Paz-Pellat, F., J. M. Hernández-Ayón, R. Sosa-Ávalos, y A. S. Velázquez-Rodríguez (Eds.), Estado del Ciclo del Carbono en México: Agenda Azul y Verde. Programa Mexicano del Carbono, Texcoco, México.
- Orr, J.C., Fabry, V. J., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S.C., Feely, R.A., Gnanadesikan, A., Gruber, N., Ishida, A., *et al.* 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impacts on calcifying organisms. *Nature*, 437: 481-486.
- Page, T. M., Worthington, S., Calosi, P., Stillman, J.H. 2016. Effects of elevated pCO₂ on crab survival and exoskeleton composition depend on shell function and species distribution: a comparative analysis of carapace and claw mineralogy across four porcelain crab species from different habitats. *ICES J. Mar. Sci.*, 74(4): 1021-1032.
- Pansch, C., Schlegel, P., Havenhand, J. 2013. Larval development of the barnacle Amphibalanus improvisus responds variably but robustly to near-future ocean acidification. *ICES J. Mar. Sci.*, 70: 805-811.
- Patterson, J., Krinsky, L., Henry, J. 2020. Ocean acidification: fish physiology and behavior. FA219. *EDIS* 2020(2): 5.
- Pedersen, S.A., Hakedal, O.J., Salaberria, I., Tagliati, A., Gustavson, L.M., Jenssen, B.M., J. Olsen, A., Altin, D. 2014. Multigenerational exposure to ocean acidification during food limitation 10 reveals consequences for copepod scope for growth and vital rates. *Environ. Sci. Technol.*, 48: 12,275-12,284.
- Pettit, L. R., Smart, C.W., Hart, M.B., Milazzo, M., Hall-Spencer, J.M. 2015. Seaweed fails to prevent ocean acidification impact on foraminifera along a shallow-water CO₂ gradient. *Ecol. Evol.*, 5(9): 1784-1793.
- Radford, C.A., Collins, S.P., Munday, P.L., Parsons, D. 2021. Ocean acidification effects on fish hearing. *Proc. R. Soc. B*, 288: 20202754.
- Riebesell, U., Tortell, P.D., 2011. Effects of ocean acidification on pelagic organisms and ecosystems. p. 99-121. In: Gattuso, J.-P. y L. Hansson (Eds.), Ocean Acidification. Oxford University Press.
- Ries, J. B., Cohen, A.L., McCorkle, D.C. 2009. Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO₂-induced ocean acidification. *Geology*, 37: 1131-1134 DOI 10.1130/G30210A.1.

- Rodolfo-Metalpa, R., Houlbrèque, F., Tambutté, É., Boisson, F., Baggini, C., Patti, F.P., Jeffree, R., Fine, M., Foggo, A., Gattuso, J.-P., Hall-Spencer, J.M. 2011. Coral and mollusc resistance to ocean acidification adversely affected by warming. *Nature Climate Change*, 1: 308-312.
- Santana-Casiano, J.M., Gonzalez-Davila, M., Rueda, O., Llinas, M.-J., Gonzalez-Davila, E.-F., 2007. The interannual variability of oceanic CO₂ parameters in the western Atlantic subtropical gyre at the ESTOC site. *Global Biogeochem. Cy.*, 21, GB1015, doi:10.1029/2006GB002788, 2007.
- Sciandra, A., Harlay, J., Lefèvre, D., Lemée, R., Rimmelin, P., Denis, M., Gattuso, J.-P. 2003. Response of coccolithophorid *Emiliania huxleyi* to elevated partial pressure of CO₂ under nitrogen limitation. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 261: 111-22.
- Schiffer, M., Harms, L., Pörtner, H., Mark, F., Storch, D. 2014. Pre-hatching seawater pCO₂ affects development and survival of zoea stages of Arctic spider crab *Hyas araneus*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 501: 127-139.
- Schuber, N., Hofmann, L.C., Almeida Saá, A.C., Camargo Moreira, A., Güntzel Arenhart, R., Peres Fernandes, C., de Beer, D., Horta, P.A., Silva, J. 2021. Calcification in free-living coralline algae is strongly influenced by morphology: Implications for susceptibility to ocean acidification. *Scientific Reports*, 11: 11232.
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity. 2014. An Updated Synthesis of the Impacts of Ocean Acidification on Marine Biodiversity. (Hennige, S., J. M. Roberts, y P. Williamson, Eds.). Montreal, Technical Series No. 75, 99 pp.
- Shirayama, Y., Thornton, H., 2005. Effect of increased atmospheric CO₂ on shallow water marine benthos. *J. Geophys. Res.*, 110 (C09S08). <http://dx.doi.org/10.1029/2004JC002618>.
- Sinutok, S., Hill, R., Doblin, M.A., Wührer, R., Ralph, P. J. 2011. Warmer more acidic conditions cause decreased productivity and calcification in subtropical coral reef sediment-dwelling calcifiers. *Limnol. Oceanogr.*, 56, 1200-1212.
- Small, D., Calosi, P., White, D., Spicer, J.I., Widdicombe, S. 2010. Impact of medium-term exposure to CO₂ enriched seawater on the physiological functions of the velvet swimming crab *Necora puber*. *Aquatic Biology*, 10: 11-21.
- Small, D. P., Calosi, P., Boothroyd, D., Widdicombe, S., Spicer, J.J. 2015. Stage-specific changes in physiological and life-history responses to elevated temperature and pCO₂ during the larval development of the European lobster *Homarus Gammarus* (L.). *Physiol. Biochem. Zool.* 88: 494-507.
- Smith, J. N., Mongin, M., Thompson, A., Jonker, M.J., De'ath, G., Fabricius, K.E. 2020. Shifts in coralline algae, macroalgae, and coral juveniles in the Great Barrier Reef associated with present-day ocean acidification. *Global Change Biology*, 26(4): 2149-2160.
- Sosa-Ávalos, R., Silva-Iñiguez, L., Vega-Corza, K.A., Sánchez-Nava, R., Ruiz-Lizama, S.A., García-Zuber, A.J. 2015. Carbono inorgánico disuelto estimado en las Bahías de Manzanillo, México. p. 427-433. En: Paz-Pellat, F. y J. C. Wong-González (Eds.), Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2014. PMC, CINVESTAV, CIATEJ.
- Steinacher, M., Joos, F., L. Frolicher, T., Plattner, G.-K., Doney, S.C. 2009. Imminent ocean acidification in the Arctic projected with the NCAR global climate carbon cycle-climate model. *Biogeosciences*, 6: 515-533.
- Takahashi, T., Sutherland, S.C. Wanninkhof, R., Sweeney, C., Feely, R.A., Chipman, D.W., Hales, B., Friederich, G., et al. 2009. Climatological mean and decadal change in surface ocean pCO₂, and net sea-air CO₂ flux over the global oceans. *Deep-Sea Res.*, II, 56(8-10): 554-577, doi:10.1016/j.dsr2.2008.12.009,2009.
- Tans, P. 2009. An accounting of the observed increase in oceanic and atmospheric CO₂ and an outlook for the future. *Oceanography*, 22(4): 26-35.
- TerKuile, B., Erez, J., Padan, E.1989. Competition for inorganic carbon between photosynthesis and calcification in the symbiont-bearing foraminifer *Amphistegina lobifera*. *Mar. Biol.*, 103: 253-259.
- Timmers, M. A., Jury, C.P., Vicente, J., Bahr, K.D., Webb, M.K., Toonen, R.J. 2021. Biodiversity of coral reef cryptobiota shuffles but does not decline under the combined stressors of ocean warming and acidification. *PNAS*, 118(39): e2103275118.

- UNESCO-IOC. 2021. The United Nations Decade of Ocean Science for Sustainable Development (2021-2030) Implementation Plan. UNESCO, Paris. IOC Ocean Decade Series, 20.
- Vogel, N., Uthicke, S. 2012. Calcification and photobiology in symbiont-bearing benthic foraminifera and responses to a high CO₂ environment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 424–425: 15–24.
- Wittmann, A.C., Pörtner, H.-O. 2013. Sensitivities of extant animal taxa to ocean acidification. *Nature Climate Change*, 3: 995-1001.
- Wolf-Gladrow, D. A., Bijma, J., Zeebe, R.E. 1999. Model simulation of the carbonate chemistry in the microenvironment of symbiont bearing foraminifera. *Mar. Chem.*, 64: 181–198.
- Wood, H.L., Spicer, J.I., Lowe, D.M., Widdicombe, S. 2010. Interaction of ocean acidification and temperature; the high cost of survival in the brittlestar *Ophiura ophiura*. *Mar. Biol.*, DOI 10.1007/s00227-010-1469-6.
- Wu, F., Xie, Z., Lan, Y., Dupont, S., Sun, M., Cui, S., Huang, X., Huang, W., Liu, L., Hu, M., Lu, W., Wang, W. 2018. Short-term exposure of *Mytilus coruscus* to decreased pH and salinity change impacts immune parameters of their haemocytes. *Front. Physiol.*, 9: 166.
- Yamamoto-Kawai, M., McLaughlin, F.A., Carmack, E.C., Nishino, S., Shimada, K. 2009. Aragonite undersaturation in the Arctic Ocean: Effects of ocean acidification and sea ice melt. *Science*, 326(5956): 1,098-1,100, doi:10.1126/science.1174190.

