An underwater photograph showing a vibrant coral reef. In the foreground, there are large, branching coral structures with a pinkish-orange hue. The background shows a clear blue sea with a single yellow and white fish swimming. The overall scene is bright and clear, suggesting a healthy reef environment.

La calcificación en los corales y los efectos de la acidificación de los océanos

Coral calcification and the
effects of ocean acidification.

Recursos Naturales y Sociedad, 2024. Vol. 10 (2): 119-132. <https://doi.org/10.18846/renaysoc.2024.10.10.02.0010>

Gema R. Cristóbal Mondragón¹, Angélica Méndez Reséndiz¹, Gisela E. Rangel Yescas¹, León D. Islas¹

¹Laboratorio de Biofísica Molecular de Canales Iónicos, Departamento de Fisiología, Facultad de Medicina, UNAM, Ciudad de México, CP 04510, México.



Resumen

Los corales escleractinios, conocidos como corales duros, son organismos marinos que poseen un exoesqueleto continuo de cristales de carbonato de calcio en forma de aragonita que les da soporte y protección. Algunas especies, llamadas hermatípicas, forman colonias que dan lugar a grandes estructuras tridimensionales conocidas como arrecifes coralinos, estos ecosistemas albergan una gran biodiversidad, dando refugio a una cuarta parte de las especies de peces e invertebrados marinos del planeta. Actualmente los arrecifes coralinos se encuentran en peligro debido a las actividades antropogénicas. El aumento de la temperatura del mar y la acidificación de los océanos, son factores que afectan directamente el esqueleto de carbonato de calcio, ya que estas interfieren en la capacidad de formación y regeneración de los arrecifes, causando cambios drásticos en la composición de las especies, lo que resulta en grandes pérdidas ecológicas y económicas. La comprensión de los mecanismos de formación del exoesqueleto de carbonato de calcio de los corales permitirá desarrollar nuevas estrategias para la conservación de los arrecifes coralinos y protección de la biodiversidad marina.

Palabras clave: corales, arrecifes coralinos, calcificación, carbonato de calcio, océano, acidificación.

Abstract

Scleractinian corals, also known as stony corals, are marine invertebrates with a continuous exoskeleton made of aragonite, a form of calcium carbonate that provides support and protection. Some species, known as hermatypic corals, build complex three-dimensional structures called coral reefs. These vibrant

ecosystems shelter a quarter of all marine fish and invertebrate species of the planet.

Unfortunately, anthropogenic activities causing rising ocean temperatures and acidification, directly impact the coral's calcium carbonate exoskeleton, hindering formation and regeneration of reefs. This disruption leads to a drastic loss in marine species diversity, ultimately resulting in ecological and economic losses. Understanding the mechanisms of formation of the coral calcium carbonate exoskeleton will contribute developing new strategies to preserve coral reefs and protect marine biodiversity.

Keywords: Coral reef, calcification, calcium carbonate, ocean, acidification.

¿Qué son los corales?

Uno de los ecosistemas más interesantes y complejos en el mundo son los llamados arrecifes coralinos. Estas son estructuras masivas que cubren menos del 1 % de la superficie de los océanos,

son hábitat de más del 25 % de especies marinas (Fisher et al., 2015). Los principales formadores de arrecifes coralinos son los corales escleractinios, constituidos por cientos de especies del orden Hexacorallia que son capaces de formar exoesqueletos masivos de carbonato de calcio (CaCO_3) en la forma cristalina de aragonita. Los corales son organismos coloniales que, a pesar de tener formas macroscópicas muy diversas, desde colonias masivas hasta colonias con ramificaciones muy delicadas (**Fig. 1**), poseen una anatomía común relativamente simple, conformada por pólipos individuales unidos entre sí por una extensión de tejido denominado cenosarco. Cada pólipo individual se asemeja a una medusa invertida, con su base anclada firmemente al exoesqueleto en porciones que tienen forma de copa, denominadas coralito. En el extremo superior, el pólipo posee una boca rodeada de tentáculos en números múltiplos de seis.

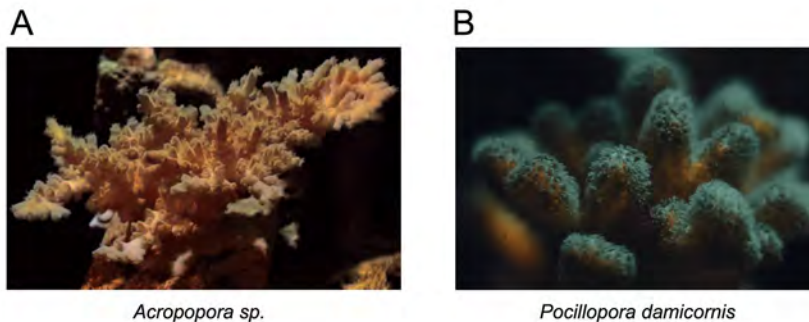


Figura 1. Fotografía de corales formadores de arrecifes. **A.** Colonia de *Acropora sp.* **B.** Colonia de *Pocillopora damicornis*. (Crédito: León Islas).

La boca provee acceso a una cavidad oral que tiene funciones digestivas (**Fig. 2**). Los pólipos y el cenosarco están constituidos por el tejido oral que interactúa con el agua de mar y por el tejido aboral que interactúa con el esqueleto. Ambos tejidos están compuestos por dos capas epiteliales, el endodermo y el ectodermo, separadas por tejido conectivo conocido como mesoglea, compuesto principalmente por colágeno. La región del ectodermo en contacto con el exoesqueleto es un

epitelio especializado en la calcificación y se denomina epitelio calicoblástico o calicoblasto (**Fig. 3**). Entre el calicoblasto y el esqueleto existe un compartimento extracelular llamado espacio subcalicoblasto, en este espacio se depositan los cristales de CaCO_3 que formarán el exoesqueleto del coral.

Los pólipos y el cenosarco contienen una cavidad interna llamada celenterón, el cual en el caso del pólipo se abre al agua de mar externa a través de la boca, esta cavidad separa al tejido oral y aboral. (**Fig. 3**) (Tresguerres et al., 2017). Las células del endodermo contienen algas endosimbióticas unicelulares de la familia Symbiodiniaceae, generalmente denominadas zooxantelas (**Fig. 3**). Estos endosimbiontes fotosintéticos primero son ingeridos y después retenidos en el interior de las células por mecanismos que aún no se entienden del todo. Los productos de la fotosíntesis generados por los endosimbiontes representan



la mayor fuente de energía para el hospedero. En condiciones de temperaturas elevadas, mayores a $\sim 27^\circ\text{C}$, las interacciones de la endosimbiosis se ven alteradas y el hospedero expulsa a los endosimbiontes.

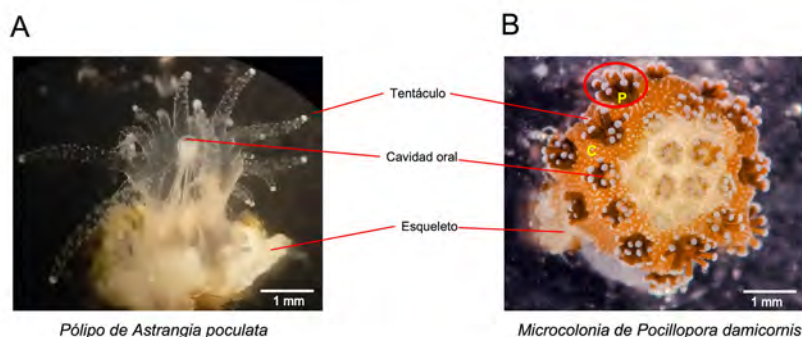


Figura 2. Anatomía macroscópica de los pólipos de corales. **A.** Pólipo aislado del coral *Astrangia poculata*. **B.** Fotografía de una microcolonia del coral *Pocillopora damicornis* cultivada en nuestro laboratorio durante 2 meses. Alrededor del esqueleto se observa el crecimiento de diferentes pólipos. Un pólipo individual se marca con un círculo y se indica con la letra P, mientras que el cenosarco se indica con una C (Crédito: Gema Cristóbal).

Esta condición es conocida como blanqueamiento y si las temperaturas elevadas persisten, llevan a la muerte de todo el coral (Lesser, 2011).

Otro factor que afecta a los corales es la acidificación del agua de mar causada por los altos niveles de CO_2 atmosférico. Esta acidificación causa efectos negativos en los organismos marinos que calcifican, como los corales, inhibiendo el crecimiento y la formación del esqueleto (Doney et al., 2009).

El mecanismo de la calcificación de los corales

Como resultado de la reproducción sexual, muchas especies de corales producen larvas. Cuando una larva se asienta en algún sustrato en el arrecife, se diferencia y forma un coral juvenil. Las células del calicoblasto aparecen en pocas horas o días y el coral juvenil empieza a depositar CaCO_3 (Drake et al., 2020).

Este proceso de deposición es esencial para la formación del esqueleto de CaCO_3 del coral y proporcionará soporte y protección al organismo. El proceso de calcificación está estrictamente

ligado al transporte de iones contenidos en el agua de mar al sitio de precipitación del CaCO_3 . Se han propuesto dos vías principales para el tránsito de iones necesarios para la formación del esqueleto: el transporte paracelular, en el que las moléculas y los iones que provienen del agua de mar se desplazan entre las células y el transporte transcelular, en el que atraviesan las células, ayudados por moléculas transportadoras especializadas.

Actualmente el proceso de transporte transcelular es del que se ha recabado mayor evidencia genética y fisiológica, y su comprensión a nivel molecular se encuentra en investigación activa (Drake et al., 2021; Levy et al., 2021). En este proceso se ha propuesto la participación de proteínas de membrana transportadoras que suministran y controlan la composición del medio calcificante en el espacio subcalicoblástico (**Fig. 4**).

A grandes rasgos, las proteínas de transporte de membrana se dividen en

canales iónicos, los cuales contienen un poro por el que se mueven las moléculas a transportar por difusión simple y transportadores y bombas, que no contienen un poro y mueven las moléculas transportadas utilizando energía. En la calcificación en los corales se han identificado transportadores del ion bicarbonato (HCO_3^-) proveniente del agua de mar al sitio de calcificación, ATPasas de Ca^{2+} membranales (PMCA), las cuales participan en la entrada de Ca^{2+} a cambio de la eliminación de protones (H^+) del espacio subcalicoblástico (Wang et al., 2021; Zoccola et al., 2004) y canales de calcio regulados por voltaje (VGCC), que promueven la entrada de calcio en las células calicoblásticas (Zoccola et al., 1999). Los factores fisicoquímicos que permiten la formación de aragonita son una alta concentración de calcio (Ca^{2+}), carbonatos, bicarbonato y especialmente, un pH elevado, es decir, una baja concentración de

iones de hidrógeno (H^+). El agua de mar tiene generalmente un pH alcalino entre 8-8.3 que no permite la precipitación espontánea de CaCO_3 . En cambio, el calicoblasto se encuentra en contacto con un volumen muy pequeño de solución entre él y el esqueleto, lo que le permite manipular su composición iónica de manera controlada. Así, las células del calicoblasto retiran H^+ del fluido calicoblástico, logrando elevar el pH hasta un valor cercano a 9. En estas condiciones, si la concentración de Ca^{2+} y carbonatos es elevada, se puede favorecer la precipitación de CaCO_3 (Fig. 4). A pesar de que la reacción de formación de CaCO_3 es espontánea, se ha descubierto que es necesaria la presencia de centros de nucleación para la formación de los primeros cristales de CaCO_3 que actúan como catalizadores de su precipitación. Recientemente se ha descrito que el calicoblasto secreta proteínas hacia el fluido calicoblástico, que se denominan galaxinas y proteínas ácidas de coral (CARPs), alrededor de las cuales se precipitan nano cristales de CaCO_3 y que presentan una superficie sobre la cual se inicia la calcificación (Allemand et al., 2011; Gavriel et al., 2018) (Fig. 4).

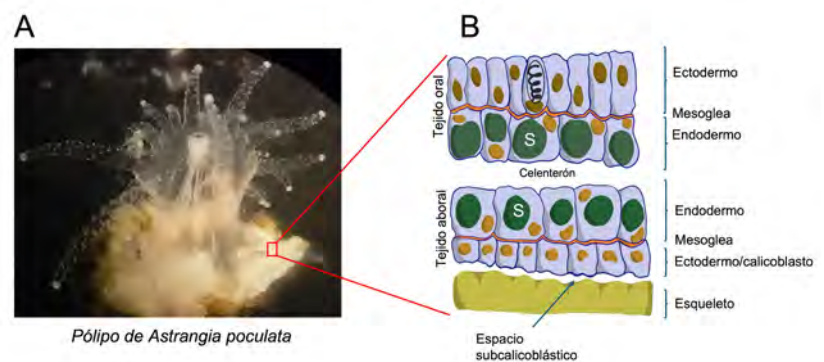


Figura 3. Anatomía de los tejidos de un pólipo individual. **A.** Fotografía de un pólipo individual de *Astrangia poculata*. **B.** Diagrama de la estructura transversal del tejido del pólipo de un coral. Se conforma de dos tipos de tejidos, el tejido oral que está en contacto con el agua y el aboral que está en contacto con el esqueleto. Cada tejido está compuesto de dos capas de células epiteliales, el ectodermo y el endodermo. Estas capas están separadas por tejido conectivo llamado mesoglea, indicado en naranja en la figura. La cavidad delimitada por el ectodermo oral es llamada celenterón y la interfaz entre el ectodermo aboral (epitelio calicoblástico) y el esqueleto es el espacio subcalicoblástico. En verde se ilustran los endosimbiontes, marcados con una S y los núcleos celulares en marrón. En el ectodermo existen células urticantes llamadas cnidocitos, marcadas con una C en la figura (Créditos: Fotografía, Gema Cristóbal; ilustración, Maia Islas).

Nuevas pistas sobre la calcificación de los corales

A lo largo de los años, se ha descubierto que las células calicoblásticas controlan de manera activa el transporte de iones. Esto permite modificar la composición iónica del espacio subcalicoblastico que rodea a los corales, un paso clave en la formación de sus esqueletos (Allemand et al., 2004).

Investigaciones más recientes, utilizando herramientas avanzadas como la genómica y transcriptómica (que estudian las secuencias del ADN y el ARN de los organismos), han revelado nuevos mecanismos que contribuyen al proceso de calcificación.

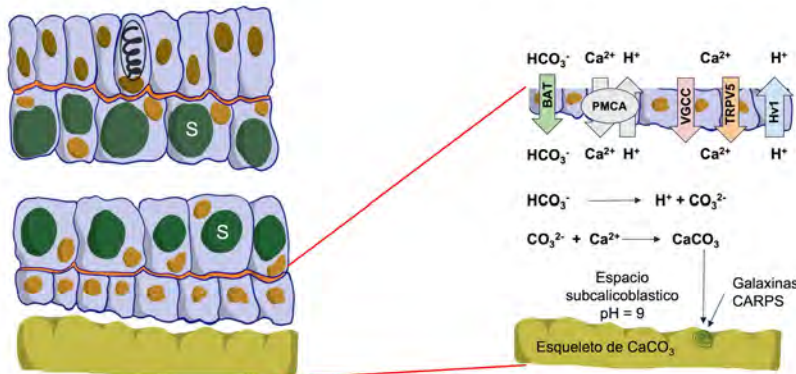


Figura 4. Esquema del mecanismo de calcificación en el compartimento subcalicoblástico. En el proceso de calcificación participan proteínas que controlan la composición de iones en el compartimento subcalicoblástico como por ejemplo los transportadores del anión bicarbonato (BAT), canales de Ca^{2+} regulados por voltaje (VGCC), el receptor de potencial transitorio de tipo vaniloide 5 (TRPV5), ATPasas de Ca^{2+} tipo P que permiten la entrada de Ca^{2+} en intercambio por H^+ y el canal de H^+ activado por voltaje (Hv1). También se indican proteínas que participan en la precipitación del $CaCO_3$ como las galaxias y proteínas ácidas de coral (CARPs, por sus siglas en inglés). Dentro del espacio subcalicoblástico el bicarbonato se disocia en H^+ y el ión carbonato (CO_3^{2-}). El CO_3^{2-} y el Ca^{2+} forman el $CaCO_3$ que luego será precipitado en cristales en forma de aragonita para formar el exoesqueleto del coral.

Uno de los parámetros más importantes en los que se ha centrado la investigación actual, es el papel que tiene el pH en la fisiología que impulsa la calcificación. Recientemente se identificó la presencia de transportadores de amonio (NH_4^+) en el coral *Tubastraea spp.*, y en las células calicoblásticas del coral *Stylophora pistillata*, los cuales tienen la función de amortiguar el

exceso de H^+ producidos por las reacciones químicas en el sitio de calcificación (Capasso et al., 2022). Otro hallazgo reciente identificó en el coral *Acropora yongei* una proteína conocida como ayRhp1, la cual favorece la simbiosis entre el coral y las algas a través de la difusión de NH_3 (amoníaco) y CO_2 , y que, al expresarse en la membrana adyacente al exoesqueleto del coral, permite la neutralización de H^+ y la difusión de CO_2 hacia el medio calcificante. Estos hallazgos aportan nuevos conocimientos para comprender más a fondo los mecanismos que favorecen la alcalinización del espacio subcalicoblástico (Thies et al., 2022).

Otro componente importante para la calcificación es el transporte de bicarbonato (HCO_3^-), el cual proviene inicialmente del CO_2 del agua de mar y de la fotosíntesis de las zooxantelas. El CO_2 disuelto forma ácido carbónico, el cual es convertido en HCO_3^- . En el interior celular, el CO_2 es convertido a

HCO_3^- a través de una serie de reacciones catalizadas enzimáticamente. Actualmente se han identificado proteínas conocidas como transportadores de bicarbonato (BAT, por sus siglas en inglés) en diferentes especies de corales escleractinios y a partir del uso de técnicas de edición genética sabemos que su función es indispensable para la deposición de CaCO_3 en el esqueleto de los corales (Tinoco et al., 2023).

Por otro lado, investigaciones recientes determinaron a partir de ensayos de genómica y transcriptómica en el coral *Stylophora pistillata* la participación de un transportador que intercambia sodio por protones (Na^+/H^+) (SLC9A1) y canales de H^+ dependientes de voltaje (HvCN), los cuales estarían implicados en la salida de H^+ del epitelio basal hacia la mesoglea (Capasso et al., 2021). Para entender más a fondo la participación fisiológica que desempeñan los

canales de H^+ dependientes de voltaje, nuestro grupo de trabajo identificó por primera vez el canal iónico H_v1 del coral *Acropora millepora* y a través de ensayos electrofisiológicos determinamos que su activación es regulada por cambios en el gradiente de H^+ (se activa cuando hay mayor concentración de H^+ en el interior que en el exterior de las células) y que presenta una activación más rápida comparada con el canal H_v1 de mamíferos. Estas propiedades biofísicas le permitirían favorecer la salida de H^+ de las células calicoblásticas y regular el pH intracelular (**Fig. 4**) (Rangel-Yescas et al., 2021).

También en nuestro laboratorio, nos enfocamos en estudiar la participación del canal denominado TRPV5, perteneciente a la familia de canales de potencial transitorio, en la regulación de Ca^{2+} intracelular en el coral del Pacífico mexicano, *Pocillopora damicornis*. A través de ensayos electrofisiológicos, identificamos que el canal TRPV5 de este coral permite el flujo de Ca^{2+} de forma más eficaz en comparación con el canal de mamíferos, lo cual sugiere que podría participar en el suministro de Ca^{2+} a través de la membrana del epitelio calicoblástico (**Fig. 4**). Adicionalmente, identificamos que esta proteína es sensible al mentol, mecanismo que podría estar implicado en el blanqueamiento del coral a través de la expulsión de los simbiontes por el bloqueo en el transporte de Ca^{2+} (Wang et al., 2012).

El estudio de los procesos de transporte para la regulación del equilibrio iónico a nivel intra y extracelular nos permitirá evaluar como la fisiología de estos organismos se adapta al estrés del medio ambiente. A la fecha, ensayos de secuenciación de ADN masiva han permitido identificar de forma más rápida algunos elementos clave de la maquinaria biológica relacionada con la calcificación y se empiezan a utilizar aproximaciones experimentales de fisiología molecular para delinear la participación de proteínas específicas (Drake et al., 2014).



Efectos de la acidificación y del incremento de la temperatura del mar sobre la calcificación

Como hemos visto, la fisiología de los corales, y de manera particular el proceso de calcificación, están regulados por factores ambientales como la temperatura y el nivel de pH de los océanos. Cada especie de coral tiene una temperatura óptima para calcificar, de manera general rondan entre los 22-26 °C. Las temperaturas fuera de este rango pueden afectar negativamente la tasa de calcificación (Jia et al., 2024). Por encima de los 27 °C aproximadamente, las tasas de calcificación pueden disminuir debido al estrés térmico. El aumento de la temperatura puede llevar al fenómeno del blanqueamiento, el cual no significa la muerte inmediata del coral, pero sí debilita su salud y lo puede llevar a la muerte si el estrés persiste. La pérdida de los endosimbiontes afecta la capacidad de los corales para obtener nutrientes a través de la fotosíntesis y puede resultar en una disminución de la tasa de calcificación (Roth et al., 2021). Lo anterior puede conducir a cambios en la morfología del esqueleto, alterando la densidad y el espesor del carbonato de calcio depositado, lo que afecta la resistencia y la integridad estructural del esqueleto coralino (Gori et al., 2016).

Sumado a lo anterior, la reproducción de los corales, particularmente la reproducción sexual, está estrechamente ligada a los cambios estacionales en la temperatura del agua y otros factores ambientales. Es importante mencionar que muchos corales liberan sus gametos (óvulos y espermatozoides) en respuesta a señales ambientales específicas, como cambios en la temperatura, la luz y la fase lunar. Esto a menudo ocurre durante eventos de desove masivo, donde los corales desovan al agua simultáneamente para aumentar las posibilidades de fertilización cruzada. Por lo anterior, no es de extrañar que las temperaturas del agua fuera de los rangos óptimos pueden afectar

negativamente la reproducción de los corales, ya que interfieren con la producción y liberación de gametos, lo que afecta la capacidad de los corales para reproducirse con éxito (Rossin et al., 2019). Todos estos eventos negativos tienen implicaciones importantes para la resiliencia a largo plazo de los arrecifes de coral frente al cambio climático y otros factores de estrés.

Otro de los factores ambientales que afectan el proceso de calcificación es el pH. Los corales suelen habitar en aguas con un pH que oscila entre 8 y 8.3, pero son sensibles a los cambios en el pH del agua, ya que pueden afectar su capacidad para construir esqueletos de carbonato de calcio y crecer de manera saludable (Chille et al., 2022; Foster et al., 2016; Marchini et al., 2021). La acidificación de los océanos debida al aumento de CO₂ en la atmósfera, representa una amenaza significativa para la salud y la supervivencia de los arrecifes de coral en todo el mundo

(Edmunds y Burgess, 2020). La acidificación de los océanos conduce a una disminución en la disponibilidad de iones de carbonato (CO_3^{2-}), los cuales como ya mencionamos, son esenciales para la formación de carbonato de calcio. Los corales utilizan estos iones para construir sus esqueletos, y una disminución en la disponibilidad de carbonato afecta negativamente la tasa de calcificación (**Fig. 5**). La acidificación del agua de mar también puede hacer que sea más difícil para los corales secretar y mantener sus esqueletos de carbonato de calcio (Manullang et al., 2020). Los iones de hidrógeno adicionales en el agua, producto de la disociación del ácido carbónico, pueden disminuir la velocidad de formación de iones de carbonato en el espacio calcoblástico, dificultando el proceso de calcificación. Otra de las alteraciones que se han observado es que, los corales bajo condiciones de acidificación a menudo tienen

esqueletos más delgados y menos densos, lo que puede afectar la protección que les brinda la resistencia e integridad estructural de los arrecifes de coral (Hoegh-Guldberg et al., 2011; Manullang et al., 2023).

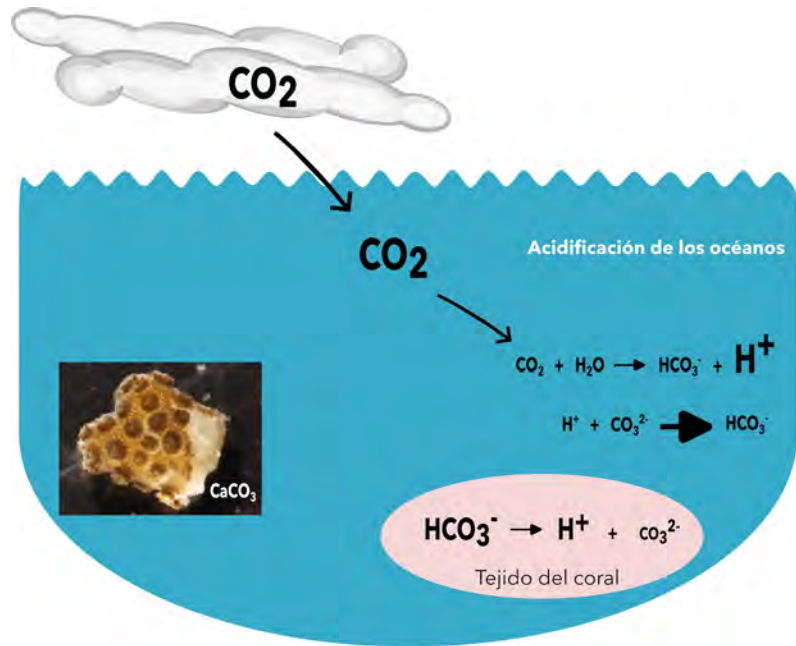


Figura 5. La acidificación de los océanos amenaza la supervivencia de los corales. El océano absorbe el CO_2 y este reacciona con el agua para formar iones bicarbonato (HCO_3^-) y un exceso de protones (H^+) que compiten por el ion carbonato (CO_3^{2-}) haciendo que disminuya su disponibilidad para formar el esqueleto de CaCO_3 y a la vez se produce más HCO_3^- . Los iones H^+ adicionales acidifican el agua, debilitando aún más los corales. En el lado izquierdo se observa el fragmento de *P. damicornis* con el esqueleto dañado. (Créditos: fotografía, Gema Cristóbal; ilustración, Maru Orozco).

Consideraciones finales y perspectivas

Al igual que los árboles en los bosques, los arrecifes coralinos son fundamentales para el ecosistema marino. Las grandes colonias que forman estos organismos son el hábitat para una gran diversidad de animales marinos y, además son productores primarios de nutrientes esenciales para la vida en el océano. Sin embargo, el cambio climático es una realidad que se hace cada vez más evidente. Entre sus efectos más preocupantes se encuentran el aumento de la temperatura y la acidificación del



océano. Estos factores están impactando gravemente a los corales, particularmente en la formación del esqueleto calcáreo, lo que pone en riesgo su supervivencia. Si no se toman medidas urgentes para reducir las emisiones de gases como el CO₂, las consecuencias no solo afectarán la vida de estos maravillosos animales, sino a todo el ecosistema marino que depende de ellos.

Nuestro conocimiento sobre la función de diversos genes y sus proteínas en la calcificación de los corales y de cómo estos responden a los efectos del cambio climático aún es limitado. Sin embargo, al comprender los mecanismos básicos de la biología del coral, especialmente el mecanismo de calcificación, podríamos predecir cómo estos organismos responderán a los cambios ambientales y proponer nuevas soluciones (Vidal-Dupiol y Mitta, 2011). El estudio de los corales en el laboratorio representa un gran desafío, ya que las herramientas metodológicas tradicionales no están diseñadas para organismos no modelo. Actualmente, se están adaptando herramientas de investigaciones biofísica y biomédica para estudiar la función de los genes en los corales (Cleves et al., 2020). Esto nos ofrece la posibilidad de comprender cómo el cambio climático impacta a los corales y de identificar potenciales repercusiones en la salud humana. Es fundamental invertir en investigación y desarrollar estrategias de conservación efectivas para proteger a los corales.

La salud de estos organismos está íntimamente relacionada con la salud de los océanos y por consecuencia, a la salud de nuestro planeta.

Agradecimientos

Este trabajo fue realizado gracias a una beca del Programa de Becas Posdoctorales en la UNAM (POSDOC) para Gema Cristóbal Mondragón, un Donativo CONAHCYT Ciencia de Frontera No. 513 y un donativo del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnología-DGAPA-UNAM No. IN201824 para León D. Islas.

Bibliografía

- Allemand, D., C. Ferrier-Pagès, P. Furla, F. Houlbrèque, S. Puverel, S. Reynaud, É. Tambutté, S. Tambutté, y D. Zoccola. 2004. Biomineralisation in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. *Comptes Rendus Palevol*. 3:453–467. doi:10.1016/j.crpv.2004.07.011.
- Allemand, D., É. Tambutté, D. Zoccola, y S. Tambutté. 2011. Coral Calcification, Cells to Reefs. *In Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Z. Dubinsky and N. Stambler, editors. Springer Netherlands, Dordrecht. 119–150.

- Capasso, L., P. Ganot, V. Planas-Bielsa, S. Tambutté, y D. Zoccola. 2021. Intracellular pH regulation: characterization and functional investigation of H⁺ transporters in *Stylophora pistillata*. *BMC Mol. Cell Biol.* 22:18. doi:10.1186/s12860-021-00353-x.
- Capasso, L., D. Zoccola, P. Ganot, M. Aranda, y S. Tambutté. 2022. SpiAMT1d: molecular characterization, localization, and potential role in coral calcification of an ammonium transporter in *Stylophora pistillata*. *Coral Reefs.* 41:1187–1198. doi:10.1007/s00338-022-02256-5.
- Chille, E.E., E.L. Strand, F. Scucchia, M. Neder, V. Schmidt, M.O. Sherman, T. Mass, y H.M. Putnam. 2022. Energetics, but not development, is impacted in coral embryos exposed to ocean acidification. *J. Exp. Biol.* 225:jeb243187. doi:10.1242/jeb.243187.
- Cleves, P.A., A.I. Tinoco, J. Bradford, D. Perrin, L.K. Bay, y J.R. Pringle. 2020. Reduced thermal tolerance in a coral carrying CRISPR-induced mutations in the gene for a heat-shock transcription factor. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 117:28899–28905. doi:10.1073/pnas.1920779117.
- Drake, J.L., T. Mass, y P.G. Falkowski. 2014. The evolution and future of carbonate precipitation in marine invertebrates: Witnessing extinction or documenting resilience in the Anthropocene? *Elem. Sci. Anthr.* 2:000026. doi:10.12952/journal.elementa.000026.
- Drake, J.L., T. Mass, J. Stolarski, S. Von Euw, B. van de Schootbrugge, y P.G. Falkowski. 2020. How corals made rocks through the ages. *Glob. Change Biol.* 26:31–53. doi:10.1111/gcb.14912.
- Drake, J.L., N. Varsano, y T. Mass. 2021. Genetic basis of stony coral biomineralization: History, trends and future prospects. *J. Struct. Biol.* 213:107782. doi:10.1016/j.jsb.2021.107782.
- Doney, S. C., Fabry, V. J., Feely, R. A., & Kleypas, J. A. 2009. Ocean acidification: the other CO₂ problem. *Annual review of marine science*, 1(1), 169-192.
- Edmunds, P.J., y S.C. Burgess. 2020. Emergent properties of branching morphologies modulate the sensitivity of coral calcification to high P CO₂. *J. Exp. Biol.* jeb.217000. doi:10.1242/jeb.217000.
- Fisher, R., R.A. O'Leary, S. Low-Choy, K. Mengersen, N. Knowlton, R.E. Brainard, y M.J. Caley. 2015. Species Richness on Coral Reefs and the Pursuit of Convergent Global Estimates. *Curr. Biol.* 25:500–505. doi:10.1016/j.cub.2014.12.022.
- Foster, T., J.L. Falter, M.T. McCulloch, y P.L. Clode. 2016. Ocean acidification causes structural deformities in juvenile coral skeletons. *Sci. Adv.* 2:e1501130. doi:10.1126/sciadv.1501130.
- Gavriel, R., M. Nadav-Tsubery, Y. Glick, A. Yarmolenko, R. Kofman, K. Keinan-Adamsky, A. Berman, T. Mass, y G. Goobes. 2018. The Coral Protein CARP3 Acts from a Disordered Mineral Surface Film to Divert Aragonite Crystallization in Favor of Mg-Calcite. *Adv. Funct. Mater.* 28:1707321. doi:10.1002/adfm.201707321.



- Gori, A., C. Ferrier-Pagès, S.J. Hennige, F. Murray, C. Rottier, L.C. Wicks, y J.M. Roberts. 2016. Physiological response of the cold-water coral *Desmophyllum dianthus* to thermal stress and ocean acidification. *PeerJ*. 4:e1606. doi:10.7717/peerj.1606.
- Hoegh-Guldberg, O., S. Andréfouët, K.E. Fabricius, G. Diaz-Pulido, J.M. Lough, P.A. Marshall, y M.S. Pratchett. 2011. Vulnerability of coral reefs in the tropical Pacific to climate change.
- Jia, S., X. Geng, Z. Cai, Y. Wang, J. Shen, Y. Li, Z. Wu, S. Chen, y D. Wang. 2024. Comparison of physiological and transcriptome responses of corals to strong light and high temperature. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 273:116143. doi:10.1016/j.ecoenv.2024.116143.
- Lesser, M.P. 2011. Coral Bleaching: Causes y Mechanisms. In *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Z. Dubinsky and N. Stambler, editors. Springer Netherlands, Dordrecht. 405–419.
- Levy, S., A. Elek, X. Grau-Bové, S. Menéndez-Bravo, M. Iglesias, A. Tanay, T. Mass, y A. Sebé-Pedrós. 2021. A stony coral cell atlas illuminates the molecular and cellular basis of coral symbiosis, calcification, and immunity. *Cell*. 184:2973–2987.e18. doi:10.1016/j.cell.2021.04.005.
- Manullang, C., I.H. Millyaningrum, A. Iguchi, A. Miyagi, Y. Tanaka, Y. Nojiri, y K. Sakai. 2020. Responses of branching reef corals *Acropora digitifera* and *Montipora digitata* to elevated temperature and pCO₂. *PeerJ*. 8:e10562. doi:10.7717/peerj.10562.
- Manullang, C., T. Singh, K. Sakai, A. Miyagi, A. Iwasaki, Y. Nojiri, y A. Iguchi. 2023. Separate and combined effects of elevated pCO₂ and temperature on the branching reef corals *Acropora digitifera* and *Montipora digitata*. *Mar. Environ. Res.* 188:106030. doi:10.1016/j.marenvres.2023.106030.
- Marchini, C., F. Gizzi, T. Pondrelli, L. Moreddu, L. Marisaldi, F. Montori, V. Lazzari, V. Airi, E. Caroselli, F. Prada, G. Falini, Z. Dubinsky, y S. Goffredo. 2021. Decreasing pH impairs sexual reproduction in a Mediterranean coral transplanted at a CO₂ vent. *Limnol. Oceanogr.* 66:3990–4000. doi:10.1002/lno.11937.
- Rangel-Yescas, G., C. Cervantes, M.A. Cervantes-Rocha, E. Suárez-Delgado, A.T. Banaszak, E. Maldonado, I.S. Ramsey, T. Rosenbaum, y L.D. Islas. 2021. Discovery and characterization of Hv1-type proton channels in reef-building corals. *eLife*. 10:e69248. doi:10.7554/eLife.69248.
- Rossin, A.M., R.G. Waller, y R.P. Stone. 2019. The effects of in-vitro pH decrease on the gametogenesis of the red tree coral, *Primnoa pacifica*. *PLOS ONE*. 14:e0203976. doi:10.1371/journal.pone.0203976.

- Roth, F., N. RAdecker, S. Carvalho, C.M. Duarte, V. Saderne, A. Anton, L. Silva, M.LL. Calleja, X.A.G. Morán, C.R. Voolstra, B. Kürten, B.H. Jones, y C. Wild. 2021. High summer temperatures amplify functional differences between coral-and algae-dominated reef communities. *Ecology*. 102:e03226. doi:10.1002/ecy.3226.
- Thies, A.B., A.R. Quijada-Rodriguez, H. Zhouyao, D. Weihrauch, y M. Tresguerres. 2022. A Rhesus channel in the coral symbiosome membrane suggests a novel mechanism to regulate NH₃ and CO₂ delivery to algal symbionts. *Sci. Adv.* 8:eabm0303. doi:10.1126/sciadv.abm0303.
- Tinoco, A.I., L.M.Y. Mitchison-Field, J. Bradford, C. Renicke, D. Perrin, L.K. Bay, J.R. Pringle, y P.A. Cleves. 2023. Role of the bicarbonate transporter SLC4γ in stony-coral skeleton formation and evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 120:e2216144120. doi:10.1073/pnas.2216144120.
- Tresguerres, M., K.L. Barott, M.E. Barron, D.D. Deheyn, D.I. Kline, y L.B. Linsmayer. 2017. Cell Biology of Reef-Building Corals: Ion Transport, Acid/Base Regulation, and Energy Metabolism. *In* Acid-Base Balance and Nitrogen Excretion in Invertebrates. D. Weihrauch and M. O'Donnell, editors. Springer International Publishing, Cham. 193–218.
- Vidal-Dupiol, J., y G. Mitta. 2011. Environmental stress in the scleractinian coral *Pocillopora damicornis*: from the experimental model to the identification of functional biomarkers of stress, Stress environnementaux chez le corail scléactiniaire *Pocillopora damicornis* : du modèle expérimental à l'identification de marqueurs fonctionnels du stress. Ecole pratique des hautes études - EPHE PARIS.
- Wang, J.-T., Y.-Y. Chen, K.S. Tew, P.-J. Meng, y C.A. Chen. 2012. Physiological and Biochemical Performances of Menthol-Induced Aposymbiotic Corals. *PLoS ONE*. 7:e46406. doi:10.1371/journal.pone.0046406.
- Wang, X., D. Zoccola, Y.J. Liew, E. Tambutte, G. Cui, D. Allemand, S. Tambutte, y M. Aranda. 2021. The Evolution of Calcification in Reef-Building Corals. *Mol. Biol. Evol.* 38:3543–3555. doi:10.1093/molbev/msab103.
- Zoccola, D., E. Tambutté, E. Kulhanek, S. Puverel, J.-C. Scimeca, D. Allemand, y S. Tambutté. 2004. Molecular cloning and localization of a PMCA P-type calcium ATPase from the coral *Stylophora pistillata*. *Biochim. Biophys. Acta BBA - Biomembr.* 1663:117–126. doi:10.1016/j.bbamem.2004.02.010.
- Zoccola, D., E. Tambutté, F. Sénégas-Balas, J.-F. Michiels, J.-P. Failla, J. Jaubert, y D. Allemand. 1999. Cloning of a calcium channel α1 subunit from the reef-building coral, *Stylophora pistillata*. *Gene*. 227:157–167. doi:10.1016/S0378-1119(98)00602-7.



Cita

Cristóbal Mondragón, G.R., A. Méndez Reséndiz, G.E. Rangel Yescas, L.D. Islas. La calcificación en los corales y los efectos de la acidificación de los océanos. **Recursos Naturales y Sociedad**, 2024. **Vol. 10 (2): 119-132**. <https://doi.org/10.18846/renaysoc.2024.10.10.02.0010>

Sometido: 15 de abril de 2024

Aceptado: 25 de septiembre de 2024

Editor asociado: Dr. Arturo Sánchez Paz

Editor ejecutivo: Dr. Arturo Sánchez Paz

Diseño gráfico editorial: Lic. Gerardo Hernández

Foto de portada: pexels-francesco-ungaro-18229777.jpg