



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

UNIDAD IZTAPALAPA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

"PÉRDIDA Y RECUPERACIÓN DE FUNCIONES ECOLÓGICAS Y ESTRUCTURALES EN SITIOS DE RESTAURACIÓN DE ACROPORA PALMATA EN EL CARIBE MEXICANO"

ARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

TESIS QUE PRESENTA

SERGIO DAVID GUENDULAIN GARCÍA

MATRÍCULA 2192802085

NUMERO ORCID: 0000-0002-6091-5398

CORREO ELECTRÓNICO sergio.guendulain@gmail.com

DIRECTORES:

Dr. Ramón Andrés López Pérez

Dra. Anastazia Teresa Banaszak

ASESOR:

Dr. Lorenzo Álvarez Filip

JURADO:

Presidente:

Dr. Ramón Andrés López Pérez

Secretaria:

Dra. Anastazia Teresa Banaszak

Vocales:

Dra. Patricia Ramírez Romero

Dra. Alma Paola Rodríguez Troncoso

Iztapalapa, Ciudad de México, 09 de febrero del 2024

El Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana está incluido en el Padrón Nacional de Posgrados de Calidad (PNPC) de CONACYT con el número de referencia 001480.

El presente trabajo estuvo bajo la dirección del Dr. Ramón Andrés López Pérez y contó con el apoyo económico de CONACYT (beca #314395), el Instituto Smithsonean, Museo Nacional De Historia Natural, Washington D.C (*Kenneth Jay Boss Fellowship*), IBEROSTAR a través de su programa *Wave of Change* y diversos apoyos internos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco de forma particular a todas las instituciones que brindaron apoyo económico para realizar este trabajo; recibí apoyo económico por parte del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (beca número No. 314395), así como de la Universidad Autónoma Metropolitana para la asistencia al congreso internacional “*Reef Futures*” y apoyo para la excepción de pagos de inscripción trimestral, entre otras cuotas. Así mismo, el Instituto Smithsonian me brindó una beca (*Kenneth Jay Boss Fellowship*) para hacer una estancia en la colección de invertebrados de Museo Nacional De Historia Natural, Washington D.C. Finalmente, IBEROSTAR a través de su programa *Wave of Change* me otorgó apoyo económico para el trabajo de campo realizado en sitios de restauración del Caribe Mexicano durante el 2021.

A mis codirectores Dr. Andrés López Pérez, Dra. Ania Banaszak, quienes me convencieron de hacer el Doctorado, me apoyaron en todo momento y siempre tuvieron tiempo para discutir la tesis, y las publicaciones derivadas de este trabajo, pero sobre todo por su gran amistad. Adicionalmente, la Doctora Dra. Ania Banaszak y el Dr. Andrés López Pérez, aportaron económicamente de forma personal para la realización del trabajo de campo realizado en México. A mi asesor Dr. Lorenzo Álvarez Filip, por sus siempre certeras recomendaciones y correcciones que contribuyeron enormemente a enriquecer cada uno de los capítulos de esta tesis. También por su amable invitación a la expedición de campo en Cayo Arenas; una experiencia única que sirvió como una especie de pequeña vacación para cerrar la última parte de la presente. A mi comité de preexamen doctoral y de defensa de tesis; Dra. Patricia Ramírez Romero, Dra. Alma Paola Rodríguez, Troncoso, Dr. Aldo Cróquer, Dr. Hector Reyes y Dr. Jorge Ignacio Servín Martínez, todas sus observaciones comentarios y preguntas ayudaron no solo a enriquecer este trabajo sino además a plantearme nuevos caminos para futuras investigaciones.

Agradezco a los laboratorios ARBIOLAB, de la Universidad Autónoma, CORALIUM y BARCO LAB de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales (UASA), Instituto de Ciencias Del Mar y Limnología (ICMyL), UNAM, por su apoyo en el préstamo de material y equipo para realizar trabajo de campo. Agradezco también a la Fundación Dominicana de Estudios Marinos (FUNDEMAR), en especial a su directora ejecutiva Rita Sellares, por el apoyo para el trabajo de campo en República Dominicana, poniendo a mi disposición una embarcación, así como personal técnico para el levantamiento de modelos 3D de colonias individuales, la obtención de esqueletos de coral y el apoyo recibido con material para el trabajo de campo en México.

El trabajo de campo para la evaluación de sitios de restauración no hubiera sido posible sin el apoyo de distintos directores de parques nacionales quienes no solo otorgaron los permisos de trabajo, sino que apoyaron con logística y personal. Agradezco a la directora María del Carmen Rivas García del Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos, al Biol. Felipe Ángel Omar Ortiz Moreno director de la Reserva de la Biosfera de Sianka'an y Denise Ángeles Solís, directora del Parque Nacional Arrecifes de Xcalak.

Adicionalmente el trabajo de campo en México contó con la increíble participación de un grupo de amigos y colegas quienes siempre me brindaron su apoyo pese a la adversidad del campo y al limitado presupuesto con el que contamos: Sandra Mendoza, Eduardo Ávila, Francisco Medellín, Amanda Ramos, Diego Medrano, Tania González Mendoza. A ustedes quienes siempre estaban dispuestos a comer una buena torta de jamón antes de ir a evaluar sitios de restauración, por aguantar mosquitos, mal tiempo, mi mal humor, etc. Mil gracias. A la valiosa ayuda recibida por el personal de FUNDEMAR y voluntarios durante el trabajo de campo en Bayahíbe, República

Dominicana con el fin de obtener modelos 3D de colonias silvestres; Alido Baez, Michael del Rosario, Rebeca Campo, y Eduardo Ávila.

A los distintos capitanes que siempre estuvieron dispuesto a trabajar con nuestro presupuesto limitado en especial a Cristian de Punta Allen quien incluso no nos cobró por las salidas que realizamos con él. Así pues, extendiendo este agradecimiento al Capitán Juan Domínguez, a Juan la Hormiga, a La Chigua, quien siempre estaba dispuesta a hacernos un descuento. Así mismo recibí apoyo en la facilitación de equipos, logística y planeación del trabajo de campo por parte del M. en C. Edgar Escalante Mancera del Servicio Académico de Monitoreo Meteorológico y Oceanográfico (SAMMO) y del M. en C. Fernando Negrete Soto, de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias Del Mar y Limnología, UNAM. En República Dominicana conté con el apoyo del Capitán Alido Baes, y Juan Profét (Joncy).

Una gran parte de esta investigación consistió en la obtención de modelos tridimensionales y en la cuantificación morfológica de los mismos. Esta parte no hubiera sido posible sin el apoyo de la Universidad Autónoma Metropolitana con el proyecto “Caracterización de los ecosistemas costeros de México” (grant no. 14705007), con el que fue adquirido el escáner 3D para la digitalización de las colonias de coral, así como al laboratorio CORALIUM de la UASA, ICMYL, UNAM, por el préstamo de equipo de cómputo. Así también agradezco de Eduardo Ramírez Chávez del laboratorio de percepción remota (SIGALT) del Instituto de Ecología de la Universidad del Mar, quien me inició en el camino de la fotogrametría y el modelado 3D. Para la cuantificación morfológica de los modelos 3D de corales conté con el apoyo del Dr. Kyle Zawada, Cuauhtémoc Aparicio Cid, Rubén Olmo Gilabert y Fernando Pardo, quienes resolvieron distintas partes del código de programación en R. Así mismo, agradezco a la Dra. Karina Lord Slavo quien me brindó recomendaciones para el análisis y discusión del tercer capítulo.

Agradezco a todas las instituciones y personas que me permitieron obtener modelos 3D de sus colecciones de coral en orden cronológico, gracias al Museo Nacional de historia Natural de la República Dominicana, así como a Carlos Suriel y Patricia Torres Pineda. Al Colegio de la Frontera Sur y al Dr. Miguel Ángel Zarate. A la Fundación Punta Cana, y a Ainhoa León Zubiillaga y Rebeca García Camps. Finalmente, Museo Nacional De historia Natural del Instituto Smithsonean y a mi tutora Dra. Andrea Quatrini curadora de la colección de corales.

No menos importante, agradezco a todas las personas que me brindaron hospedaje en algún momento de la realización de este doctorado (y después de él), en cada una de las mesas y escritorios prestados se escribió una parte de la presente tesis. A mi eterna compañera de piso Ilinova Maravilla, quien se ha resistido en correrme todos estos años, siempre dispuesta a ayudarme en múltiples aspectos de mi vida académica y personal, siempre dispuesta a escucharme y a regañarme siempre que es necesario, a su frase infalible favorita “te lo dije”. A Elena, Temo y sus cuatro gatos, siempre dispuestos a recibirme en su departamento, donde nunca faltaba una buena comida, ánimos, cerveza y el perenne deseo de sus gatos de matarme de la alergia. A mi buena amiga Ilse, aunque breve la estancia en su departamento fue muy divertida en compañía de La Banda. Al tío Manolo, quien, sin conocerme de lo mejor, me hospedó en su oficina departamento, en donde en los tiempos de coronavirus, aprendí mis primeros pasos en R y realicé mi primer borrador del programa para la morfología de los corales. A Perla y Lalo quienes me prestaron una cabaña en San Isidro para analizar una buena parte de los modelos 3D, nunca faltaron las buenas pláticas cuando el tedio del trabajo o el frío atacaban. A Kristy y Evan (Máster Dalton), quienes aparte de darme hospedaje en St. Louis, me prestaron su comedor donde terminé las correcciones del primer artículo científico de esta investigación. A la familia Martínez siempre buenos anfitriones. A mi buena amiga Abigail quien aparte de ser mi Virgilio en la

mítica ciudad de México y en la Gloriosa UAM, siempre me ofreció hospedaje. Al Patrón, Andrés, quien me prestó su departamento en diciembre del 2022, en donde entre villancicos y los boleros de Luis Miguel que se reproducían incesantemente en el mercado de la esquina, terminé de analizar todos los modelos 3D empleados en esta investigación. A doña Sandra (mi madre) por prestarme su casa. A todos ustedes muchas gracias.

A mis compañeros de laboratorio, por efímeros que resultaron, debido a eventos pandémicos, huelgas y distancias, Dr. Omar Valencia, Dra. Rebeca Graja, Francisco Medellín, Abigail Beltrán, de ARBIOLAB, así como, Amanda Ramos, Eduardo Ávila, Sandra Mendoza, Raúl Tecalco de CORALIUM. A mis amigas Andreina Valdez, Yulisa Santana y Maria Villalpando de FUNDEMAR, por todos los buenos momentos, siempre ayudando contra el estrés. A mi jefa, amiga, mentora y socia Rita Sellares, gracias por todo tu cariño y apoyo, por los buenos consejos, por siempre presionar para lograr los objetivos y por todo lo que he aprendido a lo largo de estos años de conocernos. A mi buen amigo, colega y mentor Aldo Croquer, con quien siempre sostuve pláticas interesantísimas de ciencia y de la vida, gracias por recordarme que entre más descubrimos nos damos cuenta lo mucho que seguimos ignorando. A mis amigos los Brayans Edgar, Luis Ito, Luis y Mac, cual grupo de apoyo, siempre dispuestos a compartir y escuchar frustraciones y alegrías

Agradezco infinitamente a todas las personas que leyeron, comentaron y corrigieron cada una de las partes de esta tesis y artículos de forma minuciosa, y en repetidas ocasiones, Ilinova Maravilla, Amanda Ramos, Ninon Martínez, Larissa Torres Maravilla.

Contenido

<i>Índice de figuras</i>	<i>9</i>
<i>Índice de tablas</i>	<i>11</i>
<i>Resumen</i>	<i>12</i>
<i>Capítulo 1.- La fotogrametría en la determinación de la complejidad estructural de los corales: observando más allá de lo evidente¹</i>	<i>13</i>
<i>1.1.- Resumen</i>	<i>13</i>
<i>1.2.- Introducción.....</i>	<i>14</i>
<i>1.3.- Materiales y métodos</i>	<i>18</i>
<i>1.3.1.- Obtención de modelos 3D</i>	<i>18</i>
<i>1.3.2.- Determinación de variables morfofuncionales.....</i>	<i>20</i>
<i>1.3.3.- Análisis de datos.....</i>	<i>22</i>
<i>1.4.-Resultados.....</i>	<i>23</i>
<i>1.5.- Discusión</i>	<i>30</i>
<i>1.6.- Conclusión</i>	<i>33</i>
<i>Capítulo 2.- Implicaciones funcionales de la complejidad estructural¹</i>	<i>34</i>
<i>2.1.- Resumen</i>	<i>34</i>
<i>2.2.- Introducción.....</i>	<i>35</i>
<i>2.3.- Materiales y Métodos</i>	<i>37</i>
<i>2.3.1.- Obtención de modelos 3D</i>	<i>37</i>
<i>2.3.2.- Determinación de variables morfofuncionales.....</i>	<i>40</i>
<i>2.3.3.- Análisis de datos.....</i>	<i>43</i>
<i>2.4.- Resultados</i>	<i>44</i>
<i>2.4.1.- Morfología y variación de tamaño</i>	<i>44</i>
<i>2.4.2.- Espacio morfo funcional de los corales del Caribe.....</i>	<i>45</i>
<i>2.4.3.- Variación de la complejidad debida al tamaño.....</i>	<i>46</i>
<i>2.4.4.- Recursos invertidos en la generación de hábitat.....</i>	<i>47</i>
<i>2.5.- Discusión</i>	<i>50</i>
<i>2.6.- Conclusión</i>	<i>57</i>
<i>Capítulo 3.- Efecto de la restauración de corales en la recuperación de la funcionalidad física de los arrecifes¹</i>	<i>58</i>
<i>3.1.- Resumen</i>	<i>58</i>
<i>3.2 Introducción.....</i>	<i>59</i>
<i>3.3.- Material y métodos</i>	<i>61</i>

3.3.1.- <i>Área de estudio</i>	61
3.3.2.- <i>Evaluación de sitios de restauración</i>	62
3.3.3.- <i>Característica demográficas en sitios de restauración</i>	63
3.3.4.- <i>Recuperación de la complejidad estructural y función</i>	64
3.4.- Resultados	65
3.4.1.- <i>Estructura de tallas de corales trasplantados</i>	65
3.4.2.- <i>Estructura</i>	69
3.4.3.- <i>Incremento de la funcionalidad física en sitios de restauración</i>	73
3.5- Discusión	74
3.6- Conclusión	78
Referencias	79
Anexo 1.- Histogramas de frecuencia de tallas de <i>A. Palmata</i> en nueve sitios de restauración del Caribe mexicano.	86

Índice de figuras

Figura 1. 1 Sitios de recolecta de esqueletos de coral empleados para la generación de modelos 3D de colonias <i>in situ</i>	18
Figura 1. 2 a) Arreglo empleado para la captura de imágenes usadas en la fotogrametría de corales. b) esquema de la captura de imágenes para la construcción 3D. c) Escáner empleado para la construcción de modelos tridimensionales.....	20
Figura 1. 3 Ejemplos ilustrativo de modelos 3D y los atributos morfológicos medidos. a) Ejemplo de coral con morfología altamente ramificada. b) Atributos morfológicos, la dirección de las flechas señalan el valor más grande esperado entre las dos morfologías pres presentadas; la convexidad y empaquetamiento son atributos que se obtienen empleando el volumen y el área del mínimo polígono envolvente mostrado con líneas azules. c) Coral masivo con morfología altamente esférica.	21
Figura 1. 4 Esqueletos de las especies de coral utilizadas en la comparación de variables de complejidad obtenidas mediante dos técnicas de captura 3D.....	24
Figura 1. 5 Histograma de frecuencia de la variable canónica obtenida del AD entre técnicas de captura 3D.	25
Figura 1. 6 Variación de parámetros de talla y complejidad determinados a partir de fotogrametría (barras de color gris) y escáner (barras de color blanco).	27
Figura 1. 7 Análisis discriminante realizado entre especies de coral.	29
Figura 2. 1 Sitios de captura 3D de colonias de coral (cuadros y triángulos negros), así como sitios de recolecta de esqueletos en Bayahibe, República Dominicana (cuadros negros).	37
Figura 2. 2 Métodos de digitalización 3D. a) escáner óptico empleado para colonias menores de 15 cm de diámetro. b) configuración empleada para escanear colonias mayores a 15 cm de diámetro. c) Captura de fotografías para reconstruir modelos mediante fotogrametría. d) vista interior del arreglo para fotogrametría. e) ejemplo del empleo de la marca de referencia en colonia de coral. f) patrón de captura de video para la reconstrucción 3D <i>in situ</i>	39
Figura 2. 3 Representación de la diferencia de volumen y área del mínimo polígono envolvente (líneas en azul) entre corales con diferentes morfologías y diámetros máximos similares. a) <i>Acropora palmata</i> . b) atributos morfológicos estimados a partir de modelos 3D, la dirección de las flechas indica el aumento en los valores de los atributos morfológicos. c) <i>Pseudodiploria strigosa</i>	41
Figura 2. 4 Espacio morfofuncional de los corales del Caribe según lo determinado por el Análisis de Componentes Principales. Varea = primer momento del área superficial, Vvol = primer momento del volumen.	46
Figura 2. 5 a) Complejidad estructural en función del tamaño de la colonia. b) Variación en la capacidad de refugio debido al aumento en el tamaño de las colonias de coral. c) Capacidad de refugio como medida de la importancia del volumen de la colonia en la creación de hábitat. d) Relación entre el tamaño y el peso de la colonia (como indicador de la acumulación de CaCO ₃). La banda de color gris representa los intervalos de confianza (95%). e) Factor de amplificación del volumen de refugio, calculado como la relación entre el refugio estimado para <i>A. palmata</i> (coral con el mayor volumen de refugio por diámetro de colonia) y los valores estimados para otras 13 especies de coral. f) Factor de amplificación de CaCO ₃ determinado como la relación entre el CaCO ₃ estimado para <i>A. palmata</i> y los valores estimados para otras 13 especies de coral. Los modelos predictivos de CaCO ₃ no fueron posibles para <i>A. cervicornis</i> , <i>M. cavernosa</i> y <i>O. faveolata</i> debido al bajo tamaño de la muestra (Tabla 2.4).	48

Figura 2. 6 Generación de refugios específicos relacionados con la talla y la forma de las colonias de coral. a) *Acropora cervicornis* b) *Porites porites* c) *Acropora palmata* d) *Dendrogyra cylindrus* e) *Orbicella annularis* (créditos fotográficos a, d: Michael Del Rosario. b: Kevin Novelo. c, e, f: Guendulain)..... 54

Figura 2. 7 Representación esquemática de las repercusiones en la funcionalidad física debido a la reducción de corales con funciones clave. 56

Figura 3. 1 Evaluación de sitios de restauración. a) se muestran en puntos rojos los sitios monitoreados del 2017 al 2021. b) ejemplo de colonia trasplantada, se puede observar la bace semi circular empleada para fijar la colonia al piso arrecifal. c) Medidas obtenidas de los fragmentos y colonias de coral trasplantados en los sitios de restauración para determinar su tamaño. 63

Figura 3. 2 Distribuciones de frecuencia relativa del diámetro máximo obtenido de las colonias trasplantadas en el Caribe mexicano para los años 2017, 2018, 2020, 2021. a) Rodman, b) Jardines, c) La Pared, d) Nichehavin I, e) Nichehavin II, f) Anegada Tupak, g) El Faro, h) La Poza, i) Portillas. 67

Figura 3. 3 Distribuciones la complejidad calculada a partir del diámetro máximo obtenido de las colonias trasplantadas en el Caribe mexicano para los años 2017, 2018, 2020, 2021. a) Rodman, b) Jardines, c) La Pared, d) Nichehavin I, e) Nichehavin II, f) Anegada Tupak, g) El Faro, h) La Poza, i) Portillas.- 70

Figura 3. 4Variación del volumen de refugio en cm³ creado calculado a partir del diámetro máximo obtenido de las colonias trasplantadas en el Caribe mexicano para los años 2017,2018,2020 y 2021. a) Rodman, b) Jardines, c) La Pared, d) Nichehavin I, e) Nichehavin II, f) Anegada Tupak, g) El Faro, h) La Poza, i) Portillas..... 71

Figura 3. 5 Variación del carbonato de calcio acumulado, calculado a partir del diámetro máximo obtenido de las colonias trasplantadas en el Caribe mexicano para los años 2017, 2018, 2020, 2021. a) Rodman, b) Jardines, c) La Pared, d) Nichehavin I, e) Nichehavin II, f) Anegada Tupak, g) El Faro, h) La Poza, i) Portillas. 72

Figura 3. 6 Incremento de las propiedades funcionales de la población de *A. palmata* debida a las intervenciones de restauración. a) sitios evaluados. b) Porcentaje de recuperación de los sitios de restauración y referencia entre 2017 y 2021. c) Porcentaje de recuperación para el 2021 74

Figura 3. 7 Gráficos conceptuales que ilustran escenarios de trasplante y recuperación en sitios intervenidos. a) Situación ideal en ausencia de disturbios o perturbaciones; la siembra de corales y el crecimiento suponen una recuperación rápida hasta alcanzar un estado de equilibrio dinámico. b) En presencia de una perturbación ocurre una pérdida de la recuperación en poblaciones resilientes estas propiedades pueden mejorar y ser ayudada con una nueva intervención, o en su ausencia se velen a degradar. c) la dinámica se encuentra controlada por la ganancia en recuperación y la perdida ante cualquier perturbación. 77

Índice de tablas

Tabla 1. 1 Relación de variables determinadas a partir de modelos 3D de los corales del Caribe (Modificada de Zawada <i>et al.</i> 2019).....	22
Tabla 1. 2 Lista de especies y número de modelos tridimensionales obtenidos. Se muestra el rango de tamaño de los modelos empleados por especie (medida del diámetro máximo de las colonias).	23
Tabla 1. 3 Importancia de las variables independientes en el AD, así como los coeficientes estandarizados (CSFD). *Variables más importantes para la separación.	26
Tabla 1. 4 Valor de lambda de Wilks' y valor de p para cada AD entre especies modeladas con dos técnicas de captura. El asterisco (*) hace referencia a los valores significativos.	28
Tabla 1. 5 Coeficiente estandarizado (CSFD) depara las variables de complejidad estructural del AD para los modelos construidos por fotogrametría y escáner. El asterisco (*) hace referencia a los a las variables más importantes en la separación de grupos.....	28
Tabla 2. 1 Relación de variables determinadas a partir de modelos 3D de los corales del Caribe (Modificada de Zawada <i>et al.</i> 2019).....	41
Tabla 2. 2 Forma de crecimiento de las especies de coral y tamaño de la colonia (diámetro promedio con mínimo y máximo entre paréntesis) empleados para determinar el tamaño y los atributos morfológicos.	44
Tabla 2. 3 Modelos predictivos de complejidad, volumen de refugio y CaCO ₃ . *= ausencia de correlación.	49
Tabla 2. 4 Factores de amplificación del volumen de refugio y CaCO ₃	50
Tabla 3. 1 Parámetros de distribución de frecuencia de tallas de <i>A. palmata</i> en sitios de restauración del 2017 al 2021.	68

Resumen

Los arrecifes de coral son depósitos de carbonato de calcio aportados, principalmente, por corales de la Clase *Scleractinia*. Estos ecosistemas aportan diferentes bienes y servicios, además de presentar importantes funciones ecológicas. La funcionalidad arrecifal se encuentra determinada en gran medida por la cantidad y diversidad de corales presentes, la tasa de crecimiento y la complejidad estructural de los mismos. La actual pérdida de corales a nivel mundial, y en especial de aquellos con formas complejas (como los corales con morfologías ramificadas) y de rápido crecimiento, supone una reducción de la funcionalidad arrecifal. Esto ha promovido el surgimiento de diferentes programas de restauración con el fin de recuperar las poblaciones de corales y con ello la funcionalidad del arrecife. De forma general, las estrategias de restauración han aprovechado la reproducción asexual y sexual de corales para trasplantar nuevas colonias en sitios degradados. En los últimos años las intervenciones de restauración han aumentado a nivel mundial. Sin embargo, las métricas sobre el efecto de las intervenciones en la recuperación de las propiedades estructurales y funcionales del arrecife han resultado escasas. En este sentido, la presente investigación se enfocó en la determinación de patrones de recuperación estructural y su repercusión funcional en sitios de restauración del coral *Acropora palmata* ubicados a lo largo del Caribe mexicano. Para poder desarrollar este objetivo general, el trabajo se dividió en tres temas. El primero consistió en la determinación de variables morfológicas y de tamaño a partir de modelos tridimensionales (3D), así como la comparación de estos atributos de modelos 3D obtenidos a partir de fotogrametría y mediante escáner de luz. El segundo tema versa sobre los patrones de variación morfológica 3D de corales del Caribe, así como las repercusiones funcionales de la variación de la forma, a partir de lo cual se propone un enfoque para determinar la complejidad 3D, el peso de las colonias y el volumen de refugio provisto utilizando dimensiones lineales de las colonias. Finalmente, se empleó el enfoque explorado durante el segundo tema, para determinar el grado de recuperación de la complejidad estructural en nueve sitios de restauración del Caribe mexicano empleando la dinámica poblacional de colonias trasplantadas obtenidas mediante el monitoreo de cuatro años (2018-2021). Los resultados de la presente investigación, se estima, mejorarán el entendimiento de las dinámicas de recuperación de atributos relacionados con la funcionalidad arrecifal en sitios que fueron restaurados. Adicionalmente, los resultados permitirán tener un mejor entendimiento sobre las repercusiones funcionales arrecifales debidas a cambios en el ensamblaje de corales, como los que experimentan actualmente los arrecifes del Caribe por causas a escala regional y global, incluida la aparición de nuevas enfermedades coralinas como la enfermedad de pérdida rápida de tejido de los corales. Finalmente, los resultados generan nuevas líneas de investigación en temas relacionados con la restauración coralina, así como con la complejidad estructural de los corales constructores de arrecife del Caribe.

Capítulo 1.- La fotogrametría en la determinación de la complejidad estructural de los corales: observando más allá de lo evidente¹

1.1.- Resumen

La morfología tridimensional (3D) de organismos fundacionales determina en gran medida su funcionalidad. En arrecifes tropicales, los corales con formas complejas pueden potencialmente proporcionar un refugio más diverso que aquellos con formas relativamente simples. En este sentido, la fotogrametría submarina se ha vuelto popular en los estudios de arrecifes de coral al facilitar la reconstrucción tridimensional de corales in situ. Aunque la utilidad de la fotogrametría es innegable, es crucial comprender las limitaciones y capacidades de esta novedosa técnica. En este capítulo, se comparó el desempeño de la fotogrametría respecto al uso de un escáner de luz estructurada de alta precisión para describir la morfología 3D de 12 especies de coral del Caribe por medio de la determinación de dos atributos de tamaño (área y volumen) y cuatro atributos morfológicos (convexidad, esfericidad, empaquetamiento y dimensión fractal). Se realizaron análisis discriminantes para identificar diferencias en la determinación de atributos morfológicos y de tamaño, así como sesgos específicos entre especies. Los resultados muestran diferencias significativas entre las dos técnicas empleadas en la determinación de los atributos morfológicos, especialmente los que se relacionan con la variación de la compacidad del volumen (esfericidad y empaquetamiento) y la complejidad de la superficie (dimensión fractal), por lo que la fotogrametría subestima la complejidad estructural de los corales. No obstante, los atributos morfológicos obtenidos a partir de modelos de fotogrametría permiten la correcta clasificación y separación de especies de coral con diferentes morfologías, incluso de aquellas con formas más complejas. Estos resultados demuestran que la fotogrametría puede proporcionar la descripción correcta de la forma de las especies de coral y puede cuantificar la complejidad estructural del coral.

¹Guendulain-García, S.D., Lopez-Beltran, A., Banaszak, A.T. *et al.* Photogrammetry for coral structural complexity: What is beyond sight?. *Coral Reefs* 42, 635–644 (2023). <https://doi.org/10.1007/s00338-023-02368-6>

1.2.- Introducción

La complejidad estructural es una de las propiedades físicas más importantes de los ecosistemas, esta regula respuestas ecológicas a diferentes escalas espaciales (Nash et al. 2014; Richardson et al. 2017a). Depende en gran medida, de la existencia de organismos fundacionales, es decir de aquellos que forman hábitats; como los árboles en los bosques (Ellison et al. 2005) y en arrecifes tropicales los corales de la Clase *Scleractinia* (Graham y Nash 2013).

Los corales al crecer forman un endo-esqueleto, depositando carbonato de calcio en forma de cristales de aragonita; la forma en la que el CaCO_3 es depositado, es decir la forma en la que crecen estos organismos, depende de la especie y de las interacciones con el ambiente en el que se desarrolla el arrecife (distribución vertical, patrones de corrientes y disponibilidad de sustrato) (Todd 2008). Este grupo ha sido descrito como morfológicamente diverso y con una plasticidad interespecífica alta (Todd 2008b; Doszpot et al. 2019). A nivel comunitario, la complejidad estructural depende de la densidad, posición física dentro del arrecife, así como del ensamblaje particular de corales (Álvarez-Filip et al. 2009; González-Barrios and Álvarez-Filip 2018). En los arrecifes de coral, esta propiedad en gran medida es responsable de la generación de hábitats, promoviendo altos niveles de diversidad y biomasa (Graham and Nash 2013a; Darling et al. 2017), en consecuencia, es responsable de la funcionalidad de dicho ecosistema (González-Barrios and Álvarez-Filip 2018).

La cuantificación de atributos relacionados con la dimensión, así como con la morfología de estructuras biológicas complejas no ha sido una tarea fácil, especialmente en ambientes acuáticos (Veal et al. 2010; Tokeshi and Arakaki 2012). En corales, las primeras aproximaciones a la estimación de atributos relacionados con la dimensión y la morfología involucraban prácticas altamente invasivas (Veal et al. 2010). Para la determinación del área en fragmentos de coral, las

principales técnicas consistieron en el empleo de cera o papel aluminio, se basaban en envolver el área del coral y después relacionar el resultado con un patrón conocido (Marsh 1970; Stimson and Kinzie 1991). Mientras que para estimaciones de complejidad estructural se ha empleado el índice de rugosidad, el cual se determina disponiendo en el perfil de un arrecife o colonia una cadena para después comparar la longitud de esta con la longitud extendida (Álvarez-Filip et al. 2011; Bozec et al. 2015). Estas estimaciones se encuentran basadas en aproximaciones bidimensionales o tienden a simplificar los atributos estructurales de los corales.

A partir de nuevas técnicas como las resonancias magnéticas, escáneres ópticos y la fotogrametría, se pueden representar objetos en un espacio tridimensional (3D). Estas fueron rápidamente adaptadas al estudio de los corales, siendo la resonancia magnética la de mayor precisión, con la principal desventaja que se emplea en condiciones controladas y los costos de operación suelen ser elevados (Veal et al. 2010). En consecuencia, el empleo de escáneres ópticos y la fotogrametría se han posicionado como las técnicas más populares (Burns et al. 2015; Zawada et al. 2019a; Lange and Perry 2020).

En los últimos años la tecnología relacionada con los escáneres ópticos ha evolucionado rápidamente, por lo que se ha vuelto más accesible y transportable. Esta técnica involucra la interacción de software y hardware para la obtención de modelos 3D en tiempo real (Bell et al. 2016). De forma general, estos dispositivos se componen de una fuente estructurada de luz (emisor), que ilumina el objeto al ser escaneado y un sensor que recibe la luz reflejada por el objeto, compuesto por una cámara especializada (Rocchini et al. 2001; Bell et al. 2016). El emisor, puede consistir en luz coherente (luz que es emitida con la misma longitud de onda y orientación, *i.e.* láser) o luz incoherente (compuesta por más de una longitud de onda, *i.e.* proyector de luz blanca). En ambos casos, la luz es emitida con un patrón definido, es decir estructurado, como rayas o cuadros, de donde se adopta el

concepto de escáneres de luz estructurada (Rocchini et al. 2001; Bell et al. 2016). La posición de cada punto en el objeto (píxel) se logra a través de estimaciones de triangulación, conociendo la distancia entre el emisor de luz y el receptor. Este proceso es similar al funcionamiento de la visión estereoscópica en humanos para determinar la profundidad y la formación tridimensional de objetos a partir de la imagen capturada por cada uno de los ojos (Rocchini et al. 2001; Bell et al. 2016).

La generación de modelos 3D mediante escáneres ópticos, ha facilitado estimar atributos relacionados con: la talla de los corales, el crecimiento y otras variables morfológicas que tienen implicaciones funcionales en el arrecife (Zawada et al. 2019a). El empleo de los escáneres 3D por el momento se encuentra restringido a situaciones *ex situ*, siendo esta la mayor limitación. Por lo que técnicas fotogramétricas han surgido como una alternativa para el estudio de estos atributos en ambientes arrecifales, las cuales logran reproducir de forma no invasiva y relativamente poco costosa modelos individuales de corales, así como paisajes arrecifales (Burns and Delparte 2017; Lange and Perry 2020; Urbina-Barreto et al. 2021).

La adaptación de la fotogrametría por medio de la estructuración de movimiento (SfM, por sus siglas en inglés) a los entornos marinos ganó popularidad rápidamente en el estudio de los corales y los arrecifes de coral. SfM es una técnica de fotogrametría novedosa que reconstruye objetos 3D utilizando una serie de imágenes 2D superpuestas en un 70 a 80% entre ellas (Anelli et al. 2019). Mediante un software especializado, se reconocen características similares en cada imagen y la posición de cada elemento en la imagen, así como los puntos de coincidencia que se generan simultáneamente por medio de procesos de triangulación (Anelli et al. 2019; Lange and Perry 2020). A nivel de colonia de coral, la fotogrametría se ha utilizado para evaluar la complejidad estructural y la rugosidad superficial (Fukunaga & Burns, 2020; Reichert et al., 2017), así como para estimar la capacidad de hábitat y refugio (Urbina-Barreto et al. 2021). También, se ha empleado para estimar

las tasas de crecimiento de colonias de coral silvestre y cultivado (Holmes 2008; Kikuzawa et al. 2018; Lange and Perry 2020; Lange et al. 2022), estudiar la dinámica poblacional de corales (Hernández-Landa et al. 2020) y realizar un seguimiento de la progresión de las enfermedades (Meiling et al. 2020; Combs et al. 2021).

La fotogrametría se ha descrito como un método preciso, asequible y práctico para reconstruir colonias de coral en 3D (Dafforn et al. 2019) y proporciona buenas estimaciones del área y el volumen de objetos relativamente complejos (Veal et al. 2010; Raoult et al. 2017). Actualmente, su empleo es cada vez más común para estimar atributos morfológicos y funcionales (Urbina-Barreto et al. 2021; Aston et al. 2022). No obstante, los sesgos y las limitaciones de esta técnica no han sido comparadas completamente con otras técnicas. Por ejemplo, se ha reportado que tiene una precisión baja en la reproducción de objetos 3D en comparación con los datos obtenidos mediante un escáner óptico y genera valores de área y volumen más bajos, lo que lleva a subestimaciones de la complejidad del coral (Figueira et al. 2015). En este sentido, el presente capítulo explora las posibles limitaciones o discrepancias de la fotogrametría respecto a un escáner de luz estructurada de alta precisión, en la determinación de atributos relacionados con el tamaño y la forma 3D de corales. Los resultados presentados en este capítulo nos ayudan a entender hasta qué grado o en qué situaciones la información obtenida por ambas técnicas es comparable.

1.3.- Materiales y métodos

1.3.1.- Obtención de modelos 3D

Los modelos 3D fueron obtenidos de esqueletos de coral pertenecientes a la colección de Corales pétreos del Colegio de La Frontera Sur (ECOSUR). Además, se recolectaron esqueletos de corales que se encontraron en buenas condiciones en las localidades de Play Profundo, Coco Reef, Coralina Profundo, Sombrero y Playita en Bayahibe, Republica Dominicana (Figura 1.1).

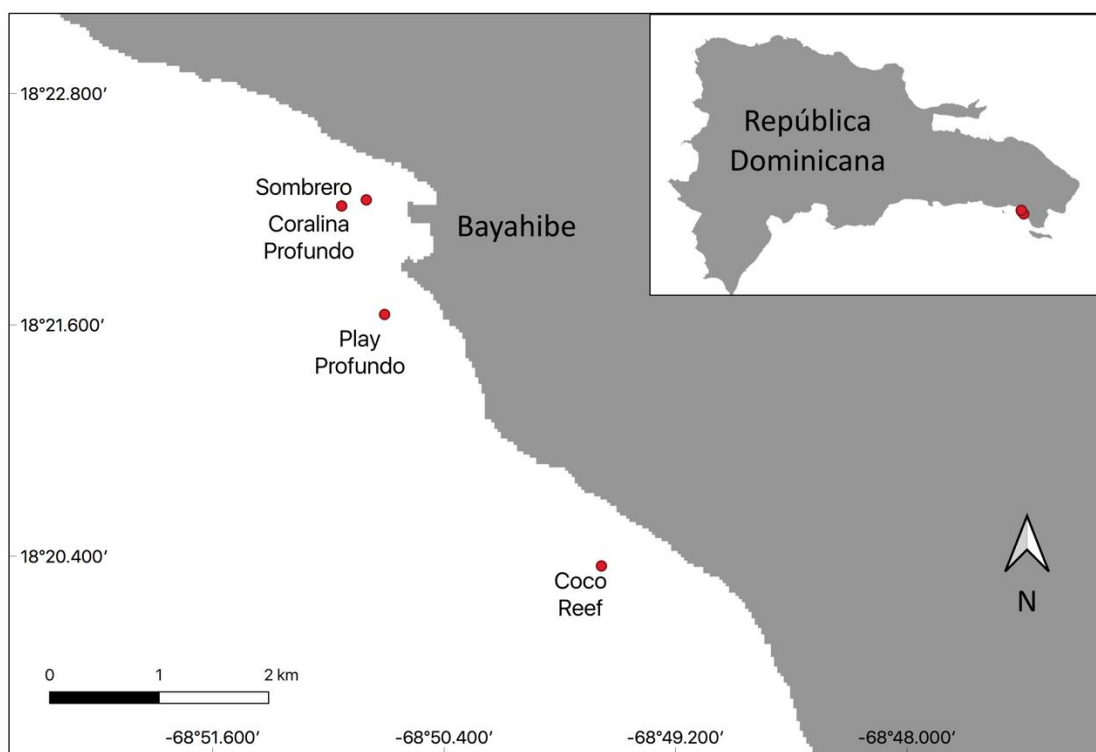


Figura 1. 1 Sitios de recolección de esqueletos de coral empleados para la generación de modelos 3D de colonias *in situ*.

Para realizar los modelos 3D a partir de fotogrametría, se colocó cada esqueleto de coral en una base giratoria ubicada dentro de una caja de paredes blancas para garantizar un iluminado homogéneo y disminuir el efecto de las sombras. Con este arreglo, se tomaron fotografías (usando modo automático) con una cámara marca Sony (SONY ALPHA a6400) a tres alturas, girando cada 20

grados para obtener 54 fotografías alrededor del mismo. Además, se colocaron marcas circulares (5 cm de diámetro) que sirvieron como referencias de tamaño (Figura 1.2). También, se añadió iluminación externa mediante las combinaciones de lámparas LED, una sujeta (Yongnuo YN300 Air, LED, 18 W) por encima de la cámara para asegurar una iluminación desde la parte apical de la colonia y una (Stereon LAM-084, LED 2.5W) al pie de la base giratoria para iluminar las partes laterales e inferiores de la colonia en cuestión. Para digitalizar el modelo 3D, las imágenes fueron procesadas mediante el software Metashape professional (version 1.5.1, PhotoScan, Agisoft) (Li et al. 2016), siguiendo un protocolo estándar (Lange and Perry 2020). La orientación de las fotos y las nubes de puntos densas se crearon con una configuración de precisión media. Después de eliminar manualmente los "puntos ruidosos" de la nube densa de puntos, se construyó la maya 3D, así como la textura del modelo. Finalmente, se eliminó toda la información que no formaba parte del modelo de la colonia de coral y se cerraron los agujeros en la malla 3D con la herramienta de malla de Metashape.

Los mismos esqueletos de coral se digitalizaron empleando un escáner óptico de alta precisión (Einscan-SE 3D Scanner, precisión de 0,1 mm, China). Cada esqueleto se colocó en el disco giratorio automático del escáner y se tomaron escaneos en ocho posiciones de rotación. Debido a la disposición específica del ángulo de captura presentada por el escáner 3D (Fig. 2.2 C), el proceso de escaneo se repitió con la colonia virada para capturar la parte de la colonia que faltaba durante el primer escaneo. El programa del escáner fusionó la información de ambos escaneos y los modelos 3D se exportaron en un formato de archivo de polígono.

Todos los modelos generados por fotogrametría y escáner se orientaron manualmente de acuerdo con el eje de crecimiento vertical de cada colonia y los defectos en la malla 3D (agujeros no

detectados por el software Metashape) se auto repararon utilizando la herramienta de inspección de Meshmixer (Meshmixer V 3.5).

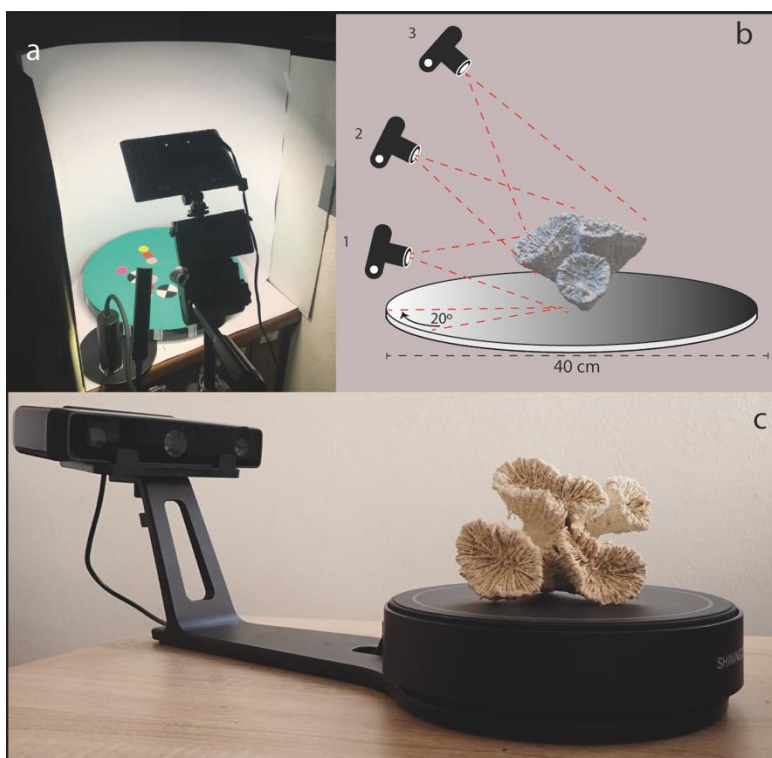


Figura 1. 2 a) Arreglo empleado para la captura de imágenes usadas en la fotogrametría de corales. b) esquema de la captura de imágenes para la construcción 3D. c) Escáner empleado para la construcción de modelos tridimensionales.

1.3.2.- Determinación de variables morfofuncionales

Los atributos morfológicos y de tamaño de los modelos 3D se obtuvieron utilizando el código de R propuesto por Zawada et al. (2019) (Tabla 1.1). Se estimó la esfericidad, la convexidad, el empaquetamiento y la dimensión fractal como atributos relacionados con la forma de los corales. La esfericidad estima qué tan cerca está la forma del coral de una esfera. Este atributo se determina a partir de la relación entre el área de superficie de una esfera con el mismo volumen que la colonia de coral y el área de superficie de la colonia (Zawada et al. 2019a). La convexidad mide la distribución del volumen de la colonia en el espacio 3D y resulta de la relación entre el volumen de la colonia y

el volumen del mínimo polígono envolvente (Zawada et al. 2019a). El empaquetamiento por su parte describe la distribución del área de superficie de la colonia en el espacio 3D, se obtiene a partir de la relación entre el área de superficie de la colonia y el área de superficie del mínimo polígono envolvente (Zawada et al. 2019a). Finalmente, la dimensión fractal mide la rugosidad de la superficie de la colonia. La dimensión fractal se determinó utilizando el método de "recuento de cajas" siguiendo el método de Zawada et al. (2019a). Adicional a estos atributos morfológicos, Zawada et al. (2019a) proponen el empleo del primer momento del área y del volumen como variables que complementan la adecuada descripción de la forma. Estos no se incluyeron en el análisis debido a que su valor resulta sensible a modificaciones en la orientación vertical de las colonias, puesto que esta se realizó de manera manual en ambos tipos de modelos (fotogrametría y escáner), la incorporación de estas pudiera generar mayor variación en el análisis. Por otra parte, se estimó el área de superficial total y el volumen de la colonia como atributos relacionados con el tamaño, utilizando las funciones `vcgArea` y `vcgVolume` del paquete 'Rvcg' (Schlager and Francois 2017). Mientras que se estimó la esfericidad, la convexidad, el empaquetamiento y la dimensión fractal como atributos relacionados con la forma de los corales con implicaciones funcionales.

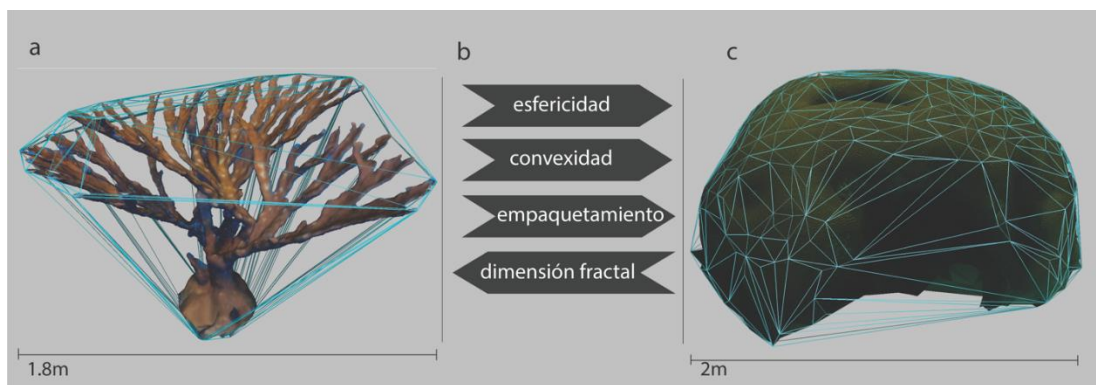


Figura 1. 3 Ejemplos ilustrativo de modelos 3D y los atributos morfológicos medidos. a) Ejemplo de coral con morfología altamente ramificada. b) Atributos morfológicos, la dirección de las flechas señalan el valor más grande esperado entre las dos morfologías pres presentadas; la convexidad y empaquetamiento son atributos que se obtienen empleando el volumen y el área del mínimo polígono envolvente mostrado con líneas azules. c) Coral masivo con morfología altamente esférica.

Tabla 1. 1 Relación de variables determinadas a partir de modelos 3D de los corales del Caribe (Modificada de Zawada *et al.* 2019)

Variable	Característica	Formula
Volumen ($VCoral$)	Volumen total de la colonia	
Área ($ACoral$)	Área superficial total de la colonia	
Esfericidad (S)	Relación entre el área superficial de una esfera del mismo volumen de la colonia y el área de la colonia en cuestión	$S = \frac{\pi^{\frac{1}{3}}(VCoral)^{2/3}}{ACoral}$
Convexidad (C)	Relación entre el volumen de la colonia ($VCoral$) y el volumen del mínimo polígono envolvente ($VConvex$)	$C = VCoral/VConvex$
Empaquetamiento (P)	Relación entre el área superficial de la colonia ($ACoral$) y el área del mínimo polígono envolvente ($AConvex$)	$P = ACoral/AConvex$
Dimensión fractal (FD)	La pendiente del número de cajas de tamaño S que contienen parte del objeto (N^S) y el tamaño de las cajas (S)	$FD = \frac{\Delta \log N^S}{\Delta \log S}$

1.3.3.- Análisis de datos

Los atributos morfológicos (esfericidad, convexidad, empaquetamiento, dimensión fractal), así como de tamaño (área y volumen) de los modelos construidos por fotogrametría se compararon con los obtenidos usando el escáner 3D a través de una serie de análisis discriminantes independientes. Primero, se realizó un análisis discriminante (AD) para determinar si los atributos morfológicos y de tamaño eran significativamente diferentes entre las técnicas de adquisición 3D (fotogrametría vs escáner). Se calcularon los coeficientes estandarizados para las variables canónicas para determinar qué atributo contribuía más a las diferentes técnicas. Posteriormente, se realizaron análisis discriminantes específicos entre especies para determinar si había diferencias significativas entre las

dos técnicas en todas las especies de coral y se calcularon las distancias de Mahalanobis para determinar las diferencias específicas entre especies.

Finalmente, se realizó un análisis discriminante para determinar si los atributos morfológicos (esfericidad, convexidad, empaquetamiento y dimensión fractal) estimados a partir de fotogrametría discriminaban entre especies de coral con distintas morfologías en comparación con las obtenidas con el escáner 3D. Todos los atributos morfológicos y análisis se realizaron en R (R Core Team 2021).

1.4.-Resultados

Se obtuvieron 91 modelos 3D de 12 especies de coral (para cada técnica de adquisición 3D), cubriendo desde corales con morfologías ramificadas (complejidad estructural alta) a masivos (complejidad estructural baja), con colonias relativamente pequeñas con diámetros menores a 19 cm (Tabla 1.2, Figura 1.4). De forma general, la capacidad de la fotogrametría para obtener la forma de los corales resultó relativamente alta (Figura 1.4) pero, a escala pequeña (superficie de la colonia), la falta de información (detalle) fue evidente en todos los modelos, produciendo superficies menos rugosas que las obtenidas por escáner.

Tabla 1. 2 Lista de especies y número de modelos tridimensionales obtenidos. Se muestra el rango de tamaño de los modelos empleados por especie (medida del diámetro máximo de las colonias).

Especie	Morfología	Número de modelos empleados por técnica	Diámetro máximo (cm)	Diámetro mínimo (cm)
<i>Acropora cervicornis</i>	Ramificado	12	24.4	5.6
<i>Eusmilia fastigiata</i>	Digitiforme	7	19.8	6.3
<i>Madracis decactis</i>	Digitiforme	6	8.3	3.0
<i>Manicina areolata</i>	Masivo	8	9.0	6.5
<i>Montastraea cavernosa</i>	Masivo	6	18.8	5.8
<i>Orbicella annularis</i>	Masivo	10	13.5	5.3

<i>Porites astreoides</i>	Masivo	7	18.1	3.9
<i>Porites furcata</i>	Digitiforme	9	9.4	4.6
<i>Pseudodiploria clivosa</i>	Masivo	4	9.7	6.7
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	Masivo	7	15.1	7.1
<i>Siderastrea siderea</i>	Masivo	8	16.0	6.8
<i>Agaricia agaricites</i>	Foliar	7	11.3	8.2

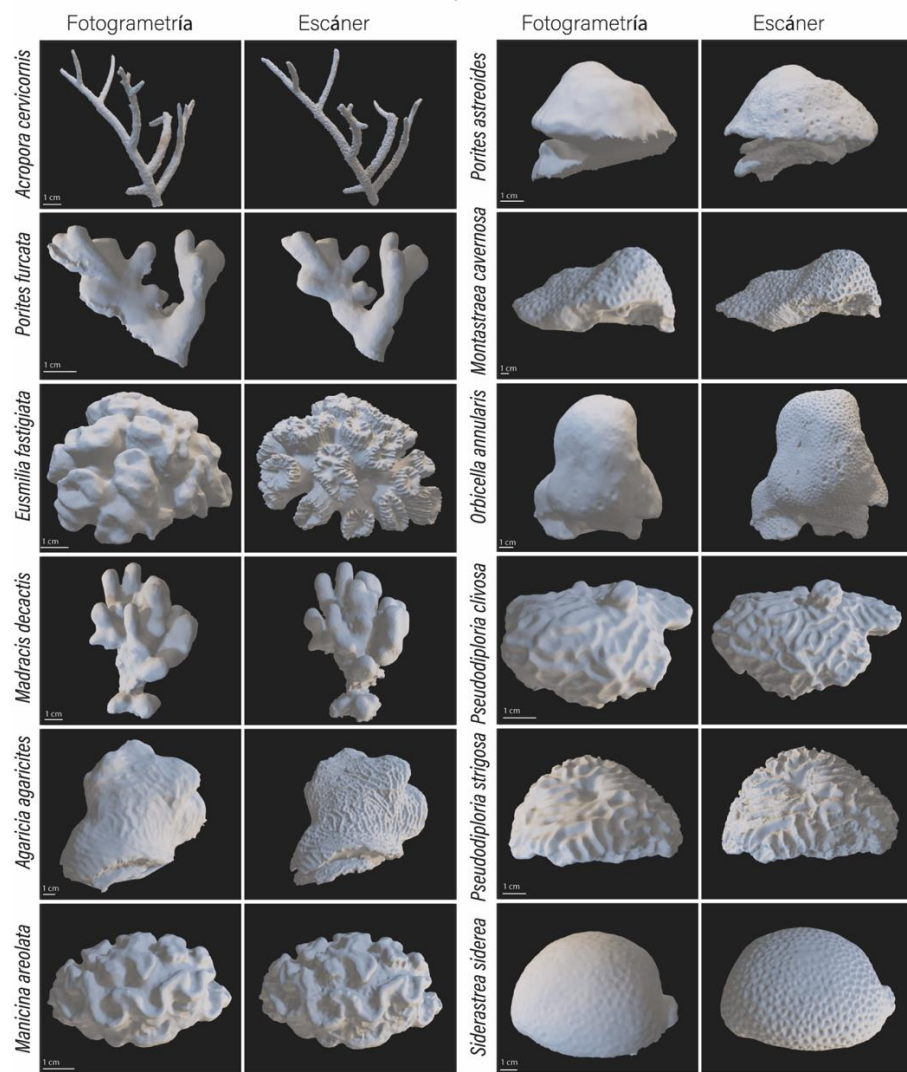


Figura 1. 4Esqueletos de las especies de coral utilizadas en la comparación de variables de complejidad obtenidas mediante dos técnicas de captura 3D.

De acuerdo con el primer análisis discriminante (AD), las diferencias de los atributos morfológicos y de tamaño determinados para los modelos de fotogrametría y escáner, mostraron diferencias

significativas (Wilks' Lambda= 0.486; $p < 0.001$). La pertenencia de los modelos 3D correctamente validados en el grupo de fotogrametría fue del 84.6%, mientras que para los del escáner fue del 90.1%. La distribución de frecuencia de las medias de los parámetros calculados para las dos técnicas de captura presenta un ligero traslape (Fig. 2.5)

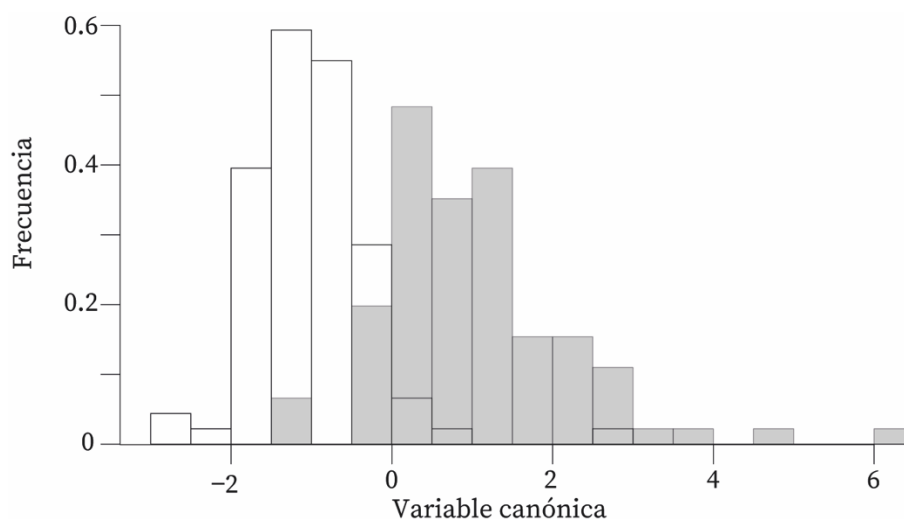


Figura 1. 5 Histograma de frecuencia de la variable canónica obtenida del AD entre técnicas de captura 3D.

De acuerdo con la variable canónica calculada, los atributos que más contribuyen a la separación entre las dos técnicas de captura fueron el empaquetamiento y la convexidad seguidos de la dimensión fractal. Por su parte, la esfericidad, el área superficial y el volumen fueron las variables que menos contribuyeron a la separación entre grupos (Tabla 1.3). En este sentido, los valores de área superficial y de volumen fueron similares entre técnicas de captura en todas las especies (Figura 1.6 a-b), mientras que los valores de esfericidad y de convexidad fueron relativamente más altos en modelos obtenidos por fotogrametría, por su parte el empaquetamiento y la dimensión fractal fueron menores (Figura 1.6 c-f). Las colonias de vida libre y con crecimiento semi-esférico *S. siderea* de vida libre,

presentaron valores más altos de esfericidad y convexidad, a diferencia de las formas de coloniales con morfologías ramificadas como *A. cervicornis* y *P. furcata*. De manera similar, las formas de colonias complejas tendieron a presentar valores de empaquetamiento ≥ 1 , lo que indica que el área de la colonia es mucho más alta que el área del mínimo polígono envolvente y la colonia está dispersa irregularmente en el espacio tridimensional.

Tabla 1. 3 Importancia de las variables independientes en el AD, así como los coeficientes estandarizados (CSFD).
***Variables más importantes para la separación.**

Variable	CSFD
Volumen	4.57e-06
Área superficial	-2.88e-05
Esfericidad	-6.79e-01*
empaquetamiento	4.30149*
Convexidad	-3.56990*
Dimensión fractal	-1.72323*

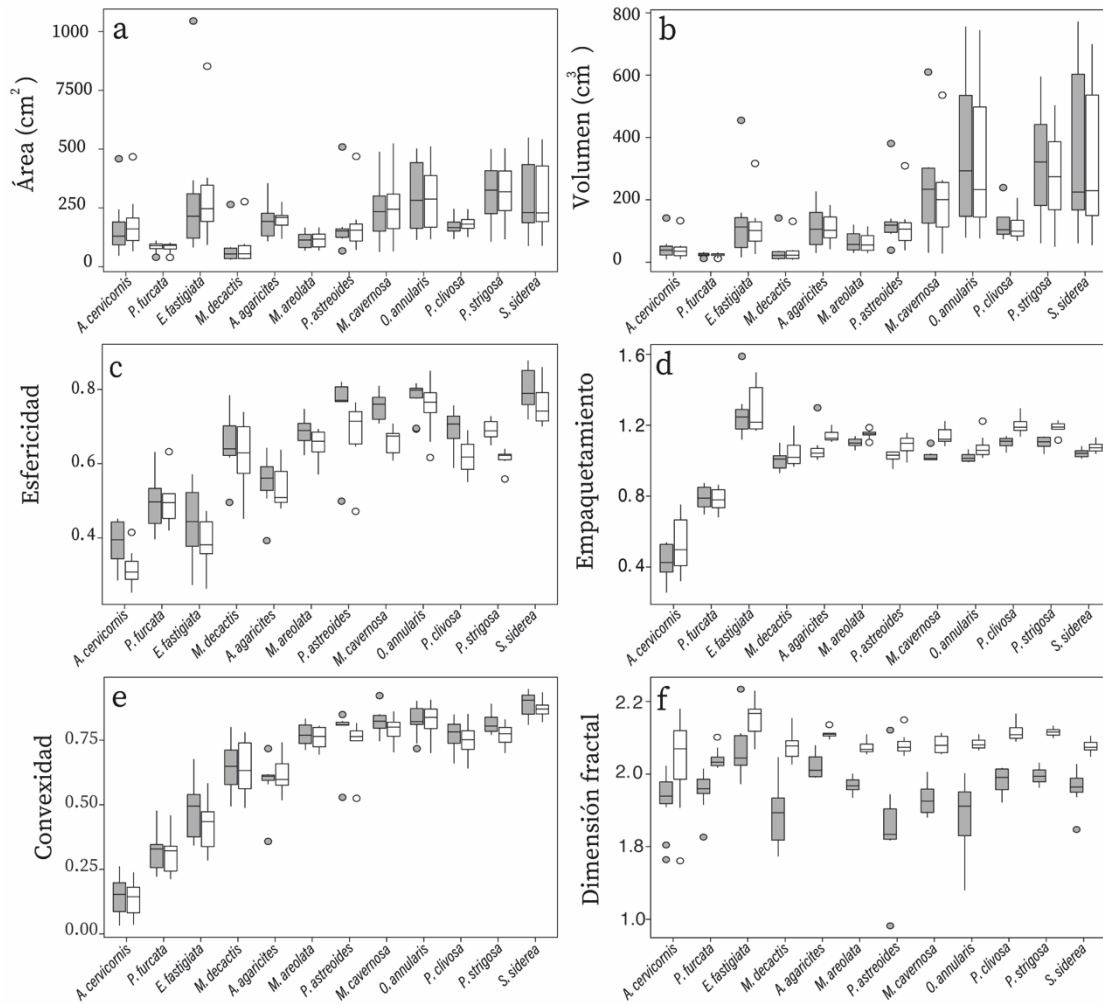


Figura 1. 6 Variación de parámetros de talla y complejidad determinados a partir de fotogrametría (barras de color gris) y escáner (barras de color blanco).

El AD entre especies de coral, reveló diferencias estadísticamente significativas entre los atributos de los modelos obtenidos por los dos métodos, con excepción de *P. clivosa* (tabla 1.4). La separación entre especies de coral (distancia de Mahalanobis) resultó mayor para *P. astreoides*, *O. annularis* y *M. decactis* en comparación con corales con formas más compactas como *S. siderea*.

De acuerdo con los coeficientes estandarizados de la función discriminante, la esfericidad, convexidad, empaquetamiento y dimensión fractal fueron las variables más importantes en la separación entre grupos, aunque la importancia fue relativamente diferente entre especies de coral

(tabla 1.5). Para la mayoría de las especies (*A. cervicornis*, *P. furcata*, *M. decactis*, *M. areolata*, *A. agaricites*, *M. cavernosa* y *P. astreoides*), la esfericidad fue el atributo más importante, mientras que para *E. fastigiata*, *S. siderea* y *P. strigosa* fue la dimensión fractal. La convexidad fue la variable más importante para *O. annularis*, mientras que empaquetamiento lo fue para *P. clivosa*.

Tabla 1. 4 Valor de lambda de Wilks' y valor de p para cada AD entre especies modeladas con dos técnicas de captura. El asterisco (*) hace referencia a los valores significativos.

Especie	Wilks	Ditacnia de Mahalanobis	p
<i>Acropora cervicornis</i>	0.21836	5.849	7.80E-05*
<i>Eusmilia fastigiata</i>	0.14621	2.147	0.01163*
<i>Madracis decactis</i>	0.045187	11.969	1.47E-05*
<i>Manicina areolata</i>	0.075526	3.068	0.01105*
<i>Montastraea cavernosa</i>	0.059011	8.628	0.006113*
<i>Orbicella annularis</i>	0.1521	14.94	0.000116*
<i>Porites astreoides</i>	0.092642	16.618	0.00258*
<i>Porites furcata</i>	0.23669	3.882	0.005643*
<i>Pseudodiploria clivosa</i>	0.083537	6.371	0.5125
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.024074	4.926	2.58E-05*
<i>Siderastrea siderea</i>	0.18725	5.005	0.006826*
<i>Agaricia agaricites</i>	0.026884	2.942	3.78E-05*

Tabla 1. 5 Coeficiente estandarizado (CSFD) depara las variables de complejidad estructural del AD para los modelos construidos por fotogrametría y escáner. El asterisco (*) hace referencia a los a las variables más importantes en la separación de grupos.

Especie	Volumen	Área	Esfericidad	Empaquetamiento	Convexidad	Dimensión fractal
<i>A. cervicornis</i>	1.79E-04	-7.86E-04	-1.56E+01	-3.13E+00*	3.07E-01	-2.10E+01
<i>E. fastigiata</i>	9.36E-05	-3.98E-04	-4.86E+01	7.64E+00*	4.90E+00	-6.27E+01
<i>M. areolata</i>	2.69E-04	2.85E-03	6.86E+01*	-3.97E+01	-4.10E+01	-6.19E+01
<i>M. cavernosa</i>	2.62E-05	-2.55E-04	2.60E+01	3.33E+01	-1.06E+01	-4.56E+01*
<i>M. decactis</i>	3.25E-04	-1.81E-03	-3.81E+01*	1.75E-01	3.18E+00	-3.79E+01
<i>O. annularis</i>	1.02E-05	-7.08E-05	3.33E+01*	1.42E+01	-3.56E+01	-1.88E+01
<i>P. astreoides</i>	1.21E-04	-7.81E-04	3.66E+01	7.79E+00*	-3.52E+01	-1.24E+01
<i>P. furcata</i>	2.77E-04	-5.46E-04	-3.68E+01*	-1.19E+01	2.57E+01	-3.63E+01
<i>P. clivosa</i>	7.43E-05	-7.23E-04	6.44E+01	6.62E+01*	-6.42E+01	-5.52E+01
<i>P. strigosa</i>	1.29E-05	-1.19E-04	-8.64E+01*	1.27E+01	2.12E+01	-1.50E+02

<i>S. siderea</i>	2.92E-06	-1.58E-07	-1.57E+00	5.75E+00*	-4.20E+00	-3.55E+01
<i>U. agaricites</i>	5.05E-04	-3.85E-03	-3.17E+02*	-1.54E+01	1.31E+02	-1.65E+02

De acuerdo con el AD independiente realizado entre especies de coral, existen diferencias significativas en los atributos morfológicos entre las especies cuyos modelos fueron obtenidos por fotogrametría (Wilks' Lambda= 0.004; $P < 0.000$) y modelos obtenidos mediante escáner (Wilks' Lambda= 0.001; $P < 0.000$), en especial para especies con morfologías ramificadas como *A. cervicornis*, o digitiformes como *P. furcata*, *M. decactis* y *E. fastigiata* (colonias con menor esfericidad, convexidad y empaquetamiento), siendo la última quien presento un traslape con los corales con formas masivas. Mientras que el resto de las especies con morfologías masivas (con alta esfericidad, convexidad y empaquetamiento) presentaron un evidente traslape (Figura 1.5).

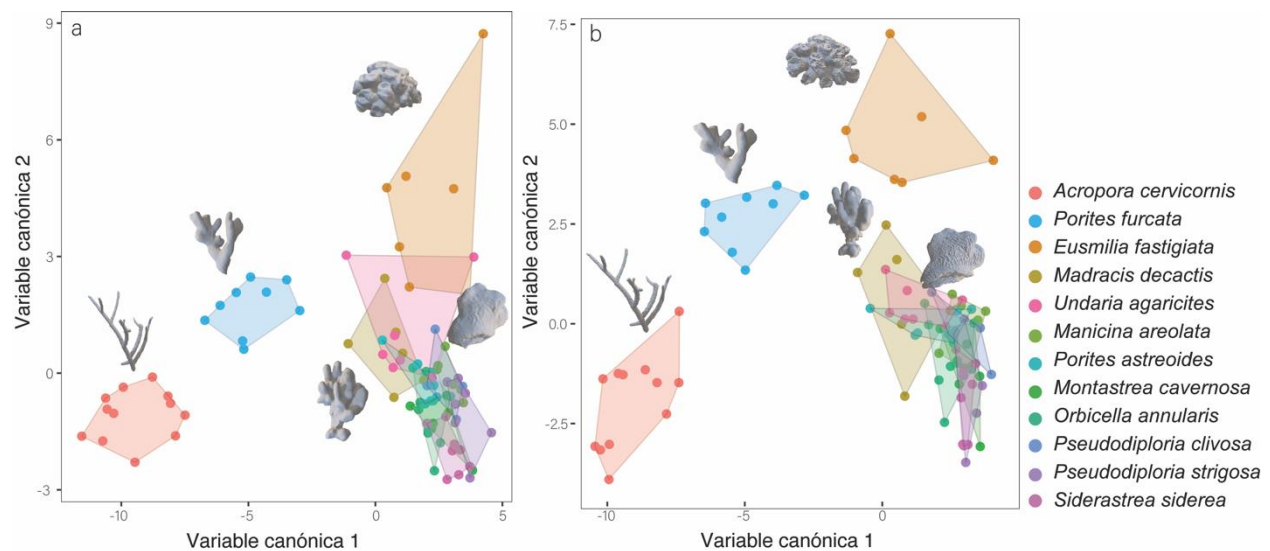


Figura 1. 7 Análisis discriminante realizado entre especies de coral.

1.5.- *Discusión*

El uso de tecnologías 3D se ha vuelto popular en el estudio de corales y arrecifes (Bosscher 1993; Zawada et al. 2019a; Cui et al. 2021; Koch et al. 2021), siendo la fotogrametría la única alternativa para la construcción de modelos 3D *in situ* (Kikuzawa et al. 2018; Rossi et al. 2020; Sguerso et al. 2020; Combs et al. 2021). En este capítulo, se evaluaron las limitaciones de la fotogrametría en comparación a un escáner 3D, para describir atributos morfológicos y de tamaño de los corales. Nuestros resultados sugieren que la fotogrametría y un escáner de luz de alta precisión producen resultados similares al determinar variables relacionadas con el tamaño de la colonia de coral (área y volumen), así mismo, existen ligeras diferencias respecto a la determinación de variables morfológicas entre taxones específicos, lo que lleva a subestimar la complejidad estructural de las colonias.

Se identificaron tres factores relacionados con la subestimación de la complejidad; el primero se refiere a situaciones en las que el ángulo de captura de la fotografía no permitió obtener imágenes de la colonia de coral, especialmente de la parte inferior, por lo que el programa para procesar las imágenes, al no contar con información, interpola entre puntos cercanos generando superficies planas. Por otro lado, la rotación obligada de la colonia en los modelos creados con el escáner, en especial en colonias mayores a 15 cm de diámetro, genera información completa (incluyendo la base de las colonias, es decir la parte adherida al sustrato). Esta rotación resulta posible con la fotogrametría en situaciones *ex situ*, implicando mayor tiempo de procesamiento del modelo debido a que es necesario la generación y posterior combinación de dos modelos. La calidad de la fotografía, así como la distancia y tamaño de las características morfológicas de las colonias (tamaño y forma de pólipo, por ejemplo), pueden ser un segundo factor, produciendo modelos con menos resolución a

escalas pequeñas, en especial para corales con superficies complejas. En este estudio se utilizó una cámara digital y se tomaron fotos en modo automático con el objetivo estándar que permite simular las operaciones de campo más básicas y populares (Raoult et al. 2016; Ahmad et al. 2020), aunque se podrían lograr mejores resultados adoptando una mejor cámara y ajustando las características de captura (apertura del diafragma, velocidad de obturación, ISO y balance de blancos). Así mismo, la precisión puede ser afectada por las propiedades reflectivas del esqueleto (Enríquez et al. 2005), lo que produce fotografías sobre expuestas y poca precisión a la hora de reconstruir propiedades de la superficie incluso cuando se emplea un escáner (Veal et al. 2010).

Finalmente, el tamaño de la colonia puede jugar un papel importante en los errores de cálculo; cuanto más grande es la colonia, menos detalles se pueden recuperar de una fotografía debido a la distancia a la que se tiene que capturar. Las imágenes utilizadas para la fotogrametría se tomaron en condiciones controladas, por lo que el error puede ser mayor en la determinación de parámetros de complejidad en modelos construidos *in situ*, donde la transparencia del agua, la profundidad y la luz incidente, así como el tejido vivo del coral, pueden afectar las imágenes (Breneman et al. 2014). Para compensar estos errores, diferentes autores sugieren un traslape de las imágenes alrededor del 80%, de tal forma que el número de fotografías puede variar de 30 a 250 por colonias entre 10 y 180 cm de diámetro, respectivamente (Ferrari et al. 2017; House et al. 2018; Lange and Perry 2020; Urbina-Barreto et al. 2021)

La complejidad estructural es un atributo que puede ser medido a diferentes escalas; desde geomorfológicas debidas a la estructura arrecifal, hasta escalas cripticas producto de hoyos y cavidades naturales del arrecife (Perry and Álvarez - Filip 2018), o incluso a nivel de la superficie de una colonia debido a las características particulares de los pólipos que la constituyen. Esta complejidad, a su vez, posee importantes implicaciones en numerosos procesos ecológicos que a su

vez ocurren a diferentes escalas. A nivel milimétrico, por ejemplo, debido a la presencia de diferentes atributos estructurales de los cálices, la complejidad estructural puede regular procesos como el esparcimiento de la luz con importantes implicaciones ecofisiológicas (Enríquez et al. 2005, 2017), así como procesos de depredación y alimentación (Tricas 1989; Palardy et al. 2005), la disponibilidad de microhábitats (Herler 2007), o procesos de reproducción (Álvarez-Noriega et al. 2016). En una escala mayor, como la creada por el ensamblaje de corales (complejidad estructural comunitaria), la complejidad estructural puede regular procesos como la producción biológica, los ciclos biogeoquímicos y la diversidad (Hatcher 1997). Mientras que la alta resolución producida por el escáner es apropiada para describir atributos de una colonia de coral a escala pequeña, incluso con las limitaciones anteriormente descritas, la fotogrametría ofrece la posibilidad de no solo reconstruir modelos *in situ*, sino que también puede reconstruir objetos de escala mediana a grande, pudiendo ser empleada en la cuantificación de la complejidad estructural a nivel colonia o a nivel arrecifal.

Nuestros resultados sugieren que los atributos morfológicos obtenidos de modelos 3D contruidos por fotogrametría pueden usarse adecuadamente para discriminar y describir morfológicamente especies de coral con morfologías complejas como *A. palmata*, *P. furcata* y *E. fastigiata* (menor convexidad, empaquetamiento y esfericidad), de aquellos con formas más simples como *S. siderea*, *P. strigosa* y *P. clivosa* (mayor convexidad, empaquetamiento y esfericidad). Ambas técnicas generan espacios morfológicos similares, superponiendo especies de coral con características morfológicas similares (Figura 1.5). La fotogrametría representa una técnica fácil, asequible y no invasiva para construir modelos 3D de coral *in situ* utilizados para la determinación de atributos morfológicos y especialmente relacionados con el tamaño (área y volumen).

El uso de la fotogrametría para la reconstrucción 3D es una nueva herramienta poderosa que ofrece potencial para estudiar varios aspectos de los corales y los arrecifes de coral (Burns et al.

2015b; Anelli et al. 2019; Oakley-Cogan et al. 2020; Ferrari et al. 2021), como la relación entre la forma de una colonia y el rol que proporcionan (Urbina-Barreto et al.2021), así como los posibles cambios de complejidad con respecto al tamaño de la colonia, especialmente para aquellos corales utilizados en intervenciones de restauración.

1.6.- Conclusión

Diversos autores han señalado a la fotogrametría como una técnica económica y eficiente para la construcción de modelos 3D de corales. Nuestros resultados sugieren que la fotogrametría tiende a subestimar el grado de complejidad estructural en los corales, principalmente en la dimensión fractal, así como la esfericidad y el empaquetamiento. Apesar de ello, los atributos determinados a partir de esta permiten describir y separar especies de coral de acuerdo con la forma de estas, por lo que es posible el uso combinado de las dos técnicas en la descripción morfológica de corales.

Capítulo 2.- Implicaciones funcionales de la complejidad estructural¹

2.1.- Resumen

La funcionalidad arrecifal no solo se encuentra determinada por el ensamblaje de corales, sino también por la variación de atributos morfológicos tridimensionales (3D) de los corales que conforman dicho ensamblaje. El empleo de modelos 3D en estudios arrecifales es una herramienta relativamente nueva, que ha cobrado gran relevancia al permitir la descripción cuantitativa de atributos morfológicos 3D y de tamaño de distintos organismos marinos con cuerpos irregulares incluidos los corales. En este capítulo, empleamos modelos 3D de esqueletos de corales para estimar el espacio morfofuncional de 14 especies de la región del Caribe a través de la información combinada de seis atributos morfológicos. Adicionalmente, evaluamos la asociación entre la complejidad estructural y el tamaño de las colonias de coral, así como la repercusión de la estructura física de la variación de la complejidad estructural. De acuerdo con nuestros resultados, corales con morfologías esféricas y compactas presentaron espacios morfofuncionales reducidos y traslapados lo que sugiere alta redundancia funcional, mientras que en corales con morfologías ramificadas, columnares y digitiformes presentaron espacios morfofuncionales amplios con poco traslape. A nivel de especie, cambios en la complejidad estructural resultaron dependientes del tamaño de la colonia para las especies con morfologías ramificadas, columnares y digitiformes, mientras que, en corales con morfologías masivas, la relación entre la complejidad estructural y el tamaño de la colonia resultó poco importante. El volumen de refugio aumentó debido al tamaño de la colonia en todas las especies de coral, siendo los corales ramificados, columnares y digitiformes quienes presentaron mayores volúmenes de refugio por unidad de tamaño. Finalmente, empleamos el diámetro máximo de las colonias para generar modelos predictivos de la complejidad estructural, el volumen del refugio provisto por el coral y el CaCO_3 acumulado. Los resultados obtenidos en este capítulo son relevantes para comprender implicaciones en la funcionalidad física debidas a las modificaciones en la composición de especies de corales como las experimentadas durante el Antropoceno. Finalmente, presentamos una aproximación práctica para estimar un conjunto de atributos estructurales y funcionales para las especies de corales más comunes en el Caribe.

¹Este capítulo ha sido sometido a la revista Coral Reefs

2.2.- Introducción

En ecología, los atributos morfológicos tridimensionales (3D) se han convertido en herramientas comunes y poderosas en estudios funcionales de distintos ecosistemas (Denis et al. 2017; Zawada et al. 2019a). Para los organismos que generan hábitats, las características morfológicas no solo determinan el desempeño del propio organismo sino, además, estas características pueden llegar a regular procesos ecológicos importantes tales como herbívora, depredación, competencia, etc.

En ambientes arrecifales, los corales del Orden Scleractinia son los principales formadores de la matriz arrecifal. Al crecer, estos organismos depositan carbonato de calcio (CaCO_3) como parte de su esqueleto, la cantidad y velocidad con la que este CaCO_3 es depositado, los convierte en los principales responsables de mantener balances positivos de carbono, promoviendo la creación de arrecifes (Perry and Álvarez - Filip 2018). Al mismo tiempo, la forma estructural en la que el CaCO_3 es depositado determina su morfología 3D, la cual varía ampliamente entre las especies, así como entre la misma especie mostrando una alta plasticidad morfológica (Todd 2008). La presencia de corales con formas complejas como los ramificados incrementa la diversidad y biomasa de organismos asociados; arrecifes con forma complejas, ofrecen una mayor disposición de nichos ecológicos (Luckhurst and Luckhurst 1978; Graham and Nash 2013b; Darling et al. 2017) por lo tanto, poseen mayor funcionalidad (González-Barrios and Álvarez-Filip 2018).

Durante los últimos años, el estudio de la morfología 3D ha cobrado especial importancia debido a la adopción de nuevas tecnologías que han facilitado la digitalización 3D de corales a nivel colonia (Zawada et al. 2019a; Lange and Perry 2020), así como a nivel de paisaje arrecifal (Rossi et al. 2020).

A pesar de que las primeras determinaciones a partir de modelos 3D de colonias de coral se encontraban enfocadas en el cálculo del área y volumen (Veal et al. 2010), actualmente es posible la medir atributos relacionados con la morfología de cuerpos irregulares (Zawada et al. 2019a; Urbina-Barreto et al. 2021), lo que permite entender espacios morfo funcionales, así como los cambios en estos debido a la modificación de la comunidad de corales y la capacidad de crear hábitat y su relación con el tamaño de las colonias de coral (Urbina-Barreto et al. 2021).

Los aspectos morfológicos de los corales determinaron la funcionalidad del sistema arrecifal durante millones de años (Williams and Graham 2019), no obstante, durante el Antropoceno han ocurrido importantes modificaciones en la composición y abundancia de corales (Eddy et al. 2021). Estas modificaciones, han repercutido directamente en la funcionalidad de estos ecosistemas, además de comprometer la formación de arrecifes (Kennedy et al. 2013; Perry et al. 2013; Perry and Álvarez - Filip 2018; Estrada-Saldívar et al. 2019). En este sentido, estudiar la variación de las características morfológicas a nivel especie es importante para comprender de una mejor manera las consecuencias funcionales de modificación de la estructura comunitaria de corales en escenarios presente y futuros.

En el presente capítulo, generamos modelos 3D de 14 especies de corales de la región del Caribe, a partir de las cuales se determinaron atributos morfológicos y de tamaño con el fin de describir la variación morfológica intra e interespecífica, así como para determinar potenciales variaciones de la complejidad estructural en relación con el tamaño de las colonias de coral. Finalmente, determinamos una serie de modelos que permiten estimar la cantidad de carbonato de calcio contenido en las colonias de coral, la complejidad estructural y el volumen de refugio provisto mediante el empleo de medidas lineales de las colonias de coral.

2.3.- Materiales y Métodos

2.3.1.- Obtención de modelos 3D

Los modelos 3D de colonias de coral fueron obtenidos de organismos depositados en colecciones de referencia, recolección de corales en campo y construcción de modelos *in situ*. Durante marzo 2020 se consultó la colección de corales del Museo Nacional De Historia Natural de República Dominicana, así mismo durante octubre 2020 y octubre 2021, se obtuvieron modelos de la colección de corales pétreos del Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), así como de la colección del departamento de invertebrados marinos del Instituto Smithsonian. Adicionalmente, se recolectaron esqueletos de corales en las localidades de Play profundo, Coco Reef, Coralina profundo, Sombrero y Playita en Bayahibe, República Dominicana. Finalmente se construyeron modelos de colonias *in situ* en ocho localidades en la República Dominicana y dos en el Caribe mexicano (Figura 2.1).

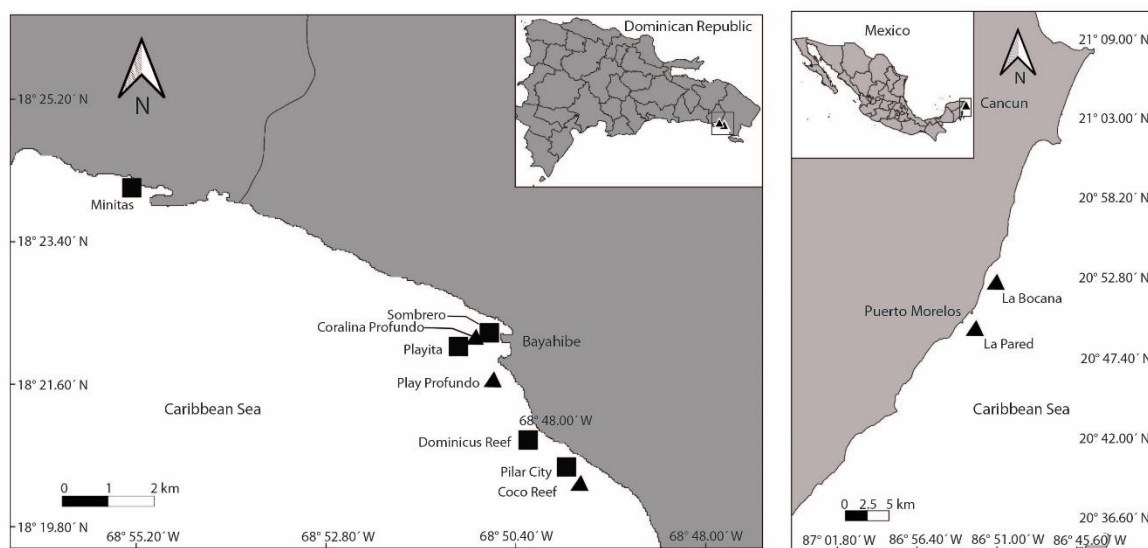


Figura 2. 1 Sitios de captura 3D de colonias de coral (cuadros y triángulos negros), así como sitios de recolección de esqueletos en Bayahibe, República Dominicana (cuadros negros).

Los modelos construidos a partir de los esqueletos de coral recolectados, así como los pertenecientes de las colecciones del ECOSUR y la colección del Smithsonian, se realizaron empleando un escáner óptico (Einscan-SE). En este, los corales menores a 15 cm de diámetro máximo fueron colocados en la plancha auto giratoria del escáner y la información del modelo fue recolectada en ocho diferentes posiciones alrededor del objeto (Figura 2.2a). Mientras que, para las colonias mayores, se empleó una plancha giratoria manual y el escáner se montó en un tripie de fotografía (Figura 2.2b).

Los modelos de la colección del Museo Nacional de Historia Natural de República Dominicana, así como las recolectadas *in situ* fueron construidos a partir de fotogrametría. Las fotografías fueron tomadas siguiendo el procedimiento descrito en Guendulain-García et al. 2023. Brevemente, cada esqueleto de coral fue colocado en una base giratoria ubicada dentro de una caja de paredes blancas con el fin de evitar las sombras y permitir un iluminado homogéneo. Con este arreglo, se tomaron fotografías (usando modo automático) con una cámara marca Sony (SONY ALPHA a6400) a tres diferentes alturas, girando el objeto cada 20 grados, para obtener 56 fotografías alrededor del objeto (Figura 2.2c-d).

Finalmente, para las colonias modeladas *in situ*, los modelos se construyeron a partir de fotogramas de videos. Utilizando una cámara GoPro (Hero 8), se video grabaron colonias individuales de interés (generalmente mayores a 50 cm de diámetro), siguiendo un patón en espiral alrededor de las colonias correspondientes (Figura 2.2e-f) a una velocidad de nado moderada. Una vez obtenidos los videos, estos fueron procesados mediante el software Metashape de Agisoft para generar el modelo 3D. A partir de los fotogramas, los modelos fueron construidos mediante el software Metashape de Agisoft siguiendo un protocolo estándar (Lange and Perry 2020). Finalmente, antes de ser analizados, todos los modelos fueron corregidos (errores o huecos en la malla) y

orientados de forma manual de acuerdo con el eje de crecimiento de los corales (z =eje vertical) utilizando el software de acceso libre Meshmixer.

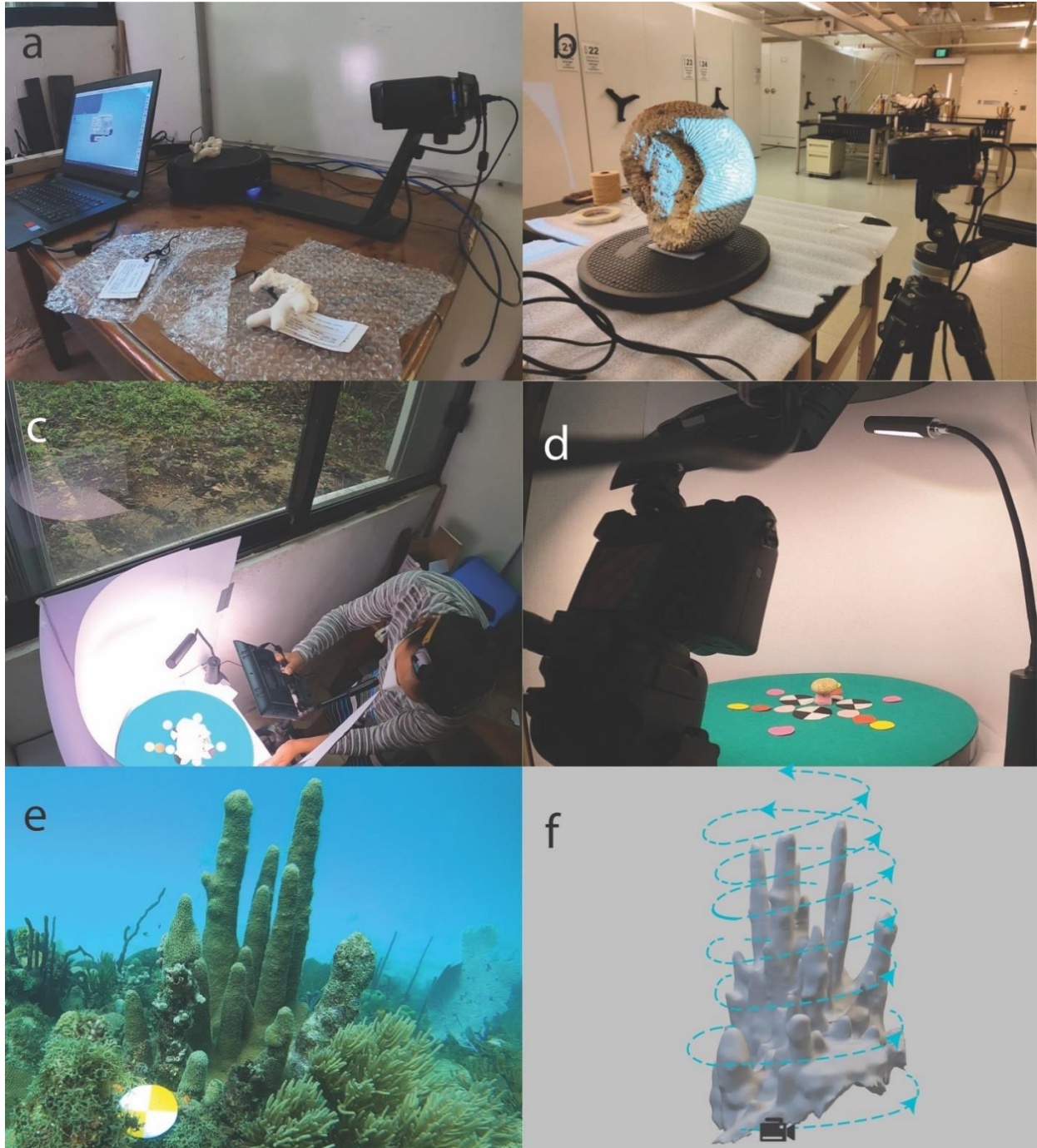


Figura 2. 2 Métodos de digitalización 3D. a) escáner óptico empleado para colonias menores de 15 cm de diámetro. b) configuración empleada para escanear colonias mayores a 15 cm de diámetro. c) Captura de fotografías para reconstruir modelos mediante fotogrametría. d) vista interior del arreglo para fotogrametría. e) ejemplo del empleo de la marca de referencia en colonia de coral. f) patrón de captura de video para la reconstrucción 3D *in situ*.

2.3.2.- Determinación de variables morfofuncionales

A partir de los modelos 3D digitalizados, se determinaron seis variables relacionadas con el tamaño de las colonias, dos variables relacionadas con la función como producción de hábitat y cinco variables que describen atributos morfológicos de las colonias de coral (Tabla 2.1).

El volumen y el área superficial de los modelos fueron determinados con las funciones `vcgArea` y `vcgVolume` del paquete `Rvcg` del lenguaje de programación R (Schlager and Francois 2017). El largo, ancho y la altura de cada colonia se obtuvo mediante la determinación del rango existente entre el mínimo valor y el máximo de los vectores correspondientes a la posición x , y , z de la posición de cada triángulo del modelo. Por su parte, el volumen de la caja envolvente se consiguió por medio de la multiplicación de ancho, largo y la altura de cada modelo. El volumen del refugio se ha descrito como la diferencia entre la forma del coral envolvente y el volumen de la colonia (Urbina-Barreto et al. 2021), así como la relación entre el volumen del mínimo polígono envolvente y el volumen de la colonia (Aston et al. 2022). En este estudio, estimamos el volumen del refugio restando el volumen de coral del volumen de la caja envolvente de la colonia de coral, para incorporar el volumen existente debajo de la colonia, el volumen Inter colonial y el volumen circundante como espacio potencial de hábitat. Estimamos el factor de corrección de tamaño del refugio como una medida de la eficiencia de inversión de volumen, siendo esta la relación entre el volumen del refugio y el volumen de la colonia.

Todos los atributos morfológicos determinados a partir de los modelos describen diferentes características tridimensionales de las colonias de coral; la esfericidad la cual se obtuvo con el área del objeto y se comparó con el área de una esfera del mismo volumen. A su vez, la convexidad se determinó dividiendo el volumen del objeto entre el volumen del polígono convexo envolvente, lo

que describe la distribución del volumen de la colonia en un espacio 3D. El empaquetamiento por su parte se obtuvo dividiendo el área del objeto entre el área del mínimo polígono (Zawada et al. 2019a). Finalmente, para determinar la distribución vertical del área y del volumen del modelo, se determinó el primer momento del área utilizando la sumatoria del área de cada triángulo que formaba la malla 3D multiplicada por la distancia de esta al centroide del modelo, y para el primer momento del volumen, se calculó el volumen formado entre cada triángulo y el centroide del modelo multiplicado por la distancia de cada triángulo al centroide (Zawada et al. 2019a) (Figura 2.3 Tabal 2.1).

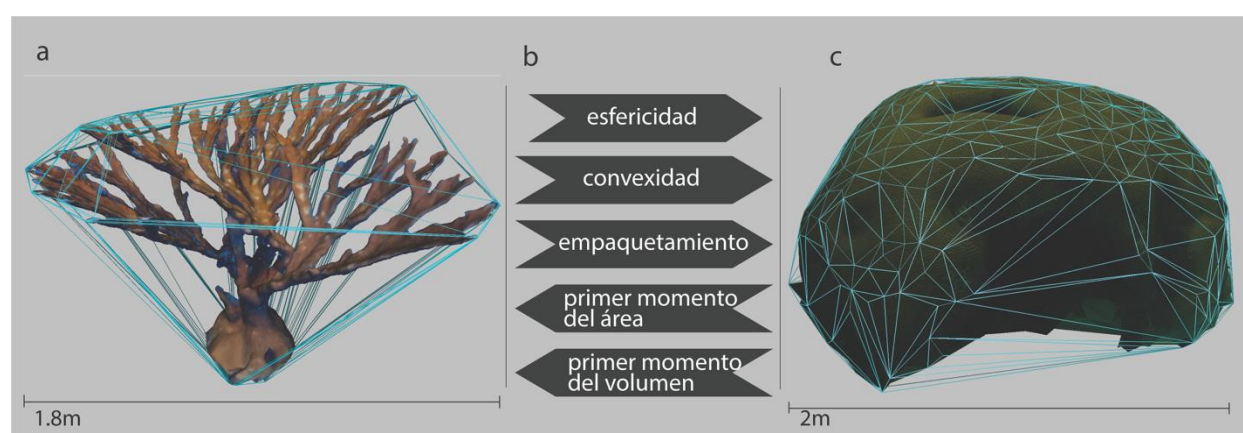


Figura 2. 3 Representación de la diferencia de volumen y área del mínimo polígono envolvente (líneas en azul) entre corales con diferentes morfologías y diámetros máximos similares. a) *Acropora palmata*. b) atributos morfológicos estimados a partir de modelos 3D, la dirección de las flechas indica el aumento en los valores de los atributos morfológicos. c) *Pseudodiploria strigosa*.

Tabla 2. 1 Relación de variables determinadas a partir de modelos 3D de los corales del Caribe (Modificada de Zawada et al. 2019)

Descriptor	Variable	Característica	Fórmula
Tamaño	Volumen ($VCoral$)	Volumen total de la colonia.	
	Área ($ACoral$)	Área superficial total de la colonia.	
	Largo (X)	Largó máximo de la colonia (Diámetro máximo).	
	Ancho (Y)	Ancho máximo de la colonia.	
	Altura (Z)	Altura de la colonia.	

	Volumen de la caja envolvente (V_{Box})	Volumen de la caja envolvente de la colonia.	$V_{Box} = X * Y * Z$
Hábitat	Espacio Inter colonial ($shelter$)	Volumen disponible para proveer hábitat.	$Shelter = V_{Box} - V_{Coral}$
	Shelter size factor (SSF)	Corrección del shelter debido al tamaño de la colonia de coral.	$SSF = Shelter / V_{Coral}$
Compactación del volumen	Esfericidad (S)	Relación entre el área superficial de una esfera del mismo volumen de la colonia y el área de la colonia en cuestión.	$S = \frac{\pi^{\frac{1}{3}}(V_{Coral})^{2/3}}{A_{Coral}}$
	Convexidad (C)	Relación entre el volumen de la colonia (V_{Coral}) y el volumen del mínimo polígono envolvente (V_{Convex}).	$C = V_{Coral} / V_{Convex}$
Complejidad superficial	Empaquetamiento (P)	Relación entre el área superficial de la colonia (A_{Coral}) y el área del mínimo polígono envolvente (A_{Convex}).	$P = A_{Coral} / A_{Convex}$
	Dimensión fractal (FD)	La pendiente del número de cajas de tamaño S que contienen parte del objeto (NS) y el tamaño de las cajas (S).	$FD = \frac{\Delta \log NS}{\Delta \log S}$
Distribución vertical del modelo	Primer momento del área superficial (V_{SA})	Área superficial de la colonia (A_{Coral}) cuando el volumen de la colonia es escalado a 1 multiplicada por la distancia vertical al centroide de la colonia.	$V_{SA} = \int_{H=0}^{Hmax} A_{Coral} * H$
	Primer momento del volumen (V_{VOL})	Volumen de la colonia (V_{Coral}) cuando el volumen de la colonia es escalado a 1 multiplicado por la distancia vertical al centroide de la colonia.	$V_{VOL} = \int_{H=0}^{Hmax} V_{Coral} * H$

2.3.3.- Análisis de datos

Para describir el espacio morfofuncional de las 14 especies de coral del Caribe, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) utilizando los cinco atributos morfológicos determinados. El ACP, es una técnica de ordenación que reduce un conjunto de variables por medio de la creación de nuevas variables hipotéticas que recuperan la variabilidad de las variables originales en el espacio. A estas nuevas variables se le denominan componentes principales y describen la mejor proyección de un conjunto de datos (Palacio et al. 2020).

La convexidad ha sido descrita como el atributo morfológico que puede capturar la mayor parte de la variación morfológica del coral (Zawada et al., 2019), debido a su capacidad para inferir la distribución de los atributos estructurales del coral considerando todas las dimensiones, por lo que puede describir correctamente las modificaciones en la forma del coral. Usamos el complemento de convexidad (1-convexidad) para describir los cambios en la complejidad estructural debido al tamaño del coral mediante la implementación de modelos no lineales entre el diámetro máximo de la colonia y la 1-convexidad. Para determinar la variabilidad intra e interespecífica de los corales para brindar refugio y la eficiencia para construir estructuras 3D, llevamos a cabo una serie de modelos no lineales entre el diámetro del coral y el volumen del refugio, el factor de tamaño del refugio (volumen del refugio/volumen de la colonia) y el peso de la colonia.

2.4.- Resultados

2.4.1.- Morfología y variación de tamaño

Obtuvimos 398 modelos 3D de 14 especies de coral clasificadas en cinco formas de crecimiento: ramificado, columnar, digitiforme, incrustante y masivo (Tabla 2.2). Los modelos comprendían una amplia gama de formas, desde morfologías simples (alta esfericidad, convexidad y empaquetamiento) representadas por corales masivos como *Diploria labyrinthiformis*, *Pseudodiploria strigosa* y *Stephanocoenia intersepta*, hasta morfologías más complejas (baja esfericidad, convexidad y empaquetamiento) presentado por morfologías ramificadas, digitiformes, columnares y ramificadas como *Acropora palmata*, *A. cervicornis*, *Porites furcata* y *Dendrogyra cylindrus*. Los modelos de coral 3D oscilaron entre 2.2 y 316.8 cm (Tabla 2.2).

Tabla 2. 2 Forma de crecimiento de las especies de coral y tamaño de la colonia (diámetro promedio con mínimo y máximo entre paréntesis) empleados para determinar el tamaño y los atributos morfológicos.

Especies	Forma de crecimiento	Número de modelos	Tamaño de la colonia
<i>Acropora cervicornis</i>	ramificado	26	14.0 (7.4-24.1)
<i>Acropora palmata</i>	ramificado	31	27.9 (4.6-181.8)
<i>Dendrogyra cylindrus</i>	columnar	35	53.5 (2.2-258)
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	masivo	49	18.2 (4.6-50.4)
<i>Montastraea cavernosa</i>	masivo	23	21.4 (5.7-50.3)
<i>Orbicella annularis</i>	masivo	38	28.2 (4.5-181.8)
<i>Orbicella faveolata</i>	masivo	20	102.1 (7.8-316.8)
<i>Porites astreoides</i>	masivo	22	11.8 (4.5-44.4)
<i>Porites furcata</i>	masivo	15	10.1 (4.6-18.7)
<i>Pseudodiploria clivosa</i>	masivo	20	11.6 (4.6-37.2)
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	masivo	50	24.9 (6.6-242.2)
<i>Siderastrea siderea</i>	masivo	32	20.1 (132.7-5.1)
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	masivo	15	10.5 (17.8-2.8)
<i>Agaricia agaricites</i>	incrustante	22	9.4 (19.7-3.7)

2.4.2.- Espacio morfo funcional de los corales del Caribe

Los dos primeros componentes del ACP describieron el 89.89 % de la variación morfológica de los corales más comunes estudiados de la región Caribe (Figura 2.4). El primer componente principal (PC1) capturó la mayor variación (71.88 %), siendo el primer momento del área superficial y la convexidad los atributos que mayor contribución tuvieron. Por su parte, la esfericidad y el empaquetamiento fueron los dos atributos más importantes para el segundo componente (PC2, 17.84 %).

Todos los corales masivos como *Montastraea cavernosa*, *Siderastrea siderea* y *Stephanocoenia intersepta* presentaron morfologías con altos valores de convexidad, esfericidad y empaquetamiento. Todas las especies de corales masivas con morfologías relativamente simples presentaron un espacio morfofuncional reducido y muy superpuesto; de estas especies, las que presentaron morfologías más esféricas y empaquetadas como *D. labyrinthiformis* y *P. strigosa*, presentaron mayor dispersión a lo largo del eje vertical.

A medida que las morfologías de los corales se vuelven más complejas (menos convexas, esféricas y empaquetadas), la distribución de su espacio morfofuncional se aleja de las formas masivas. El coral incrustante *Agaricia agaricites* mostró la mayor superposición con especies de coral masivas. Mientras que las especies de corales columnares, digitiformes y ramificados (*D. cylindrus*, *P. furcata*, *A. palmata* y *A. cervicornis*) tienden a separarse de forma particular de las morfologías masivas. *Acropora palmata* presentó la variación morfológica más extensa superponiendo todas las morfologías coralinas, mientras que *A. cervicornis* fue la única especie sin superposición con las morfologías masivas.

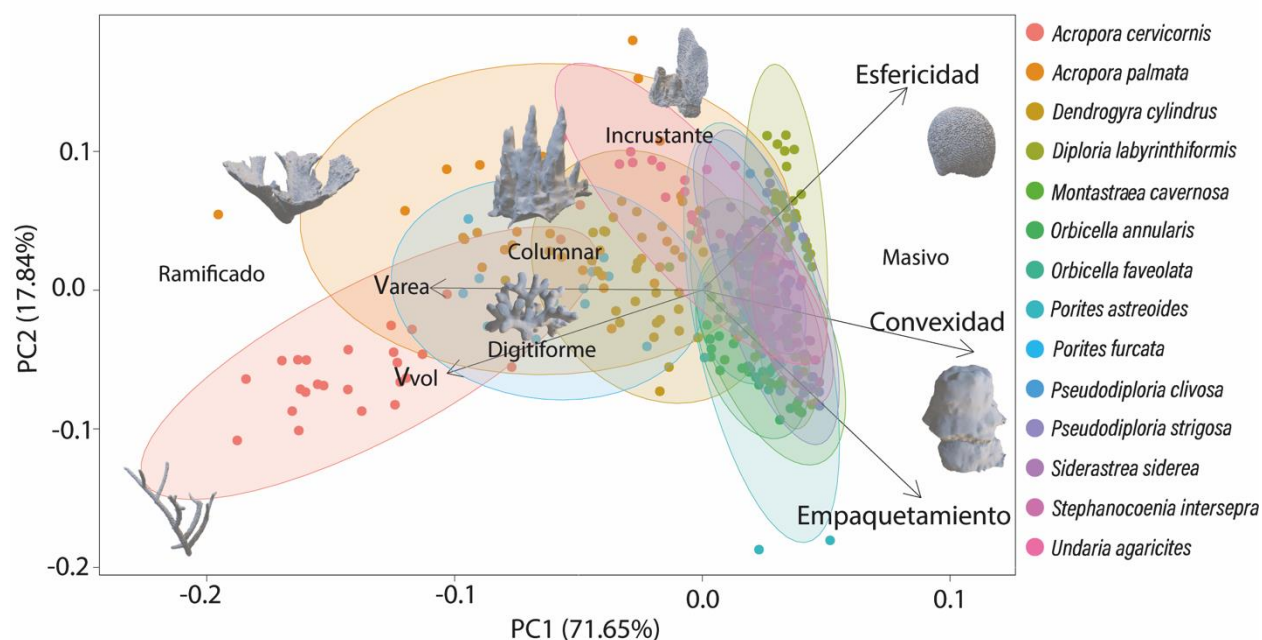


Figura 2. 4 Espacio morfofuncional de los corales del Caribe según lo determinado por el Análisis de Componentes Principales. Varea = primer momento del área superficial, Vvol = primer momento del volumen.

2.4.3.- Variación de la complejidad debida al tamaño

Empleamos el complemento de convexidad (1-convexidad) para describir la variación inter e intraespecífica de la complejidad estructural de las colonias de coral y su relación con el tamaño del coral. Para las especies de corales con morfologías columnares, digitiformes y ramificadas, la complejidad estructural aumentó en función del tamaño de la colonia de coral (Figura 2.5a); modelos logarítmicos describieron la relación con una varianza explicada relativamente alta ($R^2 > 0.6$; Tabla 2.3). A los mismos diámetros, se estimaron valores más altos de complejidad para *A. cervicornis*, seguido de *P. furcata*, *A. palmata* y *D. cylindrus*. No fue posible obtener modelos predictivos robustos para *A. cervicornis* y *P. furcata* debido a la ausencia de colonias de tamaños mayores a 24 cm de diámetro. Para las especies masivas, así como para *A. agaricites*, la complejidad estructural resultó poco relacionada con el tamaño del coral (Figura 2.5a, Tabla 2.3). Los valores más bajos

corresponden a colonias de coral con morfologías altamente esféricas, como las observadas en *P. strigosa*.

2.4.4.- Recursos invertidos en la generación de hábitat

Independientemente de la morfología del coral, el volumen del refugio aumentó en función del tamaño, esta relación fue descrita por una función potencial con una varianza explicada alta ($R^2 > 0.8$) (Figura 2.5b, Tabla 2.3). *Acropora palmata* presentó el volumen de refugio más alto en función del diámetro de la colonia, seguido de *A. cervicornis* y *D. cylindrus*. Respecto al factor de corrección por tamaño de colonia, este resultado correlacionado con el diámetro de la colonia para corales ramificados, digitiformes y columnares (Pearson, $P < 0.05$, $R = 0.57-0.92$). Adicionalmente, se encontraron diferencias entre las especies de coral: *A. cervicornis* produce el refugio más grande con volúmenes pequeños, seguido de *P. furcata*, *A. palmata* y colonias de *D. cylindrus*. Por el contrario, una falta de correlación entre el factor de corrección por tamaño de colonia y el diámetro del coral para los corales masivos (Pearson, $P > 0.05$), siendo *O. faveolata* la excepción, no obstante, la relación fue relativamente débil (Pearson, $P < 0.05$, $R = 0.46$).

Se demostró que, la acumulación de CaCO_3 aumenta en función del diámetro de la colonia, esta relación se describió mediante un modelo potencial con una varianza explicada relativamente alta ($R^2 > 0.7$) (Figura 2.5d, Tabla 2.3). Para el mismo diámetro de colonia, los corales masivos presentaron valores de CaCO_3 más altos que *A. palmata*, *A. cervicornis* y *P. furcata*. De acuerdo con los modelos estimados, con 1 m de diámetro, las colonias de *A. palmata* son capaces de crear 5.4 veces más refugio que *D. cylindrus*, 216 más que *P. strigosa* y 500 veces más que *M. cavernosa*.

(Figura 2.e, Tabla 2.3). Así mismo, *P. strigosa* s19.92 veces más CaCO_3 que una colonia de *A. palmata* del mismo tamaño (Figura 2.5f,-Tabla 2.4).

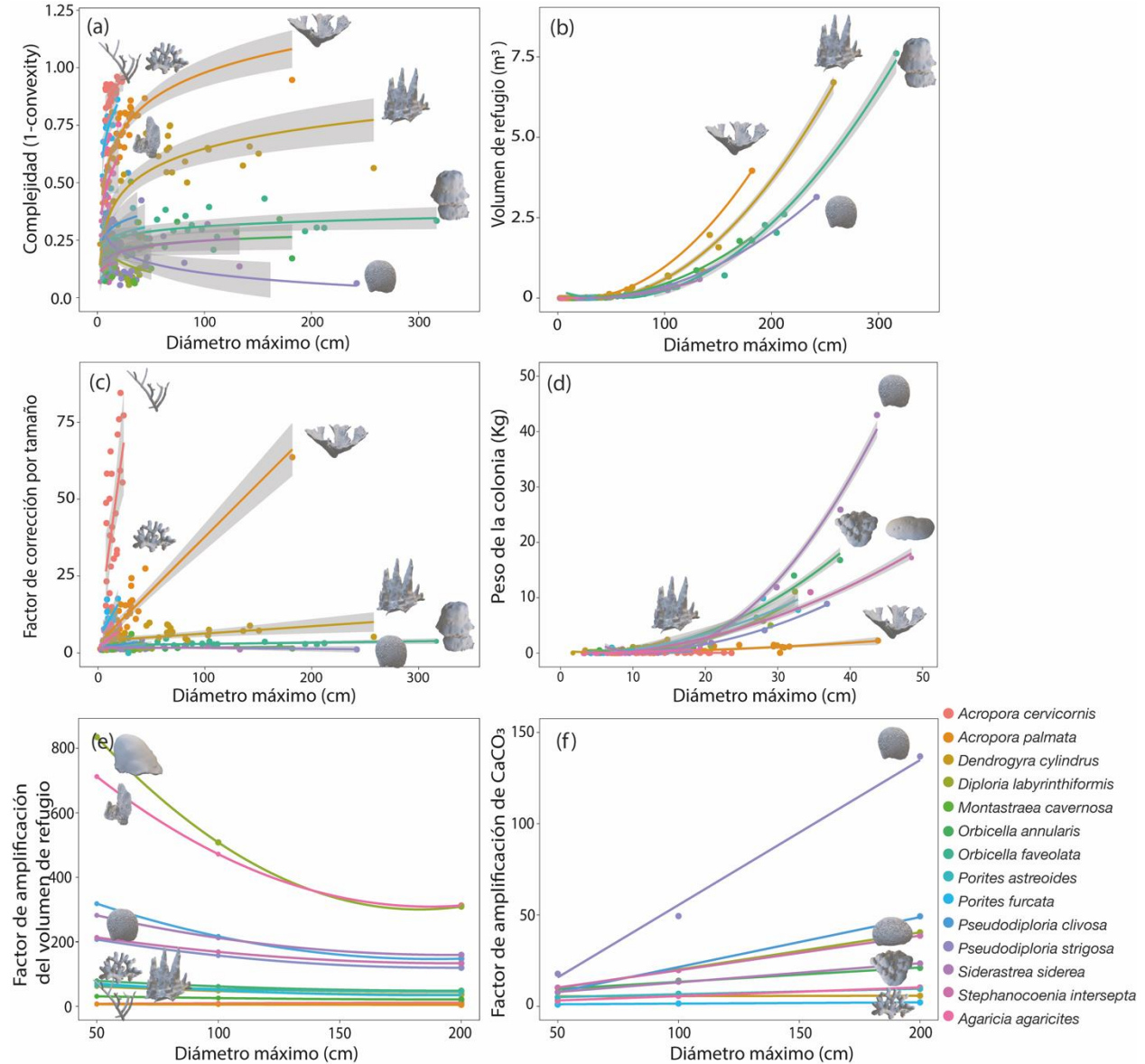


Figura 2. 5 a) Complejidad estructural en función del tamaño de la colonia. b) Variación en la capacidad de refugio debido al aumento en el tamaño de las colonias de coral. c) Capacidad de refugio como medida de la importancia del volumen de la colonia en la creación de hábitat. d) Relación entre el tamaño y el peso de la colonia (como indicador de la acumulación de CaCO_3). La banda de color gris representa los intervalos de confianza (95%). e) Factor de amplificación del volumen de refugio, calculado como la relación entre el refugio estimado para *A. palmata* (coral con el mayor volumen de refugio por diámetro de colonia) y los valores estimados para otras 13 especies de coral. f) Factor de amplificación de CaCO_3 determinado como la relación entre el CaCO_3 estimado para *A. palmata* y los valores estimados para otras 13 especies de coral. Los modelos predictivos de CaCO_3 no fueron posibles para *A. cervicornis*, *M. cavernosa* y *O. faveolata* debido al bajo tamaño de la muestra (Tabla 2.4).

Tabla 2. 3 Modelos predictivos de complejidad, volumen de refugio y CaCO₃. *= ausencia de correlación.

Especie de coral	Forma de crecimiento	N. de modelos	Complejidad	Volumen de refugio	Peso (CaCO ₃)
<i>Acropora cervicornis</i>	Ramificado	28(26)	$y = 0.1524\ln(x) + 0.4976$ $R^2 = 0.7128$	$y = 4.0643x^{2.244}$ $R^2 = 0.8132$	*
<i>Acropora palmata</i>	Tabular	31(20)	$y = 0.1726\ln(x) + 0.1833$ $R^2 = 0.76$	$y = 5.1535x^{2.5177}$ $R^2 = 0.99$	$y = 2.4726x^{1.7685}$ $R^2 = 0.83$
<i>Dendrogyra cylindrus</i>	Columnar	35(11)	$y = 0.1319\ln(x) + 0.0404$ $R^2 = 0.60$	$y = 1.6379x^{2.7514}$ $R^2 = 0.98$	$y = 11.532x^{1.8068}$ $R^2 = 0.79$
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	Submasivo	69(37)	*	$y = 0.4517x^{2.8921}$ $R^2 = 0.9479$	$y = 0.4751x^{2.7756}$ $R^2 = 0.925$
<i>Montastraea cavernosa</i>	Submasivo	23(11)	*	$y = 0.1882x^{3.2341}$ $R^2 = 0.8597$	*
<i>Orbicella annularis</i>	Masivo	38(26)	*	$y = 0.8681x^{2.7964}$ $R^2 = 0.9903$	$y = 2.2882x^{2.3554}$ $R^2 = 0.9775$
<i>Orbicella faveolata</i>	Masivo	20(1)	*	$y = 0.5646x^{2.8757}$ $R^2 = 0.9941$	* *
<i>Porites astreoides</i>	Submasivo	22(19)	*	$y = 0.7069x^{2.7573}$ $R^2 = 0.8255$	$y = 3.4312x^{1.9429}$ $R^2 = 0.7055$
<i>Porites furcata</i>	Digitiforme	16(15)	$y = 0.2596\ln(x) + 0.1358$ $R^2 = 0.774$	$y = 0.4881x^{3.0409}$ $R^2 = 0.96$	$y = 0.3938x^{2.2566}$ $R^2 = 0.96$
<i>Agaricia agaricites</i>	Laminar	22(21)	*	$y = 0.2163x^{3.1118}$ $R^2 = 0.9078$	$y = 0.2805x^{2.617}$ $R^2 = 0.6342$
<i>Pseudodiploria clivosa</i>	Submasivo	20(20)	*	$y = 0.2901x^{3.0714}$ $R^2 = 0.9301$	$y = 0.1317x^{3.0549}$ $R^2 = 0.9982$
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	Submasivo	51(20)	*	$y = 0.3886x^{2.9138}$ $R^2 = 1$	$y = 0.1317x^{3.0549}$ $R^2 = 0.99$
<i>Siderastrea siderea</i>	Submasivo	26(26)	*	$y = 0.2153x^{3.2003}$ $R^2 = 0.9347$	$y = 0.3382x^{3.0878}$ $R^2 = 0.7906$
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	Submasivo	15(11)	*	$y = 0.4074x^{2.8576}$ $R^2 = 0.8654$	$y = 0.6542x^{2.6723}$ $R^2 = 0.878$

Tabla 2. 4 Factores de amplificación del volumen de refugio y CaCO₃.

Especie	Forma de crecimiento	Volumen de refugio				CaCO ₃			
		25 cm	50 cm	100 cm	200 cm	25 cm	50 cm	100 cm	200 cm
<i>Acropora cervicornis</i>	Arborecente	6.44	7.78	9.412	11.37	*	*	*	*
<i>Acropora palmata</i>	Tubular	1	1	1	1	3.75	9.47	23.90	60.28
<i>Dendrogyra cylindrus</i>	Columnar	7.52	6.4	5.44	4.62	0.67	1.60	3.814	9.06
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	Submasivo	79.89	61.47	47.3	36.39	0.7	0.88	1.06	1.29
<i>Montastrea cavernosa</i>	Submasivo	1371.91	834.96	508.17	309.28	*	*	*	*
<i>Orbicella annularis</i>	Masivo	37.58	30.98	25.54	21.05	0.58	0.94	1.53	2.49
<i>Orbicella faveolata</i>	Masivo	101.46	79.16	61.77	48.19	*	*	*	*
<i>Porites astreoides</i>	Submasivo	74.69	63.26	53.58	45.38	0.74	1.125	1.69	2.53
<i>Porites furcata</i>	digitiforme	102.01	70.98	49.39	34.36	4.65	8.09	14.07	24.47
<i>Pseudodiploria clivosa</i>	Submasivo	467.25	318.32	216.86	147.74	1	1	1	1
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	Submasivo	272.42	207.01	157.31	119.54	1.06	1.06	1.06	1.06
<i>Siderastrea siderea</i>	Submasivo	375.3	282.16	212.14	159.49	0.80	1.13	1.59	2.23
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	Submasivo	270.46	213.68	168.83	133.39	0.68	0.86	1.08	1.35
<i>Agaricia agaricites</i>	Laminar	1075.26	712.316	471.87	312.6	2.04	2.77	3.75	5.09

2.5.- Discusión

La funcionalidad arrecifal se encuentra determinada por la composición y la abundancia de corales, así como por la capacidad de construir estructuras complejas (González-Barrios and Álvarez-Filip 2018; McWilliam et al. 2018). Esta complejidad estructural se encuentra a su vez determinada por amplias variaciones morfológicas intra e interespecíficas presentadas por el ensamblaje particular de corales. Esta variación es principalmente recuperada por la convexidad, capturando un gradiente de formas que van de las más ramificadas a las más esféricas y compactas (Zawada et al. 2019a).

De acuerdo con nuestros resultados, las especies de coral con altos valores de convexidad presentaron espacios reducidos con poca variación morfológica intraespecífica (espacios morfofuncionales traslapados) (Figura 2. 4). Este grupo corresponde a corales con morfologías masivas con gran esfericidad como el presentado por *D. labyrinthiformis*, o empaquetamiento para *P. astreoides*. El traslape presentado por los espacios morfofuncionales de estos corales, sugiere que

comparten atributos morfológicos similares a lo largo de su crecimiento (de acuerdo con la existencia de corales con distintos tamaños), sugiriendo una alta redundancia morfofuncional. Por otra parte, un número reducido de especies presentan espacios morfofuncionales amplios y con poco traslape con el resto de las especies tales como corales con morfologías columnares (*D. cylindrus*), digitiformes (*P. furcata*) y ramificadas (*A. palmata* y *A. cervicornis*), sugiriendo una baja redundancia morfofuncional. Este último grupo no solo es capaz de construir estructuras estructuralmente complejas, sino que además presentan una relación entre esta y el tamaño de la colonia (Figura 2.5a).

La variación en la complejidad estructural a lo largo de PC1 (Figura 2.4) presentada por corales con morfologías columnares, digitiformes y ramificadas, sugiere que la funcionalidad física de estas especies tales como la capacidad de proveer refugio y la protección costera (Harris et al. 2018; Urbina-Barreto et al. 2021), se encuentran determinada por el tamaño de las colonias por lo tanto por el crecimiento coralino. En este sentido, la dinámica poblacional de cada una de las especies regulará la funcionalidad estructural. Las variaciones en la complejidad debidas al tamaño de las colonias de este grupo poseen a su vez una variación intraespecífica (Figura 2.5a); incrementos en la complejidad debido al diámetro de la colonia resultaron mayores para *P. furcata* seguidos de *A. palmata*, *A. cervicornis* y *D. cylindrus*. No obstante, *A. palmata* y *A. cervicornis*, mismas que han sido descritas como las especies con las más altas tasas de crecimiento en el Caribe (Pratchett et al. 2015), llegan a formar los espacios inter coloniales más grandes (particularmente *A. palmata*) (González-Barrios and Álvarez-Filip 2018), por lo que la funcionalidad de las colonias de coral se encuentra determinada por el tamaño de las colonias alcanzado por cada una de las especies.

Corales del género *Porites*, incluidas las especies con morfologías digitiformes, han sido referidas como especies oportunistas y con poca relevancia funcional (Darling et al. 2012; Bozec et al. 2015) debido a que no juegan un papel importante en la creación arrecifal o en la protección

costera. De acuerdo con nuestros resultados, las colonias de *P. furcata* puede llegar a presentar altos valores de complejidad estructural, así como los incrementos en complejidad más altos en relación con el tamaño de la colonia, lo que sugiere que el papel de cada especie de coral debería reevaluarse, en términos funcionales, especialmente ante los recientes cambios en el ensamblaje de la comunidad de corales en el Caribe (Álvarez-Filip et al. 2013).

Cambios en el tamaño de las colonias no resultaron relacionados con cambios en la complejidad estructural para corales con morfologías masivas por lo que, a nivel colonial, la funcionalidad de estas no necesariamente depende del nivel de complejidad. Adicionalmente, a nivel comunitario, la morfología de estas especies contribuye significativamente a la complejidad estructural arrecifal, por lo que la diversidad y la distribución física de las colonias en el espacio, así como la variación en los tamaños, definirán la funcionalidad arrecifal (Zawada et al. 2019a, 2019b).

El tamaño que puede alcanzar una colonia y el tiempo en el que lo hace depende del crecimiento; en corales este proceso implica la precipitación de CaCO_3 lo que resulta esencial para la formación de arrecifes, así como para la creación de diversos hábitats (Perry and Álvarez - Filip 2018). Diferencias en la acumulación de CaCO_3 resultaron evidentes entre las especies de coral indicando que, para colonias con diámetro similar, *A. palmata* y *A. cervicornis* no solo son capaces de general más volumen de refugio en relación con colonias con morfologías más simples, sino que además generan este refugio invirtiendo menos cantidades de CaCO_3 , por lo tanto, de forma más eficiente. La habilidad de crear refugio no depende solo del grado de complejidad de las colonias, sino que también depende del crecimiento coralino y de la eficiencia en la que invierten el CaCO_3 depositado para formar estructuras complejas. En este sentido, características específicas del refugio provisto por los corales puede variar de forma inter e intraespecífica, produciendo variaciones en la calidad de refugio (Urbina-Barreto et al. 2021).

Los atributos morfológicos de los corales ramificados, tales como el tamaño, el número y la posición de las ramas en el espacio 3D (incluida la distancia entre las ramas), genera asociaciones específicas con otros organismos, es decir con la forma, tamaño y biomasa de los organismos asociados (Stella et al. 2010; Agudo-Adriani et al. 2019). En este sentido, se ha demostrado una asociación entre peces con cuerpos pequeños y colonias de coral con espacios ramificados estrechos (Noonan et al. 2012), mientras que los peces de cuerpo grande pueden asociarse con morfotipos más tabulares similares al presentado por *A. palmata* (Kerry and Bellwood 2012).

Para corales masivos independientemente del tamaño del coral, se determinó una complejidad estructural relativamente baja (alta convexidad, esfericidad y empaquetamiento), sugiriendo que estas especies producen menos volumen de refugio por unidad de tamaño. Estas morfologías pueden resultar relevantes para la comunidad críptica de vertebrados e invertebrados (Roff et al., 2020; Whittey et al., 2021). Adicionalmente, el volumen del refugio aumenta con el tamaño de la colonia (independientemente de la morfología), por lo tanto, se espera que el volumen del refugio de estas especies influya en la diversidad, abundancia y presencia de organismos de gran tamaño a escalas mayores como las arrecifales (Sloan 1982; Harborne et al. 2011), pero, además, a escalas geomorfológica y evolutivas como lo sugieren las grandes tendencias biogeográficas (Veron 1996).



Figura 2. 6 Generación de refugios específicos relacionados con la talla y la forma de las colonias de coral. a) *Acropora cervicornis* b) *Porites porites* c) *Acropora palmata* d) *Dendrogyra cylindrus* e) *Orbicella annularis* (créditos fotográficos a, d: Michael Del Rosario. b: Kevin Novelo. c, e, f: Guendulain).

Debido a la particularidad de la calidad del refugio, se esperarían mayores propiedades funcionales estructurales y ecológicas de los arrecifes de coral compuestos por especies morfológicamente complejas y grandes. A nivel de comunidad, el espacio morfofuncional grande resulta de una composición diversa de especies de coral y una amplia variación de tamaños, mientras que la dominancia puede resultar en espacios reducidos (Richardson et al. 2017b). Estudios recientes sugieren, que espacios funcionales limitados resultan de una comunidad coralina dominada por corales oportunistas, relativamente poco complejos, mientras que la presencia y abundancia de corales estructuralmente complejos y con altas tasas de crecimiento promovería balances de carbonato positivos (Perry and Álvarez - Filip 2018). Por lo tanto, la pérdida de estos corales clave reduciría sustancialmente la funcionalidad del arrecife, no solo por la ausencia de complejidad estructural sino por la capacidad de mantener la creación positiva de arrecifes.

En tiempos recientes, dos grandes enfermedades de coral han impactado en la región del Caribe; la enfermedad de la banda blanca en la década de 1970 que causó una dramática pérdida de corales del género *Acropora* (Aronson and Precht 2001), y de forma más reciente la enfermedad de pérdida rápida de tejido (SCTLD, por sus siglas en inglés), cuyos primeros signos aparecieron en Florida en el 2014, desde entonces se ha dispersado de forma rápida en toda la región, afectando a más de 20 especies, especialmente a especies de la familia *Meandrinadae* tal como *D. cylindrus* (Alvarez-Filip et al. 2022). Nuestros resultados sugieren que la enfermedad de la banda blanca que solo afectó al género *Acropora* (Aronson and Precht 2001), resultó en un impacto negativo más significativo en la funcionalidad física del arrecife debido a la reducción de la cobertura (hasta un 70%) de las poblaciones de *A. palmata* y *A. cervicornis*.

Después del surgimiento de la enfermedad de la banda blanca, los ensambles de coral pasaron de ser dominados por corales del género *Acropora*, a especies de corales con morfologías masivas

(Pandolfi and Jackson 2006), formando espacios morfofuncionales reducidos dominados por morfologías con alta convexidad, esfericidad y empaquetamiento. Nuestros resultados sugieren que la pérdida de poblaciones de *A. palmata* y *A. cervicornis* debido a la enfermedad de la banda blanca causó una pérdida significativa en el volumen del refugio, cambiando el funcionamiento del arrecife de acuerdo con el nuevo ensamblaje de corales dominado por corales con morfologías masivas (Jackson et al. 2014; Estrada-Saldívar et al. 2019).

Sumado a esto, las pérdidas de coral causadas por el brote de SCTLD han contribuido negativamente con una reducción acelerada de la complejidad estructural al afectar a corales con morfologías columnares y masivas, comprometiendo la funcionalidad física del arrecife (Álvarez-Filip et al. 2022) reduciendo aún más el refugio disponible. Las repercusiones funcionales podrían, incluso, resultar mayores que las presentadas por Álvarez-Filip et al. (2022) debido a la drástica reducción no solo del volumen de los refugios, sino también de su diversidad y calidad (Figura 2.7).

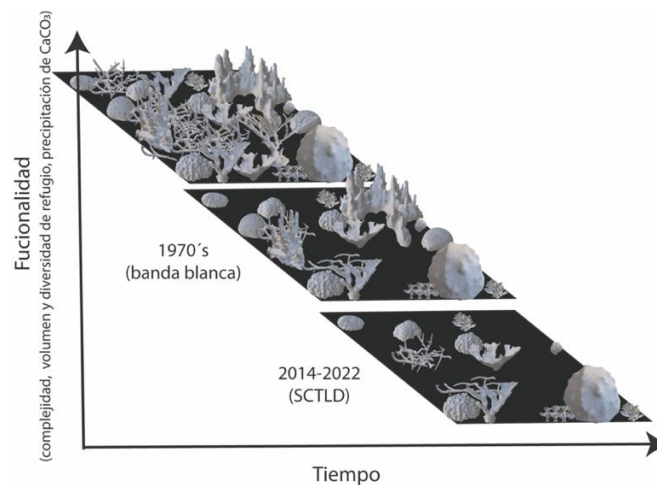


Figura 2. 7 Representación esquemática de las repercusiones en la funcionalidad física debido a la reducción de corales con funciones clave.

Los resultados presentados aquí brindan información importante sobre los atributos morfológicos y funcionales de los corales, adicionalmente presentan una aproximación fácil y práctica para estimar la complejidad estructural, el volumen del refugio y la acumulación de CaCO_3 para las especies de coral más comunes en el Caribe. Estos índices se pueden utilizar para determinar la importancia funcional de las comunidades y los individuos coralinos y realizar un seguimiento de los cambios actuales y futuros debidos a modificaciones en la composición de las comunidades coralinas.

2.6.- Conclusión

La presencia de corales condiciona la prevalencia del sistema arrecifal, no obstante, debido a la alta diversidad morfológica que presenta este grupo la combinación particular que forma el ensamblaje de corales determinará el grado de funcionalidad del arrecife. Es decir, si bien arrecifes dominados por corales con formas complejas promueven la existencia de diversidad y biomasa de organismos arrecifales, la particularidad de cada una de las formas de los corales incrementa la cantidad de micro refugios.

Encontramos dos fuentes de variación que determina la morfología de los corales; una relacionada a la diversidad de especies, pudiendo encontrar corales con formas muy complejas (*A. cervicornis*) y corales con formas relativamente poco complejas (*M. cavernosa*). La segunda fuente de variación es debida a cambios especie específicos que ocurren en las colonias de coral a lo largo de su crecimiento.

Capítulo 3.- Efecto de la restauración de corales en la recuperación de la funcionalidad física de los arrecifes¹

3.1.- Resumen

Ante la degradación arrecifal, la restauración de corales se ha convertido en una práctica común a nivel mundial. A pesar de que la mejora de la funcionalidad arrecifal es uno de los principales objetivos de las intervenciones, la falta información de atributos relacionados con la recuperación de esta ha sido evidente. En este sentido, en el presente capítulo se empleó una nueva aproximación que combina la demografía de las poblaciones de coral, así como propiedades morfofuncionales de las colonias trasplantadas para determinar la ganancia de las propiedades físicas y funcionales en sitios de restauración. Del 2017 al 2021, anualmente se determinó la talla (diámetro máximo) de *A. palmata* empleando transectos aleatorios en banda (2 x 10 m) en de nueve sitios de restauración a lo largo del Caribe mexicano. A partir del diámetro máximo, se determinó la variación en la frecuencia de tallas de los trasplantes en los sitios intervenidos a lo largo del tiempo, adicionalmente empleando modelos predictivos, se estimaron tres atributos morfofuncionales de las colonias trasplantadas (complejidad estructural 3D, el volumen de refugio y la cantidad de carbonato de calcio), estos atributos fueron comparados con los presentados por la mejor población de *A. palmata* del arrecife mesoamericano mediante un análisis de componentes principales. Nuestros resultados sugieren que la recuperación en los sitios de restauración de *A. palmata*, experimenta cambios positivos y retrocesos a lo largo del tiempo, estos cambios se encuentran determinados por a) el tamaño de la población (numero de colonias trasplantadas), b) la talla de las colonias y c) la capacidad de las poblaciones de alcanzar un equilibrio dinámico. Los resultados aquí presentados ayudan a mejorar el entendimiento de los patrones de recuperación debidos a las intervenciones de restauración. Finalmente, presentamos una aproximación práctica para medir la recuperación de atributos físicos y funcionales en sitios de restauración, la cual puede ser empleada para otras especies o para escenarios de recuperación o degradación natural.

¹El artículo de este capítulo se encuentra en preparación para ser sometido en Restoration Ecology.

3.2 Introducción

Por millones de años, los corales dominaron los ambientes tropicales someros y oligotróficos, formando largas extensiones de carbonato de calcio (Veron 1996). No obstante, durante el Antropoceno los arrecifes de coral han estado sujetos a múltiples presiones tanto locales como globales (Eddy et al. 2021). La mala calidad del agua, el surgimiento de enfermedades (Miller et al. 2006; Weil and Rogers 2011; Álvarez-Filip et al. 2022) , y el incremento en frecuencia e intensidad de eventos de blanqueamiento (Hoegh-Guldberg 1999; Wismer et al. 2019), han conducido a importantes reducciones en las coberturas coralinas, comprometiendo la funcionalidad arrecifal (Estrada-Saldívar et al. 2019), así como la capacidad de mantener balances positivos de carbonato, es decir, la capacidad de construir arrecifes (Perry and Álvarez - Filip 2018).

La baja tasa de recuperación natural de los ecosistemas arrecifales ha orillado a la adopción de técnicas de restauración como un mecanismo para compensar las pérdidas (Jaap 2000; Boström-Einarsson et al. 2020). De acuerdo con la Sociedad Internacional para la Restauración Ecológica (SER por sus siglas en inglés), la restauración es definida como el proceso de asistir a la recuperación de algún ecosistema que ha sido degradado o destruido. En un sentido amplio, se refiere a cualquier acción encaminada a la reproducción y/o siembra de corales en arrecifes con el fin de promover la recuperación de las poblaciones dañadas (Hein et al. 2021). Esta reproducción de corales se puede realizar de modo asexual vía fragmentación o de modo sexual por medio de combinación asistida de gametos, siendo la primera la practica la más común (Boström-Einarsson et al. 2020).

Debido al panorama ambiental actual, la restauración de corales se encuentra en la agenda política internacional; pese a esto, los alcances de esta aún son discutibles, especialmente por la ambivalencia entre el éxito y el fracaso de los programas de restauración (Hughes et al. 2023), así

como por la falta de un marco lógico que permita entender el efecto de las intervenciones en términos de la recuperación de procesos ecológicos, incorporando atributos relacionados con la funcionalidad arrecifal (Hein et al. 2017; Higgs et al. 2018; Hughes et al. 2023).

En los sistemas arrecifales, la funcionalidad depende en gran medida de la cobertura de corales, las tasas de calcificación y de la complejidad estructural de las colonias (González-Barrios and Álvarez-Filip 2018). Por otra parte, estudiar la dinámica poblacional de las especies de coral, en especial las que se encuentran en peligro crítico, es importante para entender procesos de recuperación, extinción o establecer mejores planes de manejo o intervención (Vardi et al. 2012). No obstante, la mayoría de los reportes de éxito de los trabajos de restauración, solo se enfocan en el número de trasplantes, el crecimiento y la supervivencia de estos (Hein et al. 2017; Bayraktarov et al. 2019; Hughes et al. 2023). Esta información resulta útil para comprender aspectos relacionados con la técnica empleada, sin embargo, ofrece una visión parcial del efecto de la intervención realizada en términos de la recuperación de la funcionalidad, en especial si estas evaluaciones se conducen por periodos de tiempo cortos, por lo que incluir atributos morfofuncionales y de dinámica de la poblacional como herramientas para explicar la recuperación, podría ayudar a realizar una mejor evaluación de los proyectos de restauración.

En la región del Caribe, una de las especies clave es *Acropora palmata*, esta posee altas tasas de crecimiento y una elevada complejidad estructural (González-Barrios and Álvarez-Filip 2018), adicionalmente, es extremadamente eficiente en la producción de refugio para otras especies, invirtiendo la menor cantidad de volumen de colonia y de CaCO_3 (Guendulain-García et al. En revisión).

Actualmente las poblaciones de *A. palmata* se encuentran severamente afectadas en toda la región del Caribe, con declives poblacionales superiores al 80% (Jackson et al. 2001, 2014), lo que en conjunto con sus altas tasas de crecimiento y fácil fragmentación, ha provocado que sea una de las principales especies empleadas en proyectos de restauración (Boström-Einarsson et al. 2020).

En el presente capítulo proponemos una nueva aproximación para la determinación de los patrones de recuperación de las propiedades físicas y funcionales de poblaciones restauradas empleando como modelo nueve sitios de restauración de *A. palmata* en el Caribe mexicano. En esta aproximación combinamos la demografía poblacional durante cuatro años (del 2017 al 2021), así como aspectos morfofuncionales de colonias trasplantadas de *A. palmata* para determinar la ganancia de propiedades físicas y funcionales en sitios de restauración.

3.3.- *Material y métodos*

3.3.1.- *Área de estudio*

Con base en información otorgada por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, fueron seleccionados nueve sitios de restauración de *A. palmata* entre Xcalak al sur del Caribe mexicano hasta Puerto Morelos localizado al norte (Figura3.1a). En estos sitios se ha llevado a cabo el mismo esquema de intervención, el cual consiste en la poda de colonias adultas o recolecta de fragmentos de “oportunidad”, para una posterior estabilización de estos fragmentos en viveros de coral (*coral nurseries* en inglés), y el trasplante de los fragmentos en sitios degradados empleando bases de cemento semi esféricas (Figura3.1b), lo que facilita la identificación de los fragmentos y colonias trasplantadas. Sin embargo, no fue posible obtener información respecto al tiempo de inicio o a los esfuerzos de intervención en los distintos sitios. En la región, los programas de restauración se han

concentrado en cinco regiones: Cancún, Puerto Morelos, Punta Herrero, Punta Allen y Xcalak, todas estas dentro de áreas naturales protegidas (Figura3.1a). Históricamente, estos programas han empleado principalmente técnicas de reproducción asexual para la producción y trasplante de colonias de *A. palmata* (Bayraktarov et al. 2020; Padilla Souza et al. 2023).

3.3.2.- Evaluación de sitios de restauración

A lo largo de cinco años, se realizaron monitoreos anuales (con excepción del 2019) con el fin de determinar la talla (diámetro máximo) de las colonias trasplantadas (Figura3.1c). En el 2017, fueron medidas 300 colonias seleccionadas de forma aleatoria, adicionalmente, por medio de un GPS, se delimitó el polígono que contenía a los fragmentos en las distintas áreas. En el 2018, 2020 y 2021, contando con los polígonos de restauración establecidos, se evaluó el 10% del área total de cada polígono, por medio de transectos en banda de 10 x 2m. En el 2021, se evaluó adicionalmente (como referencia) el sitio Limones en donde se encuentra la población mejor conservada de *A. palmata* del Sistema Arrecife Mesoamericano, así como la Bocana, uno de los sitios con menor cobertura de corales, ambos sitios se localizan dentro del parque nacional arrecifes de Puerto Morelos (Rodríguez-Martínez et al. 2014; Caballero-Aragón et al. 2020). En cada sitio de referencia se colocaron nueve transectos en banda de 10 x 2m, y se determinó el estado (Vivasmuerta, mortalidad parcial) y la talla de las colonias de *A. palmata* presentes.

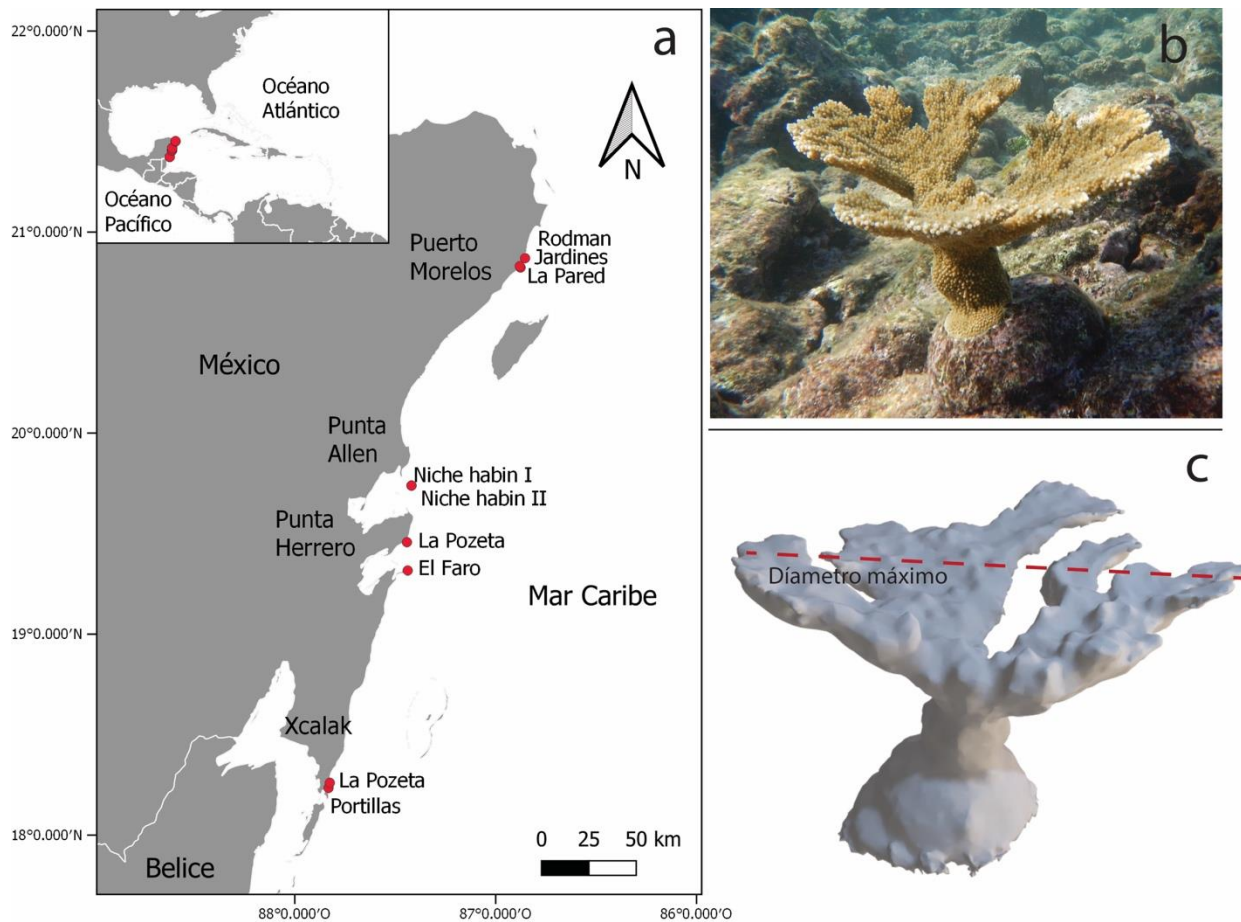


Figura 3. 1 Evaluación de sitios de restauración. a) se muestran en puntos rojos los sitios monitoreados del 2017 al 2021. b) ejemplo de colonia trasplantada, se puede observar la bace semi circular empleada para fijar la colonia al piso arrecifal. c) Medidas obtenidas de los fragmentos y colonias de coral trasplantados en los sitios de restauración para determinar su tamaño.

3.3.3.- Característica demográficas en sitios de restauración

De forma tradicional, se ha empleado el diámetro máximo para describir la dimensión de las colonias de coral incluyendo *A. palmata* (Meesters et al. 2001; Rodríguez-Martínez et al. 2014). Para visualizar la estructura de tallas de la población en los sitios de restauración evaluados, se realizaron histogramas de frecuencias del diámetro máximo usando intervalos de 5 cm (talla promedio de siembra) y se calcularon los parámetros poblacionales tradicionales (media, desviación estándar, sesgo y curtosis).

3.3.4.- Recuperación de la complejidad estructural y función

La complejidad estructural de las colonias de coral define en gran medida la funcionalidad arrecifal, siendo una de las principales funciones la generación de refugio (González-Barrios and Álvarez-Filip 2018; Urbina-Barreto et al. 2021). En este sentido, para determinar el efecto en la recuperación de la complejidad estructural y la funcionalidad física de los sitios de restauración debido a las intervenciones realizadas y crecimiento coralino, se estimó la el complemento de la convexidad (complejidad) de las colonias de *A. palmata*, el volumen de refugio y la cantidad de CaCO_3 contenida en los esqueletos de las colonias en los nueve sitios de restauración, así como en los sitios de referencia, a partir de modelos predictivos empleando el diámetro máximo de la especie previamente descritos por Guendulain-García et al. (en revisión). Para la complejidad estructural, se estimó el complemento de la convexidad, este atributo relaciona el volumen de la colonia con el volumen del mínimo polígono envolvente, con valores que van de 0 a 1, mientras que para el volumen de refugio se estimó el espacio intercolonial, este se calcula substrayendo el volumen de la colonia al volumen del mínimo poliedro envolvente. Finalmente, para la cantidad de CaCO_3 se empleó el peso estimado de las colonias a partir del diámetro máximo (Guendulain-García et al. en revisión). Para *A. palmata*, estos atributos morfofuncionales se encuentran altamente relacionados con la talla de las colonias, alcanzando por ejemplo los valores más altos de complejidad a partir de diámetros de 1m (Guendulain-García et al. en revisión).

Con estos atributos morfofuncionales, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con los datos transformados (media = 0, varianza = 1), para describir las trayectorias de cambio respecto a las características morfofuncionales estimadas de las colonias de *A. palmata* en cada sitio, años de monitoreo y se compararon con datos de la misma especie previamente

reportados (Pandolfi et al. 2003). Considerando que PC1 resumen el mayor porcentaje de la variabilidad de las características morfofuncionales de las colonias, se obtuvieron los valores medios de la contribución individual en PC1 de cada sitio en los diferentes años, posteriormente se tomó como referencia (100%) el valor medio obtenido para Limones y a partir de este se ponderó para el resto de sitio en los diferentes años con el fin de observar en qué medida las características morfofuncionales estimadas de las colonias de *A. palmata* eran similares a las presentadas en Limones o la Bocana.

3.4.- Resultados

3.4.1.- Estructura de tallas de corales trasplantados

La frecuencia de distribución de tallas de *A. palmata* en los sitios de restauración y los parámetros poblacionales calculados (Figura 3.2, Table 3.1), indican la existencia de tres grupos de sitios de restauración; el primero con cambios en las proporciones de colonias pequeñas a grandes del 2017 al 2021, con distribuciones generalmente leptocúrtica (caracterizada por corales de talla pequeña) en los sitios Nichehavin II, Anegada Tupack, El Faro, y Portillas (Figura 3.2). En el segundo grupo, los valores de sesgo resultaron positivos en todos los años, indicando una mayor proporción de corales con tallas pequeñas durante todo el monitoreo con distribuciones mayormente platicúrticas; la distribución de tallas es relativamente uniforme con presencia de corales de tallas grande y pequeñas (Jardines, la Pared, Nichehvin I y la Poza). Por su parte El sitio Rodman (Figura 3.2a) presentó en el 2017 y 2018 mayor frecuencia de colonias grandes, mientras que para el 2020 y 2021 este patrón se invierte presentando una distribución leptocúrtica. Respecto a la talla promedio, esta incrementó a lo largo del tiempo en los sitios de monitoreo, para el 2021 la talla varía entre los 17 y los 30 cm,

registrándose el mayor promedio pata Anegada Tupak (50.9 cm). En el sitio Rodman se observó una talla similar entre 2017 y 2021 (41.98 y 41.62 cm, respectivamente). Finalmente, las distribuciones de tallas en todos los sitios presentaron diferencias estadísticamente significativas entre el 2017 y 2021 (Tabla 3.1).

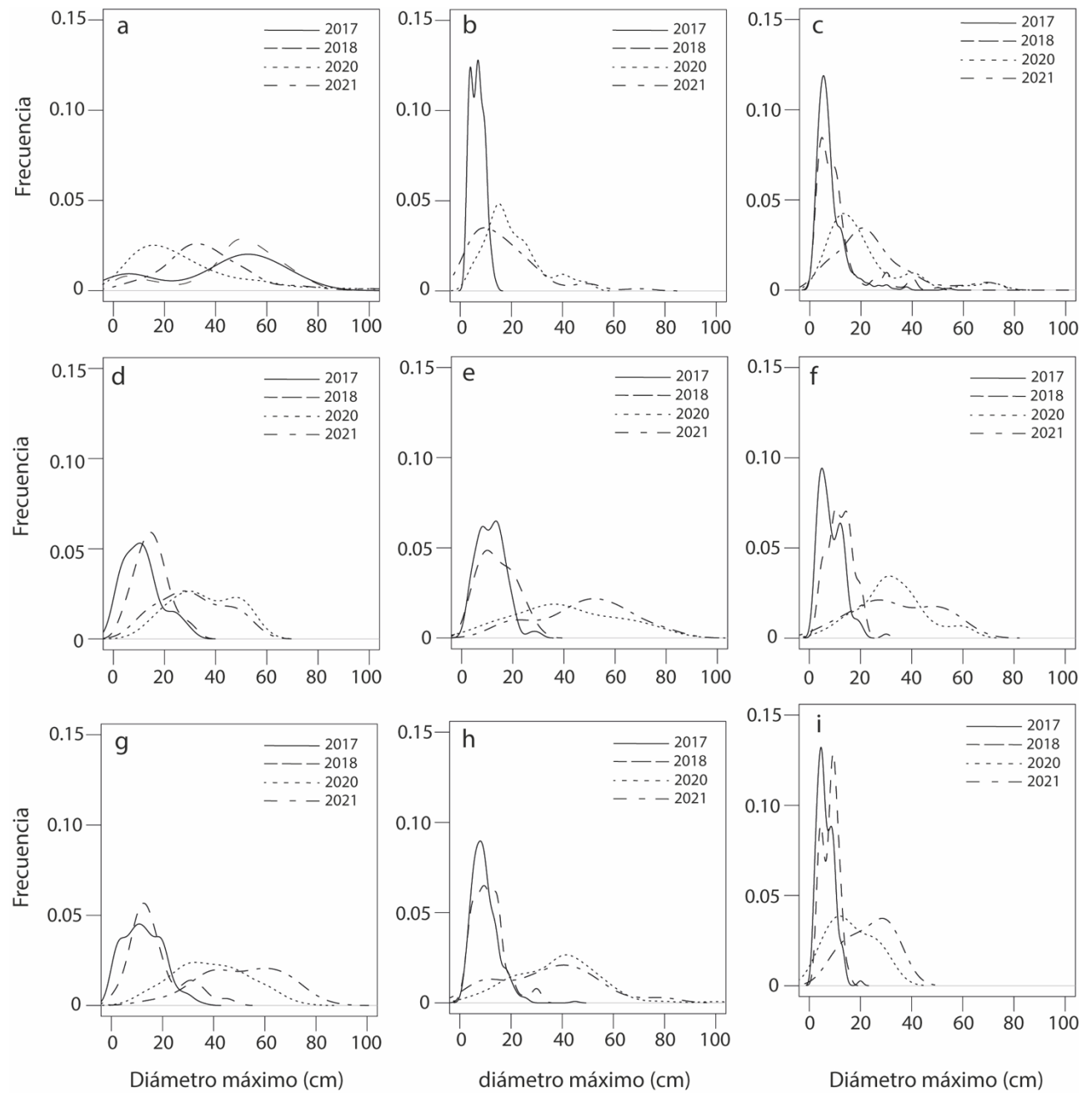


Figura 3. 2 Distribuciones de frecuencia relativa del diámetro máximo obtenido de las colonias trasplantadas en el Caribe mexicano para los años 2017, 2018, 2020, 2021. a) Rodman, b) Jardines, c) La Pared, d) Nichehavin I, e) Nichehavin II, f) Anegada Tupak, g) El Faro, h) La Poza, i) Portillas.

Tabla 3. 1 Parámetros de distribución de frecuencia de tallas de *A. palmata* en sitios de restauración del 2017 al 2021.

Localidad	Sitio	Año	n	μ	DE	sesgo	curtosi
Puerto Morelos	Rodman	2017	52	41.98	22.61	-0.57	-0.96
Puerto Morelos	Rodman	2018	43	47.10	19.32	-0.86	-0.02
Puerto Morelos	Rodman	2020	67	29.10	20.28	1.35	1.57
Puerto Morelos	Rodman	2021	59	41.62	26.81	1.91	4.04
Puerto Morelos	Jardines	2017	165	6.66	2.65	0.29	0.29
Puerto Morelos	Jardines	2018	165	6.66	2.65	0.29	0.29
Puerto Morelos	Jardines	2020	74	20.4	10.94	0.89	0.89
Puerto Morelos	Jardines	2021	58	17.32	13.71	1.60	1.60
Puerto Morelos	La Pared	2017	540	8.05	6.29	2.97	2.97
Puerto Morelos	La Pared	2018	169	11.36	14.32	6.52	6.52
Puerto Morelos	La Pared	2020	87	21.62	16.12	1.66	1.66
Puerto Morelos	La Pared	2021	41	24.97	15.87	1.23	1.23
Punta Allen	Nichehavin I	2017	26	11.19	7.37	0.70	-0.32
Punta Allen	Nichehavin I	2018	18	15.05	6.47	0.43	-0.32
Punta Allen	Nichehavin I	2020	16	35.31	12.17	-0.04	-1.49
Punta Allen	Nichehavin I	2021	9	31.00	13.17	0.10	-1.54
Punta Allen	Nichehavin II	2017	82	11.56	5.49	0.59	0.50
Punta Allen	Nichehavin II	2018	38	13.97	7.09	0.28	-0.90
Punta Allen	Nichehavin II	2020	23	40.86	19.57	0.17	-1.05
Punta Allen	Nichehavin II	2021	20	47.85	18.18	-0.20	-0.93
Punta Herrero	Anegada Tupak	2017	163	12.51	7.68	0.40	-0.42
Punta Herrero	Anegada Tupak	2018	32	16.9	9.85	1.06	0.50
Punta Herrero	Anegada Tupak	2020	47	38.8	14.29	0.09	-0.81
Punta Herrero	Anegada Tupak	2021	29	50.9	15.89	-0.22	-0.81
Punta Herrero	El Faro	2017	136	8.30	4.4	0.61	-0.37
Punta Herrero	El Faro	2018	114	12.07	5.05	0.36	0.08
Punta Herrero	El Faro	2020	40	32.32	12.91	0.26	-0.11
Punta Herrero	El Faro	2021	28	34.28	15.91	-0.02	-1.19
Xcalak	La Poza	2017	352	9.70	5.1	1.57	6.05
Xcalak	La Poza	2018	189	11.26	6.1	1.06	1.33
Xcalak	La Poza	2020	107	37.90	16.05	0.38	1.11
Xcalak	La Poza	2021	124	34.98	19.02	0.23	-0.40
Xcalak	Portillas	2017	143	6.43	3.17	0.87	1.12
Xcalak	Portillas	2018	40	8.10	3.03	-0.007	-1.00
Xcalak	Portillas	2020	10	16.4	8.85	0.22	-1.48
Xcalak	Portillas	2021	7	23.57	8.99	-0.22	-1.69

3.4.2.- Estructura

En términos de la complejidad estructural estimada para *A. palmata* en los sitios de restauración (Figura3.3), se observó que, en la mayoría de los sitios, la distribución de complejidades se encuentra por debajo de 0.5 (máxima complejidad mostrada por corales con morfologías masivas) durante los cuatro años de monitoreo. Anegada Tupack, Nichehavin II y Rodman fueron los sitios que presentaron complejidades cercanas a 1, típico en colonias de mayor a 50 cm de diámetro para el 2021; asimismo, fueron los sitios con mayores volúmenes de refugio durante los últimos dos años de monitoreo (Figura3.4); el sitio Rodman, presentó los valores menores ($\leq 50 \text{ cm}^3$) durante los cuatro años de monitoreo, pero en especial durante el 2017 y 2018, mientras que portillas fue el más bajo. Finalmente, en la mayoría de los sitios se observó un incremento en la cantidad de CaCO_3 estimado para las colonias de coral correspondiente a los años de monitoreo (Figura3.5); con excepción del sitio Rodman, los valores de CaCO_3 se mostraron espacialmente bajos para el 2017 y 2018 (por debajo de 1 kg). Anegada Tupack, Nichehavin II y Rodman fueron los sitios que presentaron una variación más amplia con mayores valores de CaCO_3 para el 2020 y 2021.

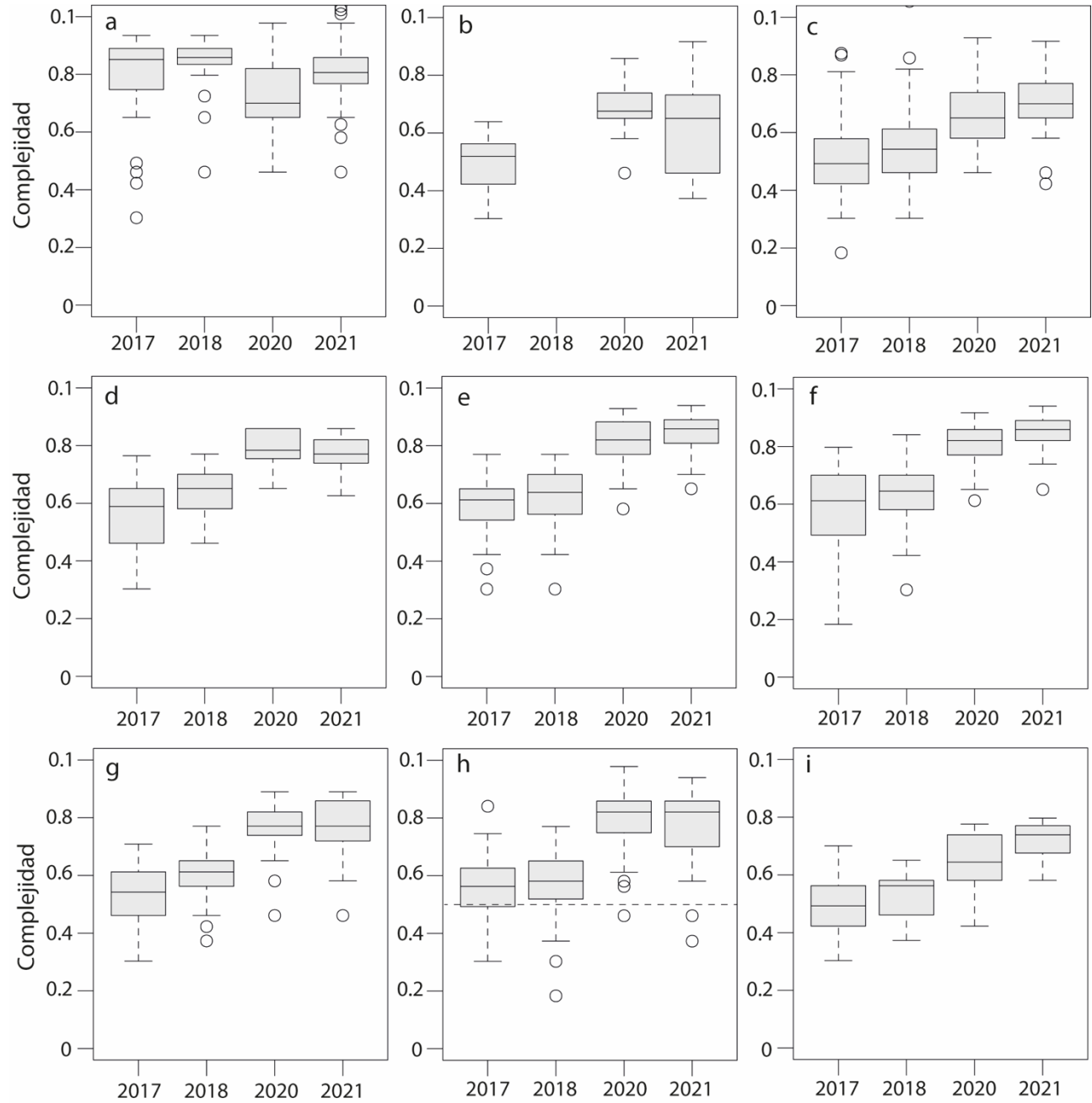


Figura 3. 3 Distribuciones la complejidad calculada a partir del diámetro máximo obtenido de las colonias trasplantadas en el Caribe mexicano para los años 2017, 2018, 2020, 2021. a) Rodman, b) Jardines, c) La Pared, d) Nichehavin I, e) Nichehavin II, f) Anegada Tupak, g) El Faro, h) La Poza, i) Portillas.-

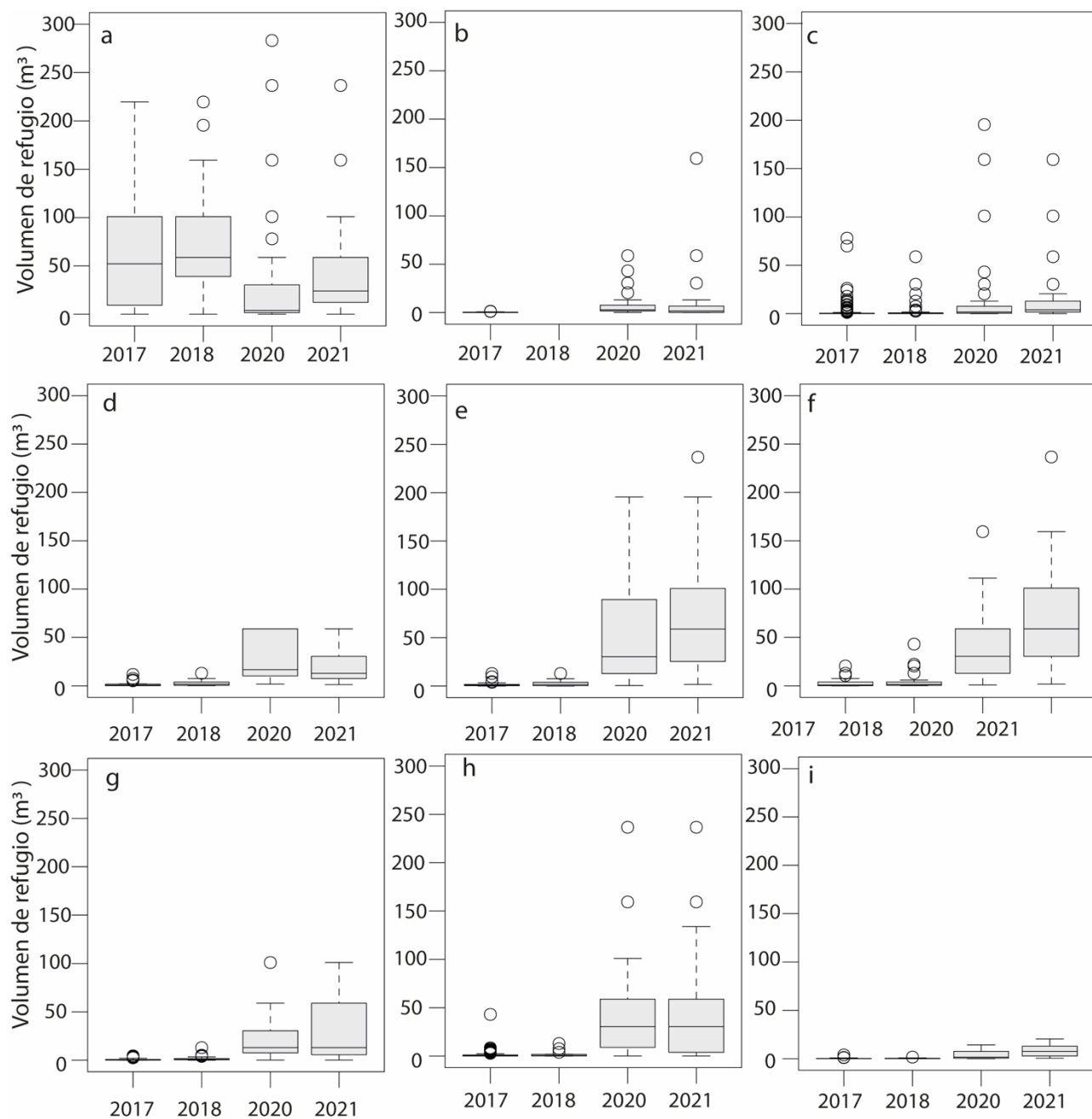


Figura 3. 4 Variación del volumen de refugio en cm^3 creado calculado a partir del diámetro máximo obtenido de las coloniastrasplantadas en el Caribe mexicano para los años 2017,2018,2020 y 2021. a) Rodman, b) Jardines, c) La Pared, d) Nichehavin I, e) Nichehavin II, f) Anegada Tupak, g) El Faro, h) La Poza, i) Portillas.

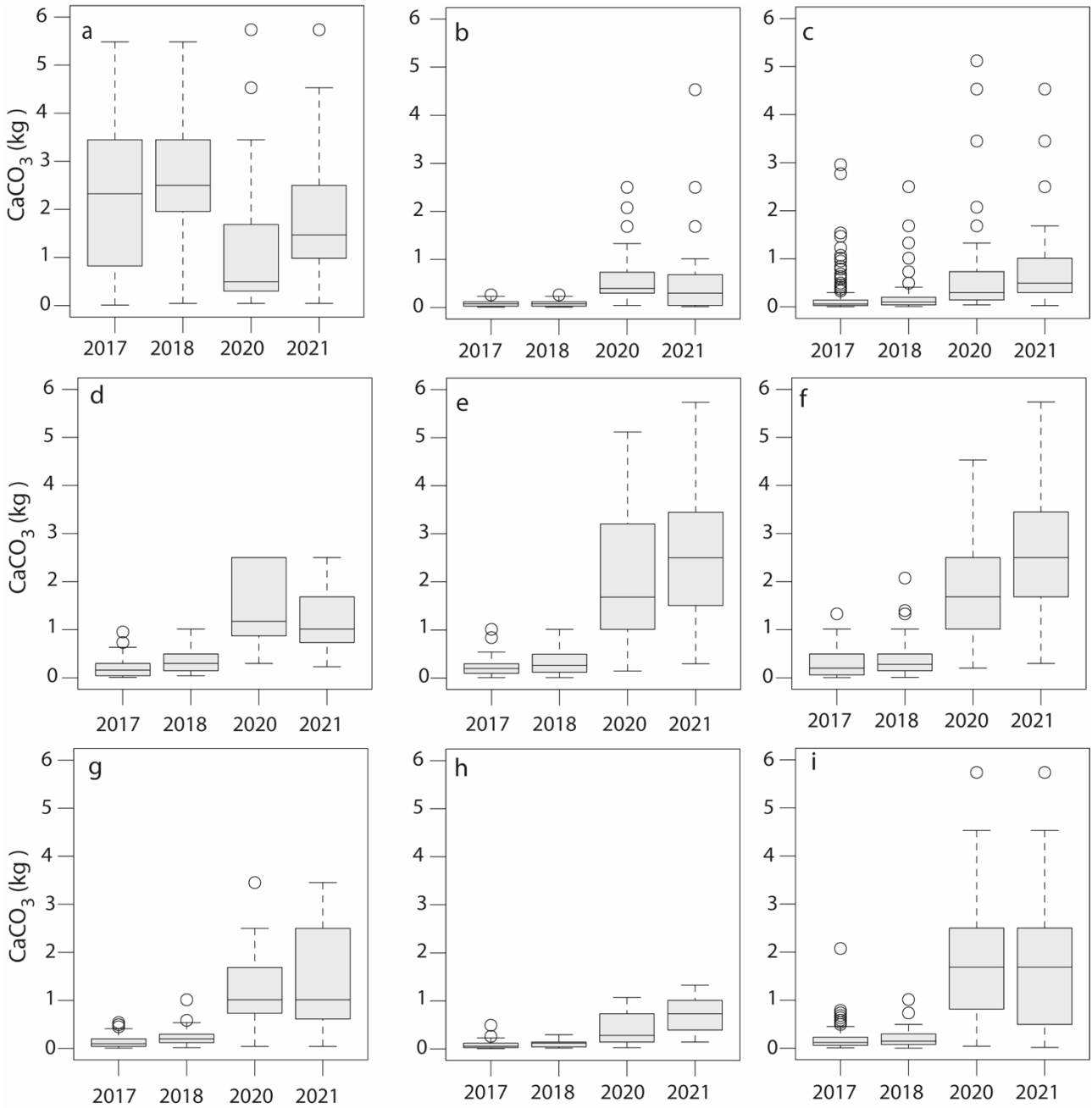


Figura 3. 5 Variación del carbonato de calcio acumulado, calculado a partir del diámetro máximo obtenido de las colonias trasplantadas en el Caribe mexicano para los años 2017, 2018, 2020, 2021. a) Rodman, b) Jardines, c) La Pared, d) Nichehavin I, e) Nichehavin II, f) Anegada Tupak, g) El Faro, h) La Poza, i) Portillas.

3.4.3.- Incremento de la funcionalidad física en sitios de restauración

El primer componente del ACP realizado de los atributos de complejidad y función de las colonias de *A. palmata* en sitios de restauración, explicó el 57 % de la variación de los datos, siendo el CaCO_3 contenido en las colonias y el volumen de refugio creado los atributos que poseen la mayor contribución en PC1. Al comparar los valores promedios ponderados de PC1 para cada uno de los sitios (Figura3.6), se observó que ninguno de los sitios presenta un incremento lineal en relación con el tiempo del monitoreo (Figura3.6b); pudiéndose identificar incluso retrocesos entre años como en Rodman, La Pared, Jardines y Portillas, en donde los valores de recuperación del 2020 y 2021 resultaron incluso menores que los presentados en el 2017 y 2018. Mientras que para Nichehavin I y II, Anegada Tupak, el Faro y La poza, los valores del 2021 y 2020 son comparativamente mayores que los observados en 2017 y 2018. Al comparar los valores obtenidos para los sitios de restauración en el 2021 respecto a los sitios de referencia (Limonas y Bocana), las características físicas y funcionales de Anegada Tupak, Nichehavin II y Rodman resultaron más similares a Limonas, pues poseen valores de recuperación por arriba de La Bocana, aunque todos menores al 17% (Figura3.6c). El resto de los sitios presentan valores de recuperación por debajo de los presentados por el sitio de referencia, La Bocana, siendo Portillas el menor con 5%.

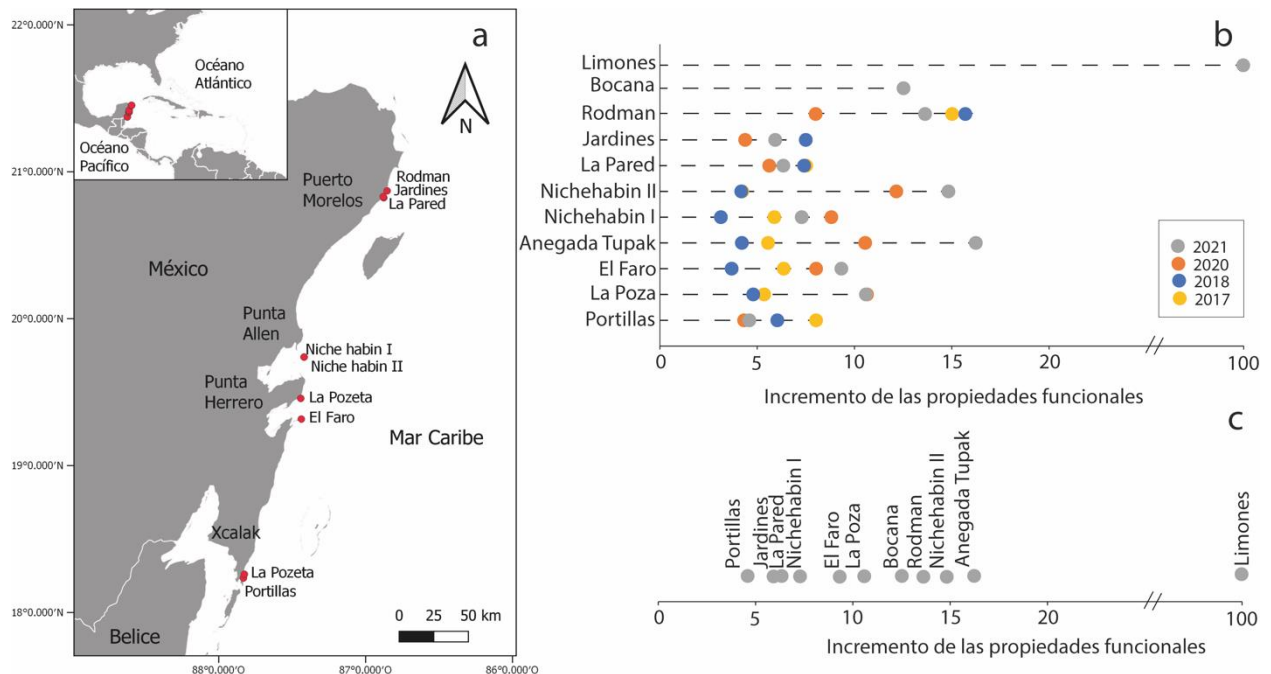


Figura 3. 6 Incremento de las propiedades funcionales de la población de *A. palmata* debida a las intervenciones de restauración. a) sitios evaluados. b) Porcentaje de recuperación de los sitios de restauración y referencia entre 2017 y 2021. c) Porcentaje de recuperación para el 2021

3.5- Discusión

La funcionalidad de los arrecifes de coral se encuentra determinada por la cantidad de colonias presentes, la complejidad de sus estructuras, así como por sus tasas de crecimiento, por lo que la disminución de especies clave (corales con morfologías complejas y altas tasas de calcificación) como *A. palmata*, provocan una pérdida de la funcionalidad (González-Barrios and Álvarez-Filip 2018). En este capítulo presentamos una aproximación para estimar patrones de recuperación de la propiedades estructurales y funcionales de sitios de restauración mediante la combinación de la demografía de las poblaciones restauradas y los atributos morfofuncionales de las colonias trasplantadas. Nuestros resultados sugieren que la recuperación en los sitios de restauración de *A. palmata*, experimenta cambios positivos y retrocesos a lo largo del tiempo, estos cambios se

encuentran determinados por a) el tamaño de la población (número de colonias trasplantadas), b) la talla de las colonias y c) la capacidad de las poblaciones de alcanzar un equilibrio dinámico.

Ante el reducido reclutamiento natural de *A. palmata* en la región (Victoria-Salazar et al. 2023), el tamaño poblacional en los sitios de restauración depende de las siembras de corales (reclutamiento artificial), así como de la mortalidad de las colonias sembradas. De acuerdo con nuestros resultados, el aumento en la frecuencia de colonias de talla pequeña (menores a 20 cm) como el caso de la Bocana y La poza, indica repetidas intervenciones, contrario a lo observado en Nichehavin I y II, Anegada Tupak y Portillas, en donde la ausencia de colonias pequeñas durante el 2020 y 2021, sugiere que durante los años anteriores no se realizaron siembras de coral. La falta de reclutamiento artificial, así como la mortalidad de las colonias no solo reduce el tamaño poblacional sino además compromete la estabilidad de la población en el tiempo, por lo que pueden llegar a colapsar (Vardi et al. 2012).

En organismos modulares como los corales, el acortamiento de los individuos es causado por mortalidad parcial (Bak and Meesters 1998), ante un disturbio el número de colonias de talla pequeña puede aumentar considerablemente, provocando mayor susceptibilidad a presiones medioambientales, por lo que pueden experimentar mayor tasa de mortalidad (Williams and Miller 2012). El acortamiento de las colonias de *A. palmata* en los sitios de restauración evaluados no solo promueve la vulnerabilidad de la población, adicionalmente, provoca una reducción de las propiedades estructurales y funcionales de los sitios de restauración; corales de tallas pequeñas son menos capaces de proveer complejidad estructural y volumen de refugio (Guendulain-García et al. sometido). A pesar de su importancia en la modulación de la distribución de la frecuencia de tallas de una población, el acortamiento de las colonias trasplantadas no se incluye con frecuencia en los reportes de restauración (Hein et al. 2017; Bayraktarov et al. 2019; Hughes et al. 2023).

En *A. palmata*, cambios pequeños en la talla representan importantes incrementos en la complejidad estructural, en el volumen de refugio y la producción de CaCO_3 (Guendulain-García et al. en revisión), por lo que la siembra de corales en un sitio degradado representa en cierto grado una recuperación rápida (potencial) de las propiedades estructurales y funcionales debido a la incorporación de colonias en donde anteriormente resultaban escasas, así como por el crecimiento de estas. Sin embargo, a pesar de que los sitios fueron intervenidos con la misma técnica de restauración (Bayraktarov et al. 2020), los patrones de recuperación resultaron altamente variables entre sitios, sugiriendo que además del desempeño de la técnica de reproducción y trasplante, las presiones medioambientales moldean la demografía de la población intervenida. En poblaciones naturales, así como restauradas, presiones como el blanqueamiento, enfermedades, la competencia con macroalgas, la depredación, etc. determinan la supervivencia de las colonias de coral, y la salud de la población (Vardi et al. 2012; Hein et al. 2021).

El concepto general de la restauración descansa sobre la expectativa de que, la recuperación en los sitios de restauración dependerá de un ejercicio técnico y de la capacidad de producir un alto número de trasplantes (Gibbs 2021; ter Hofstede et al. 2023); en una situación ideal (sin perturbaciones o presiones medioambientales), la siembra de corales eventualmente conduciría a las poblaciones intervenidas a un estado de equilibrio (Figura 3.7 a). No obstante, de acuerdo con lo observado, una misma población experimenta cambios positivos y retrocesos en la recuperación (Figura 3.6). Nuestros resultados muestran tres posibles escenarios: después de un incremento rápido en la recuperación por efecto de intervenciones, presiones medioambientales o perturbaciones provoca un retroceso en la recuperación debido al aumento de la mortalidad y/o al acortamiento de las colonias, en este estado: 1) se puede experimentar una recuperación parcial (menor que la inicial) debido a la resiliencia de la población (sitios: Jardines, La Pared, Nichehavin

II, Anegada Tupack y el faro), esta a su vez puede ser promovida por más intervenciones (Rodman y la Poza) (Figura 3.7 b), o 2) una nueva perturbación o presión ambiental provoca un nuevo retroceso en la recuperación (Nichehavin I). El tercer escenario resulta cuando después de la ganancia en recuperación, continua una serie de reducciones hasta que las propiedades estructurales y funcionales sea similares a las iniciales sin capacidad de recuperación (Portillas) (Figura 3.7 c).

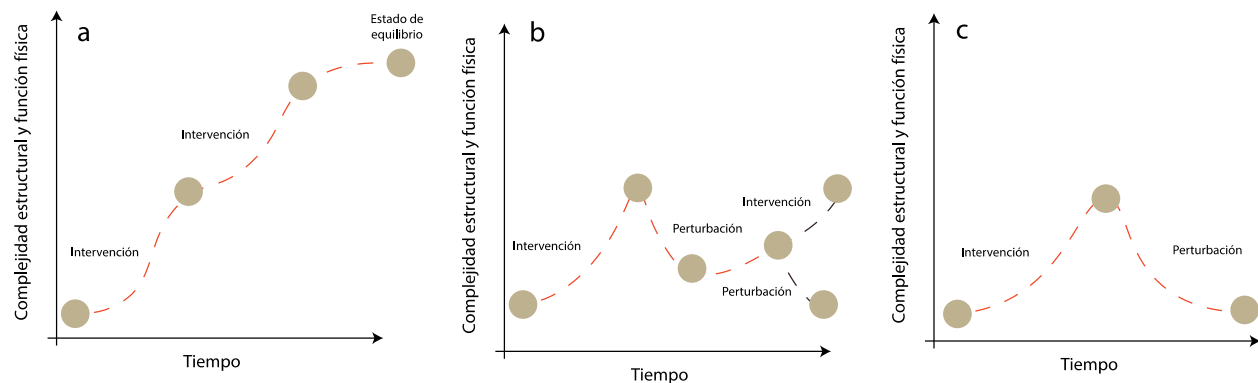


Figura 3. 7 Gráficos conceptuales que ilustran escenarios de trasplante y recuperación en sitios intervenidos. a) Situación ideal en ausencia de disturbios o perturbaciones; la siembra de corales y el crecimiento suponen una recuperación rápida hasta alcanzar un estado de equilibrio dinámico. b) En presencia de una perturbación ocurre una pérdida de la recuperación en poblaciones resilientes estas propiedades pueden mejorar y ser ayudada con una nueva intervención, o en su ausencia se ven a degradar. c) la dinámica se encuentra controlada por la ganancia en recuperación y la pérdida ante cualquier perturbación.

La siembra de corales (reproducidos por medios sexuales o asexuales) como estrategia para compensar la pérdida por la reducción de las poblaciones de coral es, actualmente, la única estrategia impulsada activamente por manejadores (Vardi et al. 2012), sin embargo, la recuperación de la estructura física o funcional ha sido pobremente entendida (Hein et al. 2017; Bayraktarov et al. 2019), lo que ha dificultado la correcta evaluación del efecto de las

intervenciones. La aproximación presentada aquí representa una forma práctica de evaluar el estado de recuperación en sitios de restauración, además que mejora el entendimiento de los patrones de recuperación. Esta aproximación puede incluso ser aplicada para estimar escenarios presentes y futuros de poblaciones naturales.

3.6- Conclusión

En el presente estudio se empleó una nueva aproximación para determinar el grado de recuperación de las propiedades físicas y funcionales de sitios de restauración, empleando la demografía de las poblaciones intervenida, así como propiedades morfofuncionales de las colonias trasplantadas. Esta aproximación se empleó para evaluar el estado de nueve sitios intervenidos con *Acropora palmata* localizados a lo largo del Caribe mexicano. Nuestros resultados sugieren que la recuperación de las propiedades físicas y funcionales de sitios de restauración depende del reclutamiento artificial por medio de siembras de coral, el crecimiento de las colonias y la mortalidad (ya sea parcial o total), por lo tanto, de la dinámica poblacional y de las presiones ambientales que la moldean. La interacción de estos componentes define el grado de recuperación.

Referencias

- Agudo-Adriani EA, Cappelletto J, Cavada-Blanco F, Cróquer A (2019) Structural Complexity and Benthic Cover Explain Reef-Scale Variability of Fish Assemblages in Los Roques National Park, Venezuela. *Front Mar Sci* 6:690
- Álvarez-Filip L, Carricart-Ganivet JP, Horta-Puga G, Iglesias-Prieto R (2013) Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Sci Rep* 3:3486
- Álvarez-Filip L, Dulvy NK, Côté IM, Watkinson AR, Gill JA (2011) Coral identity underpins architectural complexity on Caribbean reefs. *Ecological Applications* 21:2223–2231
- Álvarez-Filip L, Dulvy NK, Gill JA, Côté IM, Watkinson AR (2009) Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings Biological sciences / The Royal Society* 276:3019–25
- Álvarez-Filip L, González-Barrios FJ, Pérez-Cervantes E, Molina-Hernández A, Estrada-Saldívar N (2022) Stony coral tissue loss disease decimated Caribbean coral populations and reshaped reef functionality. *Communications Biology* 2022 5:1 5:1–10
- Álvarez-Noriega M, Baird AH, Dornelas M, Madin JS, Cumbo VR, Connolly SR (2016) Fecundity and the demographic strategies of coral morphologies. *Ecology* 97:3485–3493
- Anelli M, Julitta T, Fallati L, Galli P, Rossini M, Colombo R (2019) Towards new applications of underwater photogrammetry for investigating coral reef morphology and habitat complexity in the Myeik Archipelago, Myanmar. *Geocarto Int* 34:459–472
- Aronson RB, Precht WF (2001) White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia* 460:25–38
- Aston EA, Duce S, Hoey AS, Ferrari R (2022) A Protocol for Extracting Structural Metrics From 3D Reconstructions of Corals. *Front Mar Sci* 9:395
- Bak R, Meesters E (1998) Coral population structure: the hidden information of colony size-frequency distributions. *Mar Ecol Prog Ser* 162:301–306
- Bayraktarov E, Banaszak AT, Montoya Maya P, Kleypas J, Arias-González JE, Blanco M, Calle-Triviño J, Charuvi N, Cortés-Useche C, Galván V, García Salgado MA, Gnecco M, Guendulain-García SD, Hernández Delgado EA, Marín Moraga JA, Maya MF, Mendoza Quiroz S, Mercado Cervantes S, Morikawa M, Nava G, Pizarro V, Sellares-Blasco RI, Suleimán Ramos SE, Villalobos Cubero T, Villalpando MF, Frías-Torres S (2020) Coral reef restoration efforts in Latin American countries and territories. *PLoS One* 15:e0228477
- Bayraktarov E, Stewart-Sinclair PJ, Brisbane S, Boström-Einarsson L, Saunders MI, Lovelock CE, Possingham HP, Mumby PJ, Wilson KA (2019) Motivations, success, and cost of coral reef restoration. *Restor Ecol* 27:981–991
- Bell T, Li B, Zhang S (2016) Structured Light Techniques and Applications. *Wiley Encyclopedia of Electrical and Electronics Engineering*. pp 1–24
- Bosscher H (1993) Computerized tomography and skeletal density of coral skeletons. *Coral Reefs* 12:

- Boström-Einarsson L, Babcock RC, Bayraktarov E, Ceccarelli D, Cook N, Ferse SCA, Hancock B, Harrison P, Hein M, Shaver E, Smith A, Suggett D, Stewart-Sinclair PJ, Vardi T, McLeod IM (2020) Coral restoration – A systematic review of current methods, successes, failures and future directions. *PLoS One* 15:e0226631
- Bozec YM, Álvarez-Filip L, Mumby PJ (2015) The dynamics of architectural complexity on coral reefs under climate change. *Glob Chang Biol* 21:223–235
- Burns JHR, Delparte D (2017) Comparison of commercial structure-from-motion photogrammetry software used for underwater three-dimensional modeling of coral reef environments. 42:127–131
- Burns JHR, Delparte D, Gates RD, Takabayashi M (2015) Integrating structure-from-motion photogrammetry with geospatial software as a novel technique for quantifying 3D ecological characteristics of coral reefs. *PeerJ* 3:
- Caballero-Aragón H, Perera-Valderrama S, Cerdeira-Estrada S, Martell-Dubois R, Rosique-de la Cruz L, Álvarez-Filip L, Pérez-Cervantes E, Estrada-Saldívar N, Ressler R (2020) Puerto Morelos Coral Reefs, Their Current State and Classification by a Scoring System. *Diversity (Basel)* 12:272
- Combs IR, Studivan MS, Eckert RJ, Voss JD (2021) Quantifying impacts of stony coral tissue loss disease on corals in Southeast Florida through surveys and 3D photogrammetry. *PLoS One* 16:e0252593
- Cui B, Tao W, Zhao H, Oude S, Khoshelham K, Wang C, Bitelli G (2021) remote sensing High-Precision 3D Reconstruction for Small-to-Medium-Sized Objects Utilizing Line-Structured Light Scanning: A Review.
- Dafforn K, Figueira WF, Bryson M, Marre G, Holon F, Luque S, Boissery P, Deter J (2019) Monitoring marine habitats with photogrammetry: A cost-effective, accurate, precise and high-resolution reconstruction method. *Front Mar Sci* 6:276
- Darling ES, Álvarez-Filip L, Oliver TA, McClanahan TR, Côté IM (2012) Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. *Ecol Lett* 15:1378–1386
- Darling ES, Graham NAJ, Januchowski-Hartley FA, Nash KL, Pratchett MS, Wilson SK (2017) Relationships between structural complexity, coral traits, and reef fish assemblages. *Coral Reefs* 36:561–575
- Denis V, Ribas-Deulofeu L, Sturaro N, Kuo C-Y, Chen CA (2017) A functional approach to the structural complexity of coral assemblages based on colony morphological features. *Sci Rep* 7:9849
- Doszpot NE, McWilliam MJ, Pratchett MS, Hoey AS, Figueira WF (2019) Plasticity in three-dimensional geometry of branching corals along a cross-shelf gradient. *Diversity (Basel)* 11:44
- Eddy TD, Lam VWY, Reygondeau G, Cisneros-Montemayor AM, Greer K, Palomares MLD, Bruno JF, Ota Y, Cheung WWL (2021) Global decline in capacity of coral reefs to provide ecosystem services. *One Earth* 4:1278–1285
- Ellison AM, Bank MS, Clinton BD, Colburn EA, Elliott K, Ford CR, Foster DR, Kloeppel BD, Knoepp JD, Lovett GM, Mohan J, Orwig DA, Rodenhouse NL, Sobczak W V, Stinson KA, Stone JK, Swan CM, Thompson J, Von Holle B, Webster JR (2005) Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems.
- Enríquez S, Méndez ER, Hoegh-Guldberg O, Iglesias-Prieto R (2017) Key functional role of the optical properties of coral skeletons in coral ecology and evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284:20161667

- Enríquez S, Méndez ER, Iglesias-Prieto R (2005) Multiple scattering on coral skeletons enhances light absorption by symbiotic algae. *Limnol Oceanogr* 50:1025–1032
- Estrada-Saldívar N, Jordán-Dalhgren E, Rodríguez-Martínez RE, Perry C, Álvarez-Filip L (2019) Functional consequences of the long-term decline of reef-building corals in the Caribbean: evidence of across-reef functional convergence. *R Soc Open Sci* 6:190298
- Ferrari R, Figueira WF, Pratchett MS, Boube T, Adam A, Kobelkowsky-Vidrio T, Doo SS, Atwood TB, Byrne M (2017) 3D photogrammetry quantifies growth and external erosion of individual coral colonies and skeletons. *Sci Rep* 7:1–9
- Figueira W, Ferrari R, Weatherby E, Porter A, Hawes S, Byrne M (2015) Accuracy and precision of habitat structural complexity metrics derived from underwater photogrammetry. *Remote Sens (Basel)* 7:16883–16900
- Fukunaga A, Burns JHR (2020) Metrics of coral reef structural complexity extracted from 3D mesh models and digital elevation models. *Remote Sens (Basel)* 12:2676
- Gibbs MT (2021) Technology requirements, and social impacts of technology for at-scale coral reef restoration. *Technol Soc* 66:101622
- González-Barrios FJ, Álvarez-Filip L (2018) A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Ecol Indic* 95:877–886
- Graham NAJ, Nash KL (2013a) The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 32:315–326
- Graham NAJ, Nash KL (2013b) The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 32:315–326
- Harborne A, Mumby P, Kennedy E, Ferrari R (2011) Biotic and multi-scale abiotic controls of habitat quality: their effect on coral-reef fishes. *Mar Ecol Prog Ser* 437:201–214
- Harris DL, Rovere A, Casella E, Power H, Canavesio R, Collin A, Pomeroy A, Webster JM, Parravicini V (2018) Coral reef structural complexity provides important coastal protection from waves under rising sea levels. *Sci Adv* 4:
- Hatcher BG (1997) Coral reef ecosystems: How much greater is the whole than the sum of the parts? *Coral Reefs* 16:
- Hein MY, Vardi T, Shaver EC, Pioch S, Boström-Einarsson L, Ahmed M, Grimsditch G, McLeod IM (2021) Perspectives on the Use of Coral Reef Restoration as a Strategy to Support and Improve Reef Ecosystem Services. *Front Mar Sci* 8:299
- Hein MY, Willis BL, Beeden R, Birtles A (2017) The need for broader ecological and socioeconomic tools to evaluate the effectiveness of coral restoration programs. *Restor Ecol* 25:873–883
- Herler J (2007) Microhabitats and ecomorphology of coral- and coral rock-associated gobiid fish (Teleostei: Gobiidae) in the northern Red Sea. *Marine Ecology* 28:82–94
- Hernández-Landa RC, Barrera-Falcon E, Rioja-Nieto R (2020) Size-frequency distribution of coral assemblages in insular shallow reefs of the Mexican Caribbean using underwater photogrammetry. *PeerJ* 8:e8957

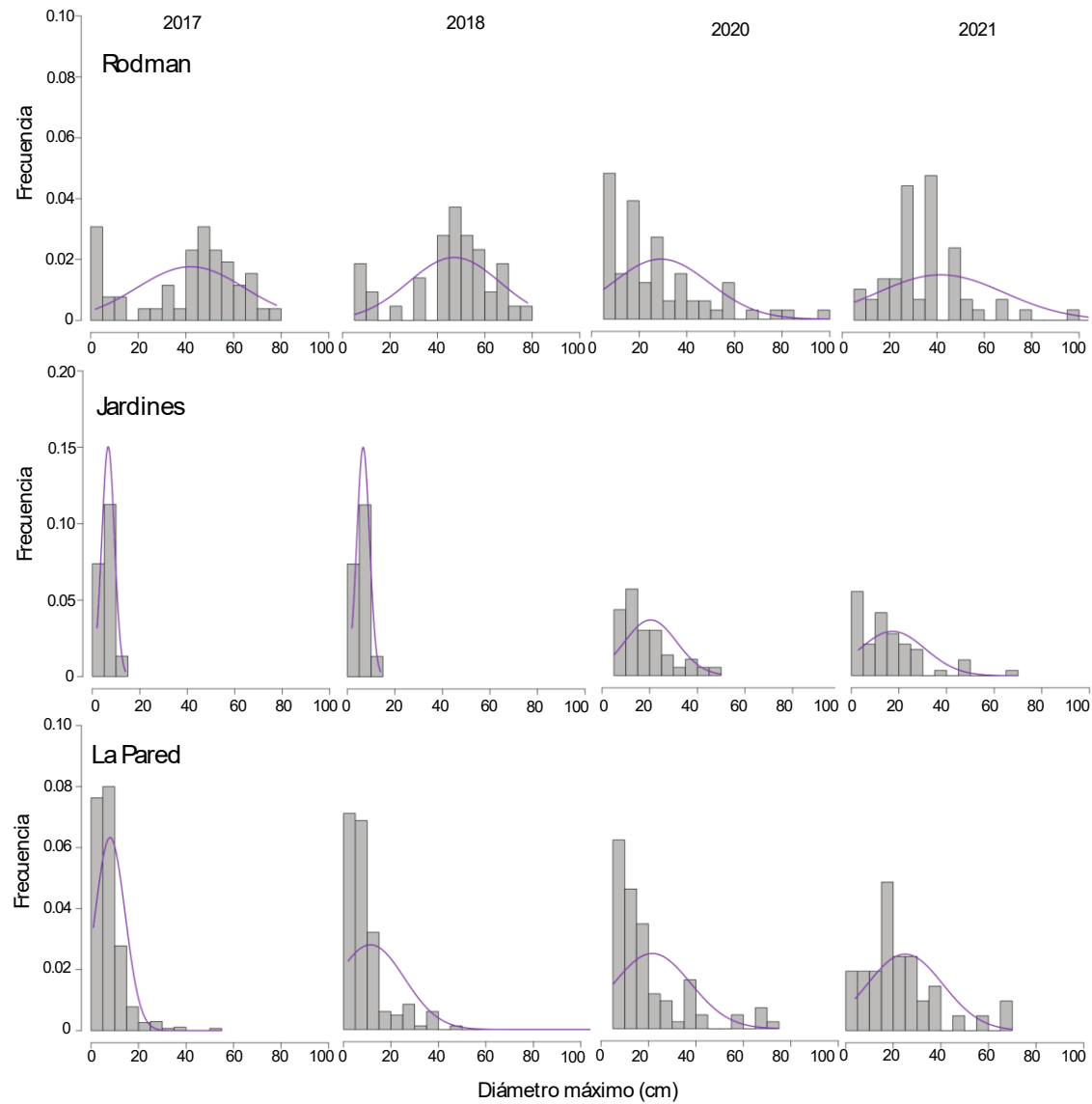
- Higgs E, Harris J, Murphy S, Bowers K, Hobbs R, Jenkins W, Kidwell J, Lopoukhine N, Sollereder B, Suding K, Thompson A, Whisenant S (2018) On principles and standards in ecological restoration. *Restor Ecol* 26:399–403
- Hoegh-Guldberg O (1999) Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar Freshw Res* 50:839
- ter Hofstede R, Bouma TJ, van Koningsveld M (2023) Five golden principles to advance marine reef restoration by linking science and industry. *Front Mar Sci* 10:1143242
- Holmes G (2008) Estimating three-dimensional surface areas on coral reefs. *J Exp Mar Biol Ecol* 365:67–73
- House JE, Brambilla V, Bidaut LM, Christie AP, Pizarro O, Madin JS, Dornelas M (2018) Moving to 3D: Relationships between coral planar area, surface area and volume. *PeerJ* 6:e4280
- Hughes TP, Baird AH, Morrison TH, Torda G (2023) Principles for coral reef restoration in the anthropocene. *One Earth* 6:656–665
- Jaap WC (2000) Coral reef restoration. *Ecol Eng* 15:345–364
- Jackson JBC, Donovan MK, Cramer KL, Lam W (2014) Status and Trends of Caribbean Coral Reefs : 1970-2012.
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner MJ, Warner RR (2001) Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *Science* (1979) 293:629–637
- Kennedy E v., Perry CT, Halloran PR, Iglesias-Prieto R, Schönberg CHL, Wisshak M, Form AU, Carricart-Ganivet JP, Fine M, Eakin CM, Mumby PJ (2013) Avoiding coral reef functional collapse requires local and global action. *Current Biology* 23:912–918
- Kerry JT, Bellwood DR (2012) The effect of coral morphology on shelter selection by coral reef fishes. *Coral Reefs* 2:415–424
- Kikuzawa YP, Toh TC, Ng CSL, Sam SQ, Taira D, Afiq-Rosli L, Chou LM (2018) Quantifying growth in maricultured corals using photogrammetry. *Aquac Res* 49:2249–2255
- Koch HR, Wallace B, DeMerlis A, Clark AS, Nowicki RJ (2021) 3D Scanning as a tool to measure growth rates of live coral microfragments used for coral reef restoration. *Front Mar Sci* 8:420
- Lange ID, Molina-Hernández A, Medellín-Maldonado F, Perry CT, Álvarez-Filip L (2022) Structure-from-motion photogrammetry demonstrates variability in coral growth within colonies and across habitats. *PLoS One* 17:e0277546
- Lange ID, Perry CT (2020) A quick, easy and non-invasive method to quantify coral growth rates using photogrammetry and 3D model comparisons. *Methods Ecol Evol* 11:714–726
- Li X quan, Chen Z an, Zhang L ting, Jia D (2016) Construction and Accuracy Test of a 3D Model of Non-Metric Camera Images Using Agisoft PhotoScan. *Procedia Environ Sci* 36:184–190
- Luckhurst E, Luckhurst K (1978) Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Mar Biol* 49:317–323
- Marsh JJ (1970) Primary productivity of reef-building calcareous red algae. *Ecology* 51:255–263

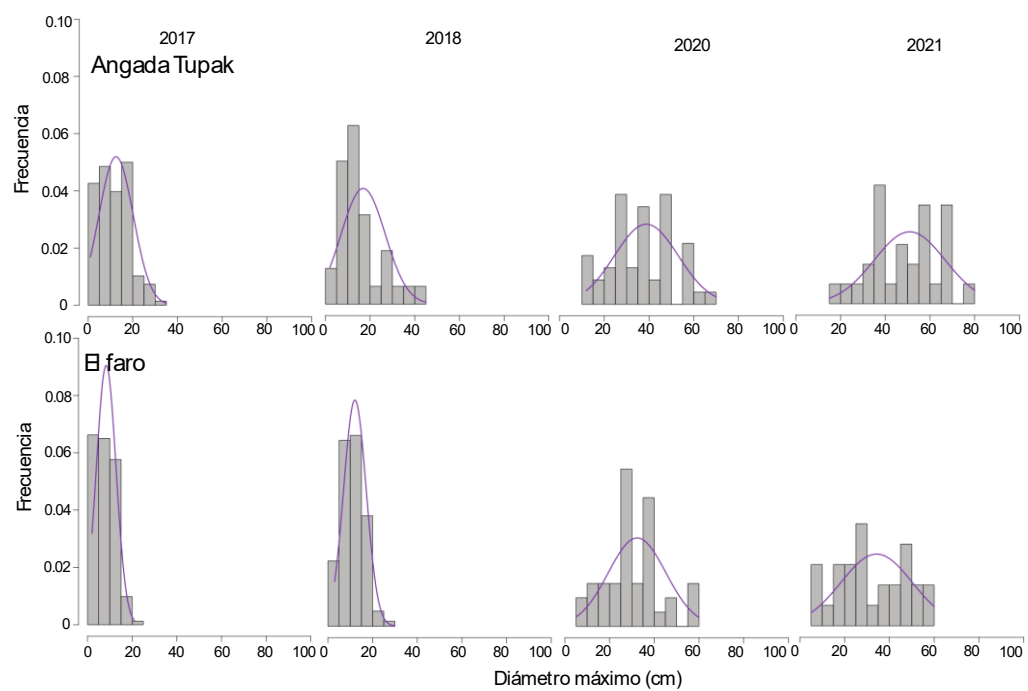
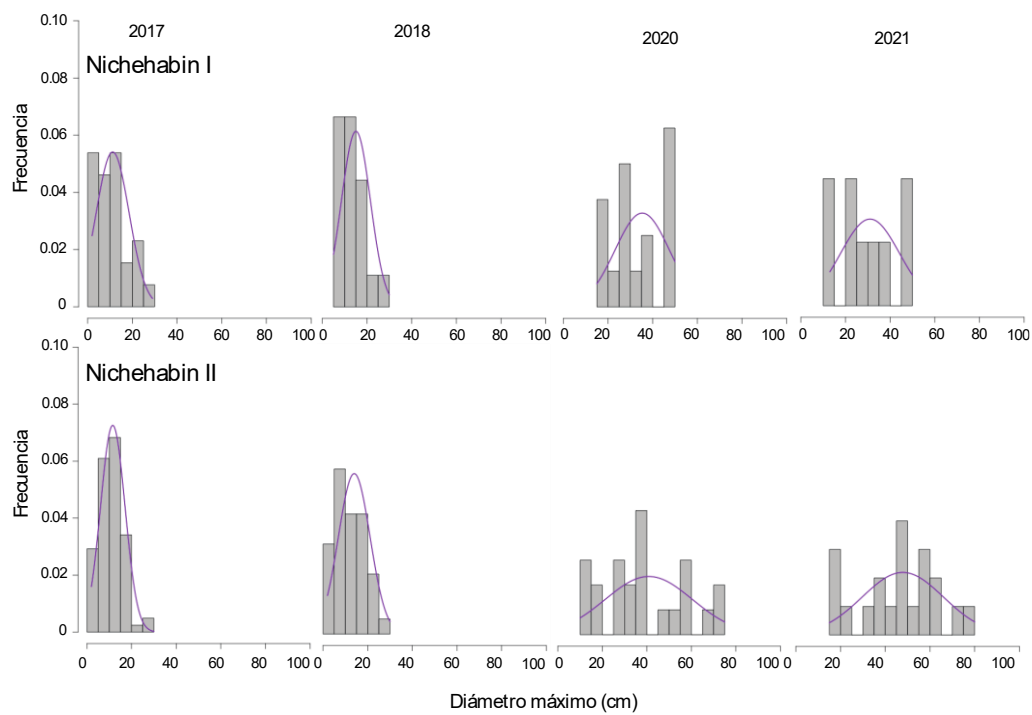
- McWilliam M, Hoogenboom MO, Baird AH, Kuo C-Y, Madin JS, Hughes TP (2018) Biogeographical disparity in the functional diversity and redundancy of corals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115:3084–3089
- Meesters EH, Hilterman M, Kardinaal E, Keetman M, De Vries M, Bak RPM (2001) Colony size-frequency distributions of scleractinian coral populations:: spatial and interspecific variation. Source: *Marine Ecology Progress Series* 209:43–54
- Meiling S, Muller EM, Smith TB, Brandt ME (2020) 3D photogrammetry reveals dynamics of Stony Coral Tissue Loss Disease (SCTLD) lesion progression across a thermal stress event. *Front Mar Sci* 7:597643
- Miller J, Waara R, Muller E, Rogers C (2006) Coral bleaching and disease combine to cause extensive mortality on reefs in US Virgin Islands. *Coral Reefs* 25:418
- Nash KL, Allen CR, Angeler DG, Barichievy C, Eason T, Garmestani AS, Graham NAJ, Granholm D, Knutson M, Nelson RJ, Nyström M, Stow CA, Sundstrom SM (2014) Discontinuities, cross-scale patterns, and the organization of ecosystems. *Ecology* 95:654–667
- Noonan SHC, Jones GP, Pratchett MS (2012) Coral size, health and structural complexity: Effects on the ecology of a coral reef damselfish. *Mar Ecol Prog Ser* 456:127–137
- Padilla Souza C, Navarro Espinoza E, García Medrano D, González Vázquez D, Gutiérrez Plata S, Ramírez Mata E, Estrada Saldivar N (2023) El efecto de la poda de *Acropora palmata* como estrategia para la obtención de tejido vivo en acciones de restauración arrecifal. *Rev Biol Trop* 71:e54910
- Palardy JE, Grottoli AG, Matthews KA (2005) Effects of upwelling, depth, morphology and polyp size on feeding in three species of Panamanian corals. *Mar Ecol Prog Ser* 300:79–89
- Pandolfi JM, Bradbury RH, Sala E, Hughes TP, Bjorndal KA, Cooke RG, McArdle D, McClenachan L, Newman MJH, Paredes G, Warner RR, Jackson JBC (2003) Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* (1979) 301:955–958
- Pandolfi JM, Jackson JBC (2006) Ecological persistence interrupted in Caribbean coral reefs. *Ecol Lett* 9:818–826
- Perry CT, Álvarez-Filip L (2018) Changing geo-ecological functions of coral reefs in the Anthropocene. *Funct Ecol* 1365-2435.13247
- Perry CT, Murphy GN, Kench PS, Smithers SG, Edinger EN, Steneck RS, Mumby PJ (2013) Caribbean-wide decline in carbonate production threatens coral reef growth. *Nat Commun* 4:1402
- Pratchett MS, Anderson KD, Hoogenboom MO, Widman E, Baird AH, Pandolfi JM, Edmunds PJ, Lough JM (2015) Spatial, temporal and taxonomic variation in coral growth - implications for the structure and function of coral reef ecosystems. *An Annual Review* 53:
- Raoult V, Reid-Anderson S, Ferri A, Williamson J (2017) How reliable Is Structure from Motion (SfM) over time and between observers? A case study using coral reef bommies. *Remote Sens (Basel)* 9:740
- Reichert J, Backes AR, Schubert P, Wilke T (2017) The power of 3D fractal dimensions for comparative shape and structural complexity analyses of irregularly shaped organisms. *Methods Ecol Evol* 8:1650–1658
- Richardson LE, Graham NAJ, Hoey AS (2017a) Cross-scale habitat structure driven by coral species composition on tropical reefs. *Sci Rep* 7:7557

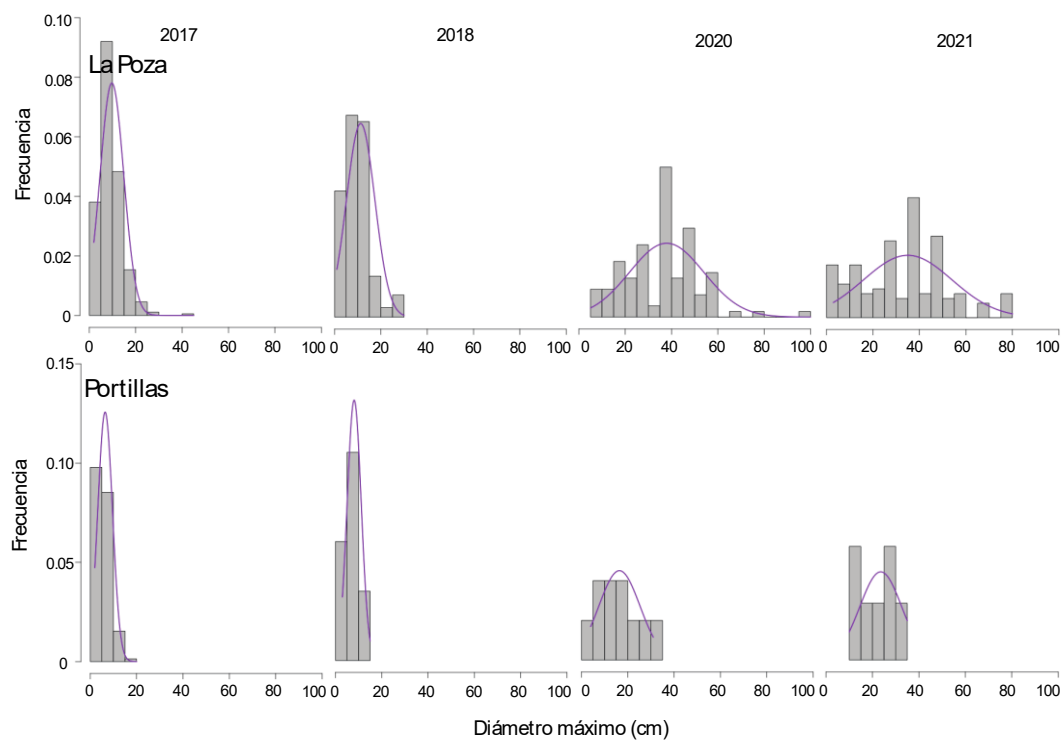
- Richardson LE, Graham NAI, Pratchett MS, Hoey AS (2017b) Structural complexity mediates functional structure of reef fish assemblages among coral habitats. *Environ Biol Fishes* 100:193–207
- Rocchini C, Cignoni P, Montani C, Pingi P, Scopigno R (2001) A low cost 3D scanner based on structured light. *Computer Graphics Forum* 20:299–308
- Rodríguez-Martínez RE, Banaszak AT, McField MD, Beltrán-Torres AU, Álvarez-Filip L (2014) Assessment of *Acropora palmata* in the Mesoamerican Reef System. *PLoS One* 9:e96140
- Rossi P, Castagnetti C, Capra A, Brooks AJ, Mancini F (2020) Detecting change in coral reef 3D structure using underwater photogrammetry: critical issues and performance metrics. *Applied Geomatics* 12:3–17
- Schlager S, Francois G (2017) Package “Rvcg” Title Manipulations of Triangular Meshes Based on the “VCGLIB” API.
- Sguerso D, Azzola A, Bianchi CN, Federici B, Gagliolo S, Morri C, Montefalcone M (2020) 3D photogrammetric surveys on coral reefs in the Maldives. 292–297
- Sloan NA (1982) Size and structure of echinoderm populations associated with different coexisting coral species at Aldabra Atoll, Seychelles. *Mar Biol* 66:67–75
- Stella JS, Jones GP, Pratchett MS (2010) Variation in the structure of epifaunal invertebrate assemblages among coral hosts. *Coral Reefs* 29:957–973
- Stimson J, Kinzie RA (1991) The temporal pattern and rate of release of zooxanthellae from the reef coral *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) under nitrogen-enrichment and control conditions. *J Exp Mar Biol Ecol* 153:63–74
- Todd PA (2008) Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biological Reviews* 83:315–337
- Tokeshi M, Arakaki S (2012) Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia* 685:27–47
- Tricas TC (1989) Prey selection by coral-feeding butterflyfishes: strategies to maximize the profit. 171–186
- Urbina-Barreto I, Chiroleu F, Pinel R, Fréchon L, Mahamadaly V, Elise S, Kulbicki M, Quod J-P, Dutrieux E, Garnier R, Henrich Bruggemann J, Penin L, Adjeroud M (2021) Quantifying the shelter capacity of coral reefs using photogrammetric 3D modeling: From colonies to reefscapes. *Ecol Indic* 121:107151
- Vardi T, Williams D, Sandin S (2012) Population dynamics of threatened elkhorn coral in the northern Florida Keys, USA. *Endanger Species Res* 19:157–169
- Veal CJ, Holmes G, Nunez M, Hoegh-Guldberg O, Osborn J (2010) A comparative study of methods for surface area and three dimensional shape measurement of coral skeletons. *Limnol Oceanogr Methods* 8:241–253
- Veron JEN (1996) *Corals in Space and Time: The Biogeography and Evolution of the Scleractinia*. J. E. N. Veron. Comstock/Cornell,
- Victoria-Salazar I, González EJ, Meave JA, Ruiz-Zárate M-Á, Hernández-Arana HA (2023) Stories told by corals, algae, and sea-urchins in a Mesoamerican coral reef: degradation trumps succession. *PeerJ* 11:e14680
- Weil E, Rogers CS (2011) Coral reef diseases in the atlantic-caribbean. *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Springer Netherlands, pp 465–491

- Williams DE, Miller MW (2012) Attributing mortality among drivers of population decline in *Acropora palmata* in the Florida Keys (USA). *Coral Reefs* 31:369–382
- Williams GJ, Graham NAJ (2019) Rethinking coral reef functional futures. *Funct Ecol* 33:942–947
- Wismer S, Tebbett SB, Streit RP, Bellwood DR (2019) Spatial mismatch in fish and coral loss following 2016 mass coral bleaching. *Science of the Total Environment* 650:1487–1498
- Zawada KJA, Dornelas M, Madin JS (2019a) Quantifying coral morphology. *Coral Reefs* 38:1281–1292
- Zawada KJA, Madin JS, Baird AH, Bridge TCL, Dornelas M (2019b) Morphological traits can track coral reef responses to the Anthropocene. *Funct Ecol* 33:962–975

Anexo 1.- Histogramas de frecuencia de tallas de *A. Palmata* en nueve sitios de restauración del Caribe mexicano.









Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No. 00141

Matrícula: 2192802085

Pérdida y recuperación de funciones ecológicas y estructurales en sitios de restauración de *Acropora palmata* en el Caribe mexicano.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 11:30 horas del día 9 del mes de febrero del año 2024 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

DR. RAMON ANDRES LOPEZ PEREZ
DR. LORENZO ALVAREZ FILIP
DRA. PATRICIA RAMIREZ ROMERO
DRA. ALMA PAOLA RODRIGUEZ TRONCOSO
DRA. ANASTAZIA TERESA BANASZAK

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretaria la última, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DE: SERGIO DAVID GUENDULAIN GARCIA

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

APROBAR

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

REVISÓ

MTRA. ROSALIA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS

DR. JOSE LUIS GOMEZ OLIVARES

PRESIDENTE

DR. RAMON ANDRES LOPEZ PEREZ

VOCAL

DR. LORENZO ALVAREZ FILIP

VOCAL

DRA. PATRICIA RAMIREZ ROMERO

VOCAL

DRA. ALMA PAOLA RODRIGUEZ TRONCOSO

SECRETARIA

DRA. ANASTAZIA TERESA BANASZAK