



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA  
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES  
(BIOLOGÍA MARINA)

“TASAS DE EXTENSIÓN LINEAR Y CALCIFICACIÓN EN CORALES DURANTE EL  
ÚLTIMO INTERGLACIAR”

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

ANDREA NICTE-HA MUÑOZ ARROYO

TUTOR:

DR. PAUL ANDREW BLANCHON

UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, PUERTO MORELOS

DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET

UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, PUERTO MORELOS

COMITÉ TUTOR

Dra. MA. DEL SOCORRO LOZANO GARCIA

INSTITUTO DE GEOLOGIA, UNAM

Dra. MA. LUISA MACHAIN CASTILLO

POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

Dr. HÉCTOR REYES BONILLA

POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

CD.MX., ENERO 2018



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## DEDICATORIAS

A mis padres, María de la Luz y José Manuel Muñoz.

A William Black por impulsarme a seguir adelante, su apoyo incondicional y compartir su vida conmigo.

A mi hermana y mejor amiga Sayuri Muñoz y esposo Maurizio Mascherini por sus consejos y amistad.

A mis hermanos Manuel y Miguel Angel Muñoz.

A Antonio Sarmiento por su amistad incondicional, por sus sabios consejos y quien siempre ha sido un ejemplo a seguir.

*«Nuestro planeta es muy frágil, hay que tratarlo con cariño [...] La Tierra es un lugar más bello para nuestros ojos que cualquiera que conozcamos. Pero esa belleza ha sido esculpida por el cambio: el cambio suave, casi imperceptible, y el cambio repentino y violento. En el cosmos no hay lugar que esté a salvo del cambio».*

*[...] Carl Sagan*

## AGRADECIMIENTOS ESPECIALES

Este trabajo fue realizado en el laboratorio de Geología Marina de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, UNAM con sede en Puerto Morelos, Quintana Roo, con el apoyo financiero de CONACyT Ciencia Básica No.104358 bajo la dirección del Dr. Paul Andrew Blanchon y Dr. Juan Pablo Carricart-Ganivet.

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM con sede en Ciudad Universtaria y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada (290611) durante el periodo 2011-2013.

Al Dr. Paul Andrew Blanchon, por el espacio brindado en el laboratorio de Geología Marina. Por aportarme su conocimiento, motivarme a continuar con la realización de la presente tesis. Por sus sabios consejos, su apoyo y amistad. Gran persona y ejemplo a seguir.

Al Dr. Juan Pablo Carricart-Ganivet por su asesoría y el espacio brindado en el laboratorio de esclerocronología. Sin lo cual no hubiera sido posible la realización del presente trabajo.

A los integrantes del jurado Dra. Ma. Del Socorro Lozano Garcia, Dra. Ma. Luisa Machain Castillo, Dr. Héctor Reyes Bonilla por sus comentarios y aportaciones.

Al Dr. Guillermo Jordan Garza, por su asesoría en la realización de los análisis estadísticos del presente trabajo, sus consejos y amistad incondicional.

Al Biólogo Rafael Valdés Cruz de la Jefatura de Fauna Marina de Xcaret por el permiso otorgado para la recolección de muestras en el parque Xcaret.

A la Dra. Aurora Beltrán-Torres por aportar su conocimiento sobre la identificación de especies de corales.

A Nancy Cabanillas, Israel Ortega y mis compañeros José Estrada y Blanca Quiroga, de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales (UASA) ICMYL-UNAM por la ayuda con el corte de lajas y la técnica de densitometría óptica.

Al laboratorio de Biología Molecular de la UASA y mi compañera Esmeralda Pérez por la ayuda con la preparación de la solución utilizada para la técnica de tinción de lajas de coral.

# RESUMEN

---

Los arrecifes de coral, son una fuente importante de estudio, por ser excelentes indicadores de las variaciones ambientales y climáticas que ocurren a través del tiempo. Algunas especies de corales escleractínios, forman bandas al ir depositando carbonato de calcio a lo largo del tiempo durante su crecimiento. Las características de estas bandas de crecimiento dependen de las condiciones ambientales y climáticas, principalmente la temperatura superficial del océano (TSO) local, por lo que pueden ser utilizadas como proxys ambientales. El objetivo de este estudio fue determinar los parámetros de crecimiento (extensión linear, densidad y tasa de calcificación) por medio de las bandas de densidad registradas en corales escleractínios de la especie *Orbicella faveolata* (anteriormente *Montastraea faveolata*, *sensu* Budd *et. al.*, 2012) del arrecife fósil de Xcaret, Quintana Roo; los cuales crecieron durante el primer estadio (+3m) de incremento de nivel del mar que ocurrió en el último interglaciar y se encuentran bien preservados, así como en corales modernos de la misma especie de Bahía Chac y la Bahía de Akumal. Con los datos obtenidos, fue posible hacer una comparación entre los corales fósiles de dos ambientes diferentes (laguna y frente arrecifal) y entre los corales fósiles y modernos del ambiente de la laguna arrecifal. Lo cual permitió inferir las condiciones que afectaron el crecimiento de los *O. faveolata* fósiles y con ello poder diferenciar entre alteraciones naturales y antropogénicas. Lo cual, ha tomado importancia en las últimas décadas dado el escenario de Calentamiento Global Antropogénico (AGW), resultado del aumento de concentraciones de gases de efecto invernadero, cuyos principales efectos son el incremento de la temperatura de las aguas superficiales del Océano (TSO), la acidificación de las aguas marinas y el incremento del nivel medio del mar, que causan impactos de magnitud y sentido variable sobre las comunidades coralinas formadoras de arrecifes o corales hermatípicos. Estos efectos son interdependientes, por lo que es de gran importancia evaluar su influencia a futuro sobre dichas comunidades.

Para analizar el patrón de bandeo de los corales, realizamos cortes paralelos al eje de máximo crecimiento de colonias de corales, de la zona de la laguna, correspondiente al transecto del primer estadio de desarrollo arrecifal, cuando el mar subió +3 m sobre el nivel actual y el cual ha sido datado mediante U/Th, en  $\sim 122.12 \pm 0.52$  Ka; así como también del frente del arrecife fósil de Xcaret, en donde los corales están bien expuestos. De los cuales, obtuvimos lajas que varían en grosor de 7-15 mm; también se obtuvieron lajas de  $\sim 7$  mm de grosor de 2 colonias de corales modernos pertenecientes a la zona de la laguna arrecifal de Bahía Chac y la Bahía de Akumal respectivamente. Las cuales fueron proporcionadas por el laboratorio de esclerocronología de la UASA, Puerto Morelos, quienes obtuvieron núcleos de 3 cm de diámetro y  $\sim 38$  cm de longitud, a lo largo del eje principal de crecimiento de las colonias de corales y posteriormente hicieron los cortes en cada núcleo para la obtención de lajas. Las lajas se sometieron a la técnica de rayos-X, con el objetivo de obtener radiografías en las cuales es posible observar el patrón de crecimiento anual en forma de pares de bandas de alta y baja densidad que estos corales presentan, lo cual permitió determinar las características de crecimiento anual (densidad ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ), tasa de extensión linear ( $\text{cm}/\text{año}^{-1}$ ) y tasa de calcificación ( $\text{g}/\text{cm}^2/\text{año}$ )), utilizando la técnica de densitometría óptica. Estos datos, se obtuvieron de áreas de las lajas del esqueleto coralino en donde el bandeo es claro, y en el caso de los corales fósiles también se tomó en cuenta que en estas áreas la aragonita estuviera bien preservada, sin alteración diagenética a calcita (para poder estimar la densidad). Al comparar los datos anteriores, fue posible identificar diferencias en los parámetros de crecimiento esquelético entre *O. faveolata* fósiles de Xcaret que datan del Pleistoceno y *O. faveolata* modernos de la Bahía de Akumal y Bahía Chac. Lo cual indica diferencias entre la TSO del presente y el último máximo Interglaciario, y proporciona más información sobre el efecto que tendrá el rápido incremento de la TSO ocasionado por el Calentamiento Global Antropogénico sobre las tasas de crecimiento de *Orbicella faveolata* en esta área de la Península de Yucatán en el futuro.

# INDICE

<b>DEDICATORIAS</b> .....	ii
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	iii
<b>RESUMEN</b> .....	iv
<b>INDICE DE TABLAS</b> .....	vii
<b>INDICE DE FIGURAS</b> .....	viii
<b>PRESENTACION</b> .....	1
<b>CAPITULO 1</b>	
1.1-REGISTROS DEL LIG.....	2
1.2-LOS CORALES COMO PROXYS DE TEMPERATURA Y CAMBIOS DEL NIVEL DEL MAR DURANTE EL LIG.....	7
1.3-FACTORES DE FORZAMIENTO Y RETROALIMENTACION POSITIVA EN LOS CAMBIOS CLIMATICOS.....	10
1.4-RELACION DEL LIG CON EL PRESENTE .....	12
1.5-IMPORTANCIA DEL ESTUDIO DEL LIG.....	13
1.6-UTILIZACION DE CORALES HERMATIPIICOS PARA EL ESTUDIO DEL LIG.....	14
1.7-UTILIZACION DEL BANDEO DE DENSIDAD EN CORALES HERMATIPIICOS COMO PROXY AMBIENTAL.....	17
1.8-FACTORES QUE CONTROLAN LA TASA DE CRECIMIENTO EN CORALES MODERNOS.....	19
1.8.1-TASA DE CALCIFICACION.....	20
1.8.2-TASA DE EXTENSION LINEAR ANUAL.....	24
1.9-LAS TRES ESPECIES DEL COMPLEJO <i>Orbicella annularis</i> .....	28
1.9.1- NUEVA CLASIFICACION DEL GENERO <i>Montastraea</i> .....	29
1.9.2- GENERALIDADES DE <i>Orbicella faveolata</i> .....	30
<b>CAPITULO 2</b>	
2.1-ANTECEDENTES.....	32
2.2-JUSTIFICACION.....	35
2.3-PREGUNTA DE INVESTIGACION JUSTIFICACION.....	36
2.4-HIPOTESIS.....	36
2.5-OBJETIVOS.....	37
2.6-ÁREA DE ESTUDIO.....	38
2.7 CARACTERISTICAS DE LA PENINSULA DE YUCATAN.....	42
2.8- ARRECIFE FOSIL.....	52
2.9. -ARRECIFES MODERNOS (BAHIA CHAC y BAHIA DE AKUMAL).....	59
<b>CAPITULO 3</b>	
3.1-METODOS.....	64
3.2-COLECTA DE MUESTRAS DE CORALES FOSILES.....	64
3.3-COLECTA DE MUESTRAS DE CORALES MODERNOS.....	66
3.4 - TOMA DE RADIOGRAFIAS.....	68
3.5 - DETERMINACION DEL CONTENIDO DE ARAGONITA EN LAS COLONIAS DE CORALES FOSILES DEL GENERO <i>Orbicella</i> .....	70
3.6 - DETERMINACION DE LAS CARACTERISTICAS DE CRECIMIENTO A PARTIR DEL BANDEO DE DENSIDAD EN CORALES FOSILES.....	72
3.7-ANALISIS ESTADISTICOS.....	80
3.8-IDENTIFICACION DE ESPECIES DE LAS COLONIAS DE CORALES FOSILES COLECTADAS.....	83
ANEXO.....	85
<b>CAPITULO 4</b>	

4.1-RESULTADOS .....	95
4.2 - IDENTIFICACION DE ESPECIES DE COLONIAS DE CORALES FOSILES DE ACUERDO A LAS CARACTERISTICAS DE LOS CORALITOS.....	95
4.3-IDENTIFICACION DE ESPECIES DE COLONIAS DE CORALES FOSILES DE ACUERDO AL PATRON DE BANDEO.....	115
4.4-PARAMETROS DE CRECIMIENTO.....	118
4.4.1-DIFERENCIAS EN LA TASA DE CRECIMIENTO ENTRE LAS COLONIAS DE CORALES FOSILES DE LA LAGUNA Y DEL FRENTE ARRECIFAL.....	118
4.4.2-DIFERENCIAS EN LA TASA DE CRECIMIENTO ENTRE LOS CORALES FOSILES DEL FRENTE CON LOS DE LA LAGUNA ARRECIFAL.....	126
4.4.3 – DIFERENCIAS DE LA TASA DE CRECIMIENTO DE LOS CORALES FOSILES CON LOS RECIENTES OBTENIDOS DE LA LAGUNA ARRECIFAL.....	129
ANEXO.....	132

## CAPITULO5

5.1DISCUSION.....	149
5.2 - IDENTIFICACION DE ESPECIES DE CORALES FOSILES.....	149
5.3 – OBTENCION DE LOS PARAMETROS DE CRECIMIENTO.....	154
5.3.1- DIFERENCIAS EN LA TASA DE CRECIMIENTO ENTRE LAS COLONIAS DE CORALES FOSILES DE LA LAGUNA Y DEL FRENTE ARRECIFAL.....	159
5.3.2-DIFERENCIAS EN LA TASA DE CRECIMIENTO ENTRE LOS CORALES FOSILES DEL FRENTE CON LOS DE LA LAGUNA ARRECIFAL.....	164
5.3.3-DIFERENCIAS EN LA TASA DE CRECIMIENTO DE LOS CORALES FOSILES CON LOS RECIENTES OBTENIDOS DE LA LAGUNA ARRECIFAL.....	186
5.4.CONCLUSIONES.....	197
REFERENCIAS.....	206

## TABLAS

<b>Tabla 1.1.</b> Tasa de extensión, densidad y tasa de calcificación de <i>Orbicella annularis</i> ( <i>Montastraea annularis</i> ) para varias localidades del Atlántico tropical. Máximos y mínimos de cada parámetro entre paréntesis (Carricart-Ganivet & Díaz, 2009). Se incluyen los resultados obtenidos en este estudio para una colonia fósil, colectada en la laguna arrecifal de Xcaret.....	27
<b>Tabla 3.1</b> Datos de colecta de colonias de corales fósiles.....	85
<b>Tabla 3.2</b> Datos de colecta de colonias de corales modernos.....	88
<b>Tabla 3.3.</b> Características utilizadas convencionalmente para la identificación de las tres especies hermanas del complejo <i>Orbicella annularis</i> (antes <i>Montastraea annularis</i> ).....	89
<b>Tabla 4.1</b> Diámetro de los coralitos de las colonias colectadas en la Laguna arrecifal.....	99
<b>Tabla 4.2.</b> Diámetro de los coralitos de las colonias colectadas en el Frente arrecifal.....	102
<b>Tabla 4.3.</b> Distancia entre los coralitos de las colonias fósiles de la laguna arrecifal.....	106
<b>Tabla 4.4.</b> Distancia entre los coralitos del Frente arrecifal.....	109
<b>Tabla 4.5.</b> Determinación del Contenido de Aragonita por medio de la técnica utilizada para teñir minerales de carbonato (solución de Feigl).....	132
<b>Tabla 4.6</b> Parámetros de crecimiento obtenidos por medio de la técnica de densitometría óptica para las colonias fósiles colectadas en la Laguna arrecifal.....	135
<b>Tabla 4.7</b> Parámetros de crecimiento obtenidos por medio de la técnica de densitometría óptica para las colonias fósiles colectadas en el Frente arrecifal.....	138
<b>Tabla.4.8</b> Parámetros de crecimiento obtenidos por medio de la técnica de densitometría óptica para las colonias fósiles colectadas en la Laguna arrecifal.....	141



<b>Tabla.4.9</b> Parámetros de crecimiento obtenidos por medio de la técnica de densitometría óptica para las colonias fósiles colectadas en el Frente arrecifal.....	<b>142</b>
<b>Tabla.4.10.</b> Se presentan las lajas de las diferentes colonias colectadas en el Frente arrecifal de Xcaret y la especie de acuerdo al patrón de bandeado observado y los valores de los parámetros de crecimiento obtenidos en este estudio.....	<b>145</b>
<b>Tabla 5.1.</b> Tasa de extensión, densidad y tasa de calcificación de <i>Orbicella faveolata</i> para varias localidades del Atlántico tropical. Se incluyen los resultados obtenidos en este estudio con máximos y mínimos de cada parámetro entre paréntesis.....	<b>184</b>
<b>Tabla 5.2.</b> Tasa de extensión, densidad y tasa de calcificación de <i>Montastraea faveolata (Orbicella faveolata)</i> para Golfo de México y Florida Keys.....	<b>185</b>

## FIGURAS

<b>Fig.1.1</b> Secuencia típica de terrazas marinas erosiónales.....	<b>9</b>
<b>Fig.1.2</b> Anatomía de un coral. Las zooxantelas (color amarillo) se encuentran dentro del tejido del coral. El coral está formado por pólipos (= bocas con tentáculos) Far-Reaching-Ecological-Systems. <a href="https://www.bwhance.net/gallery/4040147/">https://www.bwhance.net/gallery/4040147/</a> .....	<b>19</b>
<b>Fig.1.3.</b> Diagrama esquemático del lado izquierdo; muestra los procesos meteorológicos clave y los requerimientos de los corales que controlan la calcificación, fotosíntesis, y sobrevivencia. Adaptado de Crabbe <i>et. al.</i> (2008a) y Crabbe <i>et. al.</i> (2008b). Tomado de Crabbe, 2008. Del lado derecho; restricciones y condiciones ideales de crecimiento de los arrecifes de coral. Los números fuera de las flechas ilustran los factores limitantes para el crecimiento de los corales. Los valores dentro de los cuadros representan las condiciones ideales (James y Bourque, 1992).....	<b>20</b>
<b>Fig.1.4.</b> Se muestra una colonia de <i>Orbicella faveolata</i> .....	<b>31</b>
<b>Fig. 2.1.</b> Mapa que muestra las aéreas de estudio, Arrecife fósil de Xcaret y los arrecifes modernos de Bahía Chac y Akumal. Formando parte de la Franja arrecifal que bordea a la Península de Yucatán y forma al SAM en México.....	<b>39</b>
<b>Fig. 2.2</b> Diagrama que muestra la dinámica de las aguas subterráneas en la zona costera de la Península de Yucatán. Tomado de Molina <i>et. al.</i> , (1998).....	<b>46</b>
<b>Fig. 2.3</b> Mapa de Xcaret; del lado derecho, se muestra el parque marino de Xcaret construido dentro de los depositos arrecifales del Pleistoceno tardío y del lado izquierdo el mapa de los depósitos arrecifales del Pleistoceno a lo largo de la periferia de la Península, los cuales están restringidos a un área de ~10Km. Tomado de Blanchon, 2010.....	<b>54</b>
<b>Fig. 2.4</b> Transecto arrecifal inferior; se presenta el desarrollo y la zonación arrecifal y se muestran las áreas de colecta de los corales fósiles <i>Montastraea faveolata (Orbicella faveolata)</i> para este estudio; indicadas con un círculo rojo.....	<b>57</b>
<b>Fig. 2.5</b> Se observa la transición entre la muerte del transecto arrecifal inferior y el comienzo de la formación del transecto arrecifal superior.....	<b>58</b>
<b>Fig. 2.6</b> Transecto arrecifal superior fósil de Xcaret correspondiente a la máxima elevación de +6m del nivel del mar, descrito anteriormente de acuerdo a Blanchon, (2010). Se presenta el desarrollo y la zonación arrecifal.....	<b>58</b>
<b>Fig.2.7</b> Mapa que muestra los sitios de muestreo de los corales modernos.....	<b>59</b>
<b>Fig.2.8</b> Sistema Arrecifal de Akumal, Quintana Roo. Se muestran las tres aéreas que lo conforman.....	<b>60</b>
<b>Fig. 2.9</b> Perfil de la Bahía de Akumal, y Bahía Chac Quintana Roo. Se presenta el desarrollo y la zonación arrecifal I. Línea de costa; II Laguna Arrecifal; III Terraza arrecifal; IV. Cresta Arrecifal; V. Arrecife Frontal; VI. Talud arrecifal. Y se muestra el área de colecta de los corales <i>Montastraea faveolata (Orbicella faveolata)</i> del presente estudio; Laguna arrecifal (*).Tomado de Alva-Basurto,2007.....	<b>63</b>
<b>Fig 2.10</b> Diagrama que ilustra la distribución de las diferentes formas de crecimiento de las colonias de coral (James y Bourque, 1992).....	<b>64</b>
<b>Fig 3.1.</b> Mapeo de los sitios de colecta designados en la zona del arrecife fósil del último interglaciario que	

actualmente se encuentra tierra adentro y que alcanza una altura de 6 m sobre el nivel del mar actual, Los puntos en rojo muestran los sitios de colecta en la laguna arrecifal; los puntos en azul los sitios de colecta en el frente arrecifal en donde las colonias de corales fósiles del género <i>Orbicella faveolata</i> (antes <i>Montastraea faveolata</i> ) están bien expuestas.....	65
<b>Fig. 3.2.</b> Mapeo del sitio designado, en la zona de la laguna arrecifal de la Bahía de Akumal con colonias de corales fósiles del género <i>Montastraea faveolata</i> para la extracción de núcleo. El punto rojo muestra el sitio de colecta en la laguna del arrecife.....	66
<b>Fig.3.3.</b> Mapeo del sitio designado, en la zona de la laguna arrecifal de la Bahía Chac con colonias de corales fósiles del género <i>Montastraea faveolata</i> para la extracción de núcleo. El punto rojo muestra el sitio de colecta en la laguna del arrecife.....	67
<b>Fig.3.4.</b> Positivo de radiografía de rayos-X de lajas de la colonia 1. Se muestran los estándares; barra de aluminio, escalera y cuña de aragonita de <i>Tridacnia máxima</i> de densidad conocida y las lajas, en donde se observan los pares de bandas de densidad; bandas claras (mayor densidad) y bandas oscuras (menor densidad).....	69
<b>Fig. 3.5</b> Controles para la determinación del contenido de aragonita; A) fragmento de coral moderno con contenido total de aragonita. B) fragmento de coral fósil con contenido de aragonita y calcita.....	71
<b>Fig. 3.6.</b> A) Laja libre de sedimento antes de la tinción; B) Laja teñida con la solución de Feigl, en la cual se revelan en color negro las zonas con contenido de aragonita; C) Radiografía de la laja, en la cual se observó el bandeado y se eligió el track para realizar la densitometría.....	72
<b>Fig. 3.7</b> Se muestran las imágenes digitalizadas invertidas de la radiografía de rayos -X; la línea roja indica el track elegido con el densitómetro del programa computacional Image J, a través de las de los diferentes objetos que aparecen en la radiografía.....	73
<b>Fig 3.8.</b> Grafica del semi-logaritmo de la densidad óptica vs. distancia a través de las imágenes de rayos-X de la barra de aluminio posicionada a través del eje ánodo (derecha de la figura) – cátodo (izquierda de la figura) de la máquina de rayos-X.....	75
<b>Fig. 3.9.</b> Grafica semi-log de la densidad óptica vs. densidad x grosor de la cuña en una imagen digitalizada de la cuña de aragonita obtenida de la concha de la almeja gigante, <i>Tridacnia máxima</i> .....	76
<b>Fig. 3.10.</b> Se muestra la Laja libre de sedimento antes de la tinción, la laja teñida con la solución de Feigl, en la cual se revelan en color negro las zonas con contenido de aragonita, y la Radiografía de la laja, con el track elegido para medir el grosor de la laja del esqueleto coralino a intervalos de 10mm con un ‘Vernier digital’ (el grosor de la laja varía de ~ 7-8mm) para posteriormente realizar la densitometría sobre la radiografía.....	77
<b>Fig. 3.11.</b> Perfil de densidad, obtenido de la gráfica de Densidad vs. Distancia a lo largo del track de una laja del esqueleto de coral de 8 mm de grosor, cortada a partir del eje de máximo crecimiento del esqueleto de una colonia del coral <i>Montastraea annularis</i> , colectada para este estudio en el Túnel de Jaguares del arrecife fósil de XCARET.....	78
<b>Fig. 3.12.</b> Perfil de densidad (densidad vs. distancia), correspondiente la laja P2 de la colonia 1 de coral fósil, de la especie <i>Montastraea annularis</i> , colectada en el Túnel de Jaguares. Cada par de bandas (1cm) corresponde a 1 año. En esta laja están contenidos 11 años de crecimiento.....	80
<b>Fig. 4.1.</b> Características del Esqueleto que distinguen a <i>Orbicella faveolata</i> de <i>Orbicella annularis</i> .....	95
<b>Fig. 4.2.</b> En las figuras superiores se muestra el esqueleto coralino de una colonia de <i>Orbicella faveolata</i> y en las figuras inferiores el acercamiento de sus corallitos. Fotografías tomadas de NIMITA: <a href="http://nmita.geology.uiowa.edu/nmita/speciesDetails.page?genusNmFrmSp=Montatraeal&amp;speciesName=faveolata">http://nmita.geology.uiowa.edu/nmita/speciesDetails.page?genusNmFrmSp=Montatraeal&amp;speciesName=faveolata</a> .....	96
<b>Fig. 4.3.</b> En las figuras superiores se muestra el esqueleto coralino de una colonia de <i>Orbicella annularis</i> y en las figuras inferiores el acercamiento de sus corallitos. Fotografías tomadas de NIMITA: <a href="http://nmita.geology.uiowa.edu/nmita/speciesDetails.page?genusNmFrmSp=Montatraeal&amp;speciesName=annularis">http://nmita.geology.uiowa.edu/nmita/speciesDetails.page?genusNmFrmSp=Montatraeal&amp;speciesName=annularis</a> .....	97

- Fig. 4.4.** A. Diagrama que muestra las líneas que miden algunos de los caracteres de los corallitos para la identificación de especies de corales: CD (diámetro del corallito), NND (distancia entre corallitos), CLW (ancho de la columela), TT (grosor de la teca), s (largo, del septo), STP (grosor del septo), CST (grosor de la costa). B. Acercamiento de un corte vertical de la colonia 4, obtenida del Sitio 2 (Rio Maya) de la Laguna arrecifal en el arrecife fósil de Xcaret. Se muestra el área en donde se midió el diámetro de los corallitos, la cual abarca de un extremo a otro de la parte interna de la pared del corallito. Las mediciones se hicieron con una escala ajustada a 10 mm; la barra de la imagen representa 1mm.....**98**
- Fig. 4.5.** Se muestra la dispersión de los grupos de datos de los diámetros de los corallitos de las colonias de corales fósiles de la Laguna arrecifal. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.....**100**
- Fig. 4.6.** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de los diámetros de los corallitos de las colonias de corales fósiles de la Laguna arrecifal sin incluir a la colonia 1. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y los valores extremos.....**101**
- Fig. 4.7** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de los diámetros de los corallitos de las colonias de corales fósiles del Frente arrecifal. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.....**104**
- Fig. 4.8.** A. Diagrama que muestra las líneas que miden algunos de los caracteres de los corallitos para la identificación de especies de corales: CD (diámetro del corallito), NND (distancia entre corallitos), CLW (ancho de la columela), TT (grosor de la teca), s (largo, del septo), STP (grosor del septo), CST (grosor de la costa). B. Acercamiento de un corte vertical de la colonia 4, obtenida del Sitio 2 (Rio Maya) de la Laguna arrecifal. Se observa el área en donde se midió la distancia al corallito más lejano del lado izquierdo, la línea va de la parte interna de la pared de un corallito a otro. Las mediciones se hicieron con una escala ajustada a 10 mm; la barra de la imagen representa 1mm.....**105**
- Fig. 4.9.** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de la distancia entre corallitos de las colonias de corales fósiles de la Laguna arrecifal. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.....**107**
- Fig. 4.10.** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de la distancia entre corallitos de las colonias de corales fósiles de la Laguna arrecifal sin incluir a la colonia 1. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.....**108**
- Fig. 4.11.** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de la distancia entre corallitos de las colonias de corales fósiles del Frente arrecifal sin incluir a la colonia 6. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.....**110**
- Fig4.12.** A) Acercamiento de un corte vertical de la colonia 1, colectada en el Túnel de Jaguares, en la Laguna arrecifal en donde se observa una distancia mayor entre corallitos, es decir el coenostelo está más desarrollado, lo cual corresponde con *M. annularis* (*O. annularis*) B) Corresponde a un corte vertical de la colonia 4, colectada en el Rio Maya en la laguna arrecifal, el coenostelo está menos desarrollado consistente con los datos reportados para la especie *M. faveolata* (*O. faveolata*).....**111**
- Fig. 4.13** A) se presentan algunas de las estructuras que se miden en corallitos individuales, las cuales ayudan a la identificación de especies de corales. CD, diámetro del cáliz; CL, diámetro de la columela; SL1, long del septo primario; SW1, ancho del septo primario; SL3, long. del septo terciario; CSM, distancia de la pared al cáliz más cercano; CSX, distancia de la pared al cáliz vecino más lejano (Weil & Knowlton, 1994). B) acercamiento de un corte vertical de la colonia 4, obtenida del Sitio 2 (Rio Maya) de la Laguna arrecifal, en donde se observan los corallitos cercanamente empaquetados). C) Acercamiento de un corallito de la colonia 4 del Sitio 2 (Rio Maya) de la Laguna arrecifal; se observa el grosor del septo (gs).....**112**
- Fig. 4.14** A) Acercamiento de un corallito erosionado de la colonia 4 fósil, colectada en la Laguna arrecifal para este estudio, en donde se observa que la pared del corallito (pc) es más delgada, correspondiente con la

- especie *Orbicella faveolata*; B) Muestra un coralito erosionado de la colonia 1 fósil, colectada en la Laguna arrecifal, en donde se observa que la pared del coralito (pc) es más gruesa, correspondiente con la especie *Orbicella annularis*. Las dos imágenes del lado derecho ilustran los coralitos no erosionados correspondientes a cada especie. Tomado de Budd & Klauss (2001).....113
- Fig. 4.15.** Acercamiento de la pared del coralito y costosepto de las tres especies del complejo *M. annularis*.....114
- Fig.4.16.** a) Positivos de Radiografías de rayos-X de lajas de colonias de *Orbicella annularis*, en donde se observan las bandas de densidad: a) colonia moderna colectado en Costa Rica (Guzmán & Cortez, 1989); b) colonia fósil del Pleistoceno, datado en 125,000 años colectada en Colleton, Barbados (Mesolella et al. 1970; c) colonia moderna del Caribe (Weber & White, 1976); d) colonia 1 fósil colectada en el Túnel de Jaguares, en XCARET (este estudio).....115
- Fig.4.17** a) Positivos de Radiografías de rayos-X de lajas de colonias de *Orbicella faveolata*, en donde se observan las bandas de densidad: a) colonia 3 fósil colectada en el Rio Maya, en XCARET (este estudio). colonia moderna colectado en Costa Rica (Guzmán & Cortez, 1989); b) colonia moderna colectado en Costa Rica (Guzmán & Cortez, 1989); c) colonia moderna del Akumal colectada por Carricart-Ganivet, utilizada para este estudio; d) colonia moderna del Bahía Chac colectada por Carricart-Ganivet, utilizada para este estudio.....116
- Fig.4.18.** a) Positivos de Radiografías de rayos-X de lajas de corales columnares, en donde se observan las bandas de densidad: a) colonia 5 fósil del Pleistoceno colectada en el Rio Maya, en XCARET (este estudio) b) Coral columnar del Pleistoceno, colectado en Barbados (Holcomb et al., 2004).....117
- Fig.4.19.** Grafica de las medias obtenidas de los valores de Extensión Linear de las colonias de la Laguna arrecifal. Se puede observar que la colonia 1 que corresponde a la especie *M. annularis* presenta el valor de Extensión linear promedio mas alto en comparación con el resto de las colonias, las cuales corresponden a la especie *M. faveolata*.....119
- Fig. 4.20.** Se muestran las diferencias en los perfiles de densitometría entre *M. annularis* y *M. faveolata*. A) Perfil de densitometría de una laja de la colonia 1, perteneciente a la especie *M. annularis* (o. *annularis*), con promedio de Extensión linear de 1.197 (cm/año<sup>-1</sup>); B) Perfil de densitometría de la colonia 4, colectada en el Rio Maya (sitio 2), pertenece a la especie *Montastraea Faveolata* (*Orbicella faveolata*), con un valor de extensión linear promedio de 0.75.....119
- Fig. 4.21.** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de las tasas de extensión linear de las colonias de corales fósiles de la Laguna arrecifal sin incluir a la colonia 1. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.....120
- Fig. 4.22** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de la densidad (g/cm<sup>3</sup>) de las colonias de corales fósiles de la Laguna arrecifal sin incluir a la colonia 1. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.....122
- Fig. 4.23.** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de la Tasa de Calcificación (g/cm<sup>2</sup>/año<sup>-1</sup>) de las colonias de corales fósiles de la Laguna arrecifal sin incluir a la colonia 1. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.....123
- Fig. 4.24.** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de las tasas de extensión linear (cm/año<sup>-1</sup>) de las colonias de corales fósiles del Frente arrecifal. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.....124
- Fig. 4.25.** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de la densidad (g/cm<sup>3</sup>) de las colonias de corales fósiles del Frente arrecifal. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.....125
- Fig. 4.26** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de la Tasa de Calcificación (g/cm<sup>2</sup>/año<sup>-1</sup>) de las colonias de corales fósiles del Frente arrecifal. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos,

mínimos y valores extremos.....	126
<b>Fig.4.27.</b> En la gráfica se observan diferencias significativas en el promedio de la Tasa de extensión Linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ ) entre los corales fósiles del Frente y la Laguna arrecifal ( $p= 2.2\text{e-}16 < 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Siendo los corales del Frente los que mostraron valores de densidad promedio menores en comparación con los de la Laguna arrecifal.....	127
<b>Fig.4.28.</b> Se observan diferencias significativas en el promedio de la Densidad ( $\text{g/cm}^3$ ) entre los corales del Frente y la laguna arrecifal ( $p= < 2.2\text{e-}16$ menor de 0.05, Mann-Whitney U Test). Siendo las colonias de corales del Frente las que mostraron valores de densidad promedio mayores en comparación con los de la Laguna.....	128
<b>Fig.4.29</b> En la gráfica se observan diferencias significativas en el promedio de la Tasa de Calcificación ( $\text{g/cm}^2/\text{año}^{-1}$ ) entre los corales del Frente arrecifal y la Laguna arrecifal ( $p= 5.955\text{e-}05 < 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Siendo las colonias de corales del Frente las que mostraron los valores de calcificación promedio mayores en comparación con los de la Laguna arrecifal.....	129
<b>Fig.4.30.</b> En la figura se observan diferencias significativas en el promedio de la Tasa de extensión Linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ ) entre los corales Fósiles y Recientes ( $p= 9.224\text{e-}06 < 0.05$ , prueba de t). Siendo los corales Fósiles de la laguna arrecifal los que mostraron valores de Extensión Linear promedio menores en comparación con los Recientes del mismo ambiente arrecifal.....	130
<b>Fig. 4.31.</b> En la gráfica no se observa Diferencias significativas en el promedio de la Densidad ( $\text{g/cm}^3$ ) entre los corales Fósiles y los Modernos de la laguna arrecifal ( $p= 0.2467 > 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Sin embargo, los corales Fósiles mostraron valores de densidad promedio ligeramente mayores que los Recientes.....	131
<b>Fig. 4.32.</b> En la gráfica se observan diferencias en el promedio de la Tasa de Calcificación ( $\text{g/cm}^2/\text{año}^{-1}$ ) entre los corales Fósiles en comparación con los de Recientes de la Laguna arrecifal ( $p= 6.139\text{e-}05 < 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Los corales de Fósiles mostraron valores de calcificación promedio menores que los Recientes.....	132
<b>Fig. 5.1</b> Se muestra la dispersión de los grupos de datos de los diámetros de los corallitos de las colonias de corales fósiles de la Laguna arrecifal. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.....	150
<b>Fig.5.2</b> Gráfica de las medias obtenidas de los valores de Extensión Linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ ) de las colonias de la Laguna arrecifal. Se puede observar que la colonia 1 que corresponde a la especie <i>M. annularis</i> presenta el valor de Extensión linear promedio más alto en comparación con el resto de las colonias, las cuales corresponden a la especie <i>M. faveolata</i> .....	154
<b>Fig.5.3</b> Esquema de la morfología de los corales escleractínios.....	158
<b>Fig. 5.4</b> Se muestra la dispersión de los grupos de datos de la tasa de extensión linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ ) de las colonias 2-8 de corales fósiles de la Laguna arrecifal; sin incluir a la colonia 1 por tratarse de <i>Orbicella annularis</i> . En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.....	160
<b>Fig.5.5</b> Se muestra la dispersión de los grupos de datos de la Densidad ( $\text{g/cm}^3$ ) y la tasa de calcificación ( $\text{g/cm}^2/\text{año}^{-1}$ ) de las colonias 2-8 de corales fósiles de la Laguna arrecifal; sin incluir a la colonia 1 por tratarse de <i>Orbicella annularis</i> . En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.....	161
<b>Fig. 5.6</b> Se muestra la dispersión de los grupos de datos de la tasa de extensión linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ ), densidad ( $\text{g/cm}^3$ ) y tasa de calcificación ( $\text{g/cm}^2/\text{año}$ ) de las colonias de corales fósiles del Frente arrecifal; En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.....	163
<b>Fig. 5.7</b> En la gráfica se observan diferencias significativas en el promedio de la Tasa de extensión Linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ ) entre los corales fósiles del Frente y la Laguna arrecifal ( $p= 2.2\text{e-}16 < 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Siendo los corales del Frente los que mostraron valores de densidad promedio menores en comparación con los de la Laguna arrecifal.....	165
<b>Fig. 5.8</b> Estadio 1; se desarrolló durante la elevación de +3m del nivel del mar. ....	167
<b>Fig.5.9</b> El estadio 1, terminó con el salto (elevación abrupta) del nivel del mar de 2 a 3	

m.....	172
<b>Fig. 5.10</b> El retroceso de la cresta, inicio el estadio final de desarrollo del arrecife; el nivel del mar alcanzó hasta 6m.....	173
<b>Fig. 5.11</b> Se observan diferencias significativas en el promedio de la Densidad ( $\text{g/cm}^3$ ) entre los corales del Frente y la laguna arrecifal ( $p = < 2.2\text{e-}16$ menor de 0.05, Mann-Whitney U Test). Siendo las colonias de corales del Frente las que mostraron valores de densidad promedio mayores en comparación con los de la Laguna.....	175
<b>Fig. 5.12</b> En la gráfica se observan diferencias significativas en el promedio de la Tasa de Calcificación ( $\text{g/cm}^2/\text{año}^{-1}$ ) entre los corales del Frente arrecifal y la Laguna arrecifal ( $p = 5.955\text{e-}05 < 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Siendo las colonias de corales del Frente las que mostraron los valores de calcificación promedio mayores en comparación con los de la Laguna arrecifal.....	177
<b>Fig. 5.13</b> En la figura se observan diferencias significativas en el promedio de la Tasa de extensión Linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ ) entre los corales Fósiles y Recientes ( $p = 9.224\text{e-}06 < 0.05$ , prueba de t). Siendo los corales Fósiles de la laguna arrecifal los que mostraron valores de Extensión Linear promedio menores en comparación con los Recientes del mismo ambiente arrecifal.....	187
<b>Fig. 5.14</b> En la gráfica no se observa Diferencias significativas en el promedio de la Densidad ( $\text{g/cm}^3$ ) entre los corales Fósiles y los Modernos de la laguna arrecifal ( $p = 0.2467 > 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Sin embargo, los corales Fósiles mostraron valores de densidad promedio ligeramente mayores que los Recientes.....	189
<b>Fig. 5.15</b> En la gráfica se observan diferencias en el promedio de la Tasa de Calcificación ( $\text{g/cm}^2/\text{año}^{-1}$ ) entre los corales Fósiles en comparación con los de Recientes de la Laguna arrecifal ( $p = 6.139\text{e-}05 < 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Los corales de Fósiles mostraron valores de calcificación promedio menores que los Recientes.....	192
<b>Fig. 5.16</b> A la izquierda se muestran los datos de la tasa de calcificación para <i>O. annularis</i> y <i>O. faveolata</i> obtenidos por Carricart-Ganivet (2004) creciendo en un gradiente espacial (promedio anual) de TSO en el mar Caribe. La curva de ajuste está dada por: tasa de calcificación = $0.51 \text{ SST} - 12.85$ ( $r^2 = 0.82$ , $P < 0.002$ ). A la derecha se muestra la Curva Gaussiana de distribución teórica para estos mismos datos. Los cuadros muestran los datos obtenidos por Carricart-Ganivet (2004) y los círculos son sus correspondientes valores simétricos (i.e. imagen de espejo), asumiendo que la máxima tasa de calcificación ocurre a $28.8^\circ\text{C}$ . La ecuación para la curva de calcificación es: tasa de calcificación = $-0.21T^2 + 12.26T - 174.86$ , en donde la temperatura (T) está en grados Celsius. Tomado de Wórum <i>et. al.</i> , 2007.....	193

## PRESENTACION

---

Los estudios paleo ambientales en conjunto con los modelos de circulación general proporcionan información para reconstruir los climas del pasado y hacer predicciones sobre los climas futuros. Tarea que en las últimas décadas ha tomado gran importancia bajo el escenario de Calentamiento Global Antropogénico, ya que se desconoce hasta qué grado se modificara el clima y como responderán los ecosistemas a estos cambios en el futuro. Por lo que es esencial entender mejor el papel que jugaron los interglaciares pasados en el clima del planeta, cuando se presentaron periodos más cálidos sin interferencia antropogénica, lo cual nos ayudara a entender mejor el grado de impacto antropogénico en el interglaciador presente y poder hacer predicciones sobre su evolución.

Sin embargo, aún hace falta mucha investigación al respecto, pues los estudios paleo ambientales realizados en las últimas décadas a nivel global se han enfocado principalmente a latitudes altas, utilizando registros terrestres, marinos y criológicos. Por lo que es necesario ampliar el conocimiento para latitudes medias y bajas en donde se tiene poca información debido a que, en estas áreas los registros no son continuos, son de corta extensión y su cronología no está bien definida. Además de que, los registros existentes de proxys climáticos de alta resolución en los océanos tropicales son muy escasos. Por lo que para estas latitudes es necesario llevar a cabo estudios con un gran número de registros locales con buena resolución y extensión temporal (Vásquez-Bedoya, 2012).

En este sentido, la información obtenida de registros suplementarios tales como los corales es valiosa, ya que las mediciones ambientales de manera directa y sistemática solo cubren periodos relativamente cortos y recientes (Bernal & Carriquiry, 2001). Por lo que en este estudio utilizamos como proxys ambientales esqueletos coralinos de la especie *Orbicella faveolata* bien preservados, los cuales fueron obtenidos de los ambientes de la laguna y del frente del arrecife fósil de Xcaret del ultimo interglaciador, el



cual está bien datado y cuyo desarrollo y ambientes han sido reconstruidos con gran precisión (Blanchon, 2010); así como corales modernos de la misma especie obtenidos de ambientes similares en Bahía Chac y la Bahía de Akumal.

Posteriormente, se realizaron análisis para obtener los parámetros de crecimiento (densidad, extensión linear y calcificación), ya que estos son buenos indicadores de las variaciones ambientales, principalmente de la temperatura. Finalmente, se hizo una comparación con los datos obtenidos de los parámetros de crecimiento de *O. faveolata* fósiles con los modernos. Los resultados obtenidos de la comparación de estos parámetros se utilizaron como indicadores de las diferencias en la Temperatura Superficial del Océano (TSO) entre el Último Máximo Interglaciador y el presente.

# CAPITULO I

## 1.- INTRODUCCION

### 1.1 REGISTROS DEL LIG

Los interglaciares han sido ampliamente distinguidos en base a registros oceánicos y terrestres como las características de sus firmas isotópicas y ensambles fósiles, sin embargo aún hace falta mucha investigación al respecto. Lo cual es de suma importancia dado el calentamiento climático global que se presenta actualmente, por lo que los trabajos futuros deberían enfocarse en la generación de nuevos datos paleontológicos y en modelar la diversidad interglaciador, y utilizar esa información para hacer proyecciones de la evolución futura del interglaciador actual (Tzedakis *et. al.*, 2009). En este sentido, el estudio del último Interglaciador (LIG) o último periodo de calentamiento climático global antes del Holoceno, podría dar pistas importantes.

Ya que la evidencia paleo climática de ese periodo, obtenida principalmente de regiones de altas latitudes como el Océano Nor Atlántico, Norte América, Norte de Europa, y





Groenlandia. Muestra que las condiciones climáticas fueron más cálidas y más húmedas que en el presente (Cronin, 1999; Uriarte, 2000); Por ejemplo, los depósitos marinos de agua somera del LIG encontrados cerca del río Eem en Holanda, que contenían fauna de agua cálida y polen de árboles frondosos similares a los actuales. A partir de los cuales se dio el nombre de Eemiano a este periodo en Europa (Zagwijn, 1961; Mangerud *et. al.*, 1979). Por otra parte, con las variaciones observadas en los valores del isotopo de oxígeno en el núcleo de hielo NGRIP (North Greenland Ice Core Project), se dedujo que el clima en la porción del Eemiano de 123Ka, fue “ligeramente más cálido que el período interglaciador actual y más o menos tan estable como el Holoceno preindustrial (Alley & Bender, 1998).

Otros registros que dan testimonio de las condiciones climáticas más cálidas durante el LIG son los llevados a cabo mediante un estudio isotópico del oxígeno de ópalo de las diatomeas sedimentadas obtenidas del lago Ribains Maar en Francia (Shemesh *et. al.*, 2000), y en los sedimentos de ese mismo yacimiento (Rioual *et. al.*, 2001). Así como las especies de plantas, preservadas en depósitos de polen, de los sedimentos del lago loannina, en el norte de Grecia (Frogley *et. al.* 1999); Los Países Bajos (Zagwijn 1961; Van der Hammen 1971; Larsen *et. al.*, 1995); La Grande Pile (Woillard, 1978; Woillard & Mook 1982; de Beaulieu & Reille 1992; Soret *et. al.*, 1992; Guiot *et. al.*, 1989, 1992, 1993); y Les Echets en Francia (de Beaulieu & Reille, 1984) y el lago Bisingen en el noroeste de Alemania (Müller, 1974; Field *et. al.*, 1994).

Por otra parte con las variaciones en la razón de los isotopos de oxígeno  $\delta^{18}\text{O}$  observadas en conchas y esqueletos de carbonato de calcio de la fauna contenida en los sedimentos oceánicos. Fue posible obtener un registro de las temperaturas oceánicas; siendo la disminución en la razón de  $\text{O}^{18}/\text{O}^{16}$  un reflejo del aumento de las temperaturas oceánicas. Lo cual se asoció con un retroceso de los glaciares continentales (Emiliani, 1955; Shackleton, 1967; Mangerud *et. al.*, 1974, 1979). Para el caso contrario se tendría un aumento de esa tasa. Con lo cual fue posible obtener un monitor del volumen total de hielo del planeta durante los ciclos glaciador-interglaciador. A partir de estas observaciones



autores como Imbrie *et. al.*, (1984); Emiliani, (1955, 1993); Broecker & Van Donk, (1970); Shackleton, (1967,1973, 1976); Hays *et. al.*, (1976); Pisias *et. al.*, (1984,1986/87), derivaron los estadios isotópicos del oxígeno. Definiéndose las edades de los periodos interglaciares con los valores isotópicos de oxígeno más ligeros (Alley & Bender, 1998; Cronin, 1999). Dando una edad estimada de ~ 127-116 mil años para el LIG. Sin embargo, métodos más precisos de datación de sedimentos oceánicos muestran que ese interglaciario comenzó en ~ 135Ka (Henderson & Slowey, 2000), cubriendo los estadios isotópicos MIS 5a-5e. Por otra parte, en base a los registros de paleovegetación de Europa, se dio una datación a ese periodo de ~ 130-111Ka, lo cual equivale casi al doble de duración de lo que antes se creyó, extendiéndose hasta el estadio isotópico 5d (Cronin, 1999).

Más tarde se descubriría que la cronología de etapas de los isótopos de oxígeno coincidía con el << marcapasos >> astronómico de Milancovitch, Teoría Orbital del Cambio Climático o la Teoría Astronómica (Milancovitch, 1920, 1930,1941). La cual demuestra que las variaciones geométricas de la órbita de la Tierra (ciclos de excentricidad con periodicidad de 100.000 y de precesión y oblicuidad con duración de 20.000 y 40.000 años respectivamente) conducen a cambios en la distribución estacional y geográfica de la radiación solar recibida (insolación), catalizando el crecimiento y decaimiento de los enormes casquetes de hielo de latitudes altas y medias. Lo cual a su vez tiene repercusiones en los climas glaciares globales vía retroalimentación albedo-hielo. Por otra parte, los cambios del volumen de los casquetes de hielo conectados a la Tierra provocan cambios en el nivel del mar y procesos de los océanos de la Tierra (Broecker & Van Donk, 1970; Fairbanks, 1989; Nakada & Lambeck, 1998). Manifestándose también cambios mayores en los ecosistemas terrestres y oceánicos, la circulación y química atmosférica, circulación oceánica, y otras perturbaciones del sistema climático de la Tierra (Dansgaard *et. al.*, 1969; Lorius *et. al.*, 1985; Jouzel *et. al.*, 1987; Alley & Bender, 1998; Cronin, 1999).

Con lo cual se aceptó la teoría de que el motor principal de las variaciones climáticas de los pasados ciclos glaciario-interglaciares, con duración aproximada de 100.000 años, fue



el incremento de la radiación solar de verano en las latitudes altas del hemisferio norte. La cual actuó como factor de forzamiento<sup>1</sup> inicial, ocasionando intensa retroalimentación positiva<sup>2</sup> y desencadenó la amplificación polar<sup>3</sup> durante los interglaciares en los 600Ka pasados. De acuerdo a la datación, durante la penúltima glaciación, la radiación solar comenzó a aumentar en 140Ka, alcanzando un máximo hacia el 127Ka. En el transcurso de esos milenios se produjo la fusión de hielo que se había acumulado. Según la datación más utilizada, es hacia 130Ka, en un punto intermedio de ese periodo de desglaciación, denominado Terminación II, en donde se da por terminada la penúltima glaciación y se entra en el LIG o Eemiense.

Lo cual fue confirmado cuando se comparó la cronología isotópica del fondo del mar, la cual se ajusta al volumen total de hielo del planeta, durante los ciclos glaciador-interglaciador con duración de 100Ka, con registros que dieron datos detallados de espectros de frecuencia de temperaturas que también concordaban con las variaciones de insolación, como los registros de polen encontrados en Europa y la curva del isótopo de oxígeno obtenida de la precipitación de agua del subsuelo de la Vena de calcita de Devils Hole, Nevada; así como el registro del isótopo de hidrógeno (deuterio), observado por Lorius *et. al.*, (1985) y Jouzel *et. al.*, (1987) en el núcleo de hielo Vostok obtenido de la Antártida, y las variaciones en los isótopos de oxígeno en el núcleo de hielo de Camp Century, Groenlandia (GRIP, GISP2), observadas por autores como Dansgaard *et. al.*, (1969).

---

<sup>1</sup> El término **forzamiento**, se utiliza para indicar que el equilibrio radiativo (controla la temperatura de la superficie terrestre) de la Tierra está siendo separado de su estado normal (IPCC, 2007).

<sup>2</sup> En los sistemas la realimentación es la que define el equilibrio que puede darse. La **realimentación positiva**, es uno de los mecanismos de realimentación por el cual los efectos o salidas de un sistema causan efectos acumulativos a la entrada y difícilmente se logran puntos de equilibrio estable.

<sup>3</sup> **Amplificación polar**; normalmente se refiere a un mayor cambio climático cerca de los Polos en comparación del resto de los hemisferios del globo, como el calentamiento que se presentó durante el LIG en respuesta a un cambio en los forzamientos climáticos globales como la insolación y las concentraciones de gases de efecto invernadero (GHGs) (ver e.g. Moritz *et. al.* 2002).



Finalmente, autores como Petit *et. al.*, (1997), confirmaron esta teoría con un nuevo registro paleo climático de Vostok de hace más de 400Ka. Adicionalmente, los registros de este núcleo arrojaron fechas para el inicio del LIG en ~139 y finalización en ~117Ka. Con registros de un máximo de temperatura en ~133Ka (Jouzel, *et. al.*, 1987; Karner & Müller, (2000). Indicando que la parte temprana del Eemiano (alrededor de los primeros 3Ka) fue la más cálida y húmeda del periodo interglaciario (Cronin, 1999).

Por su parte, las características principales de los modelos climáticos acoplados océano-atmosfera (e.g. Montoya *et. al.*, 1998; Kubatzki *et. al.*, 2000) indican que en el MIS-5e, durante el verano se producían fuertes calentamientos y durante el invierno fuerte enfriamiento en el Hemisferio Norte (HN) y al Sur de las regiones sub-tropicales en comparación con las variaciones de las temperaturas actuales, con una respuesta muy débil sobre el océano. Resultado de la disminución del hielo marino en la zona debido a la mayor insolación de verano y la retroalimentación positiva de la temperatura por el albedo del hielo marino. (Cubasch *et. al.*, 1994). Con un fuerte calentamiento estival de 4-5°C en los centros de los continentes del Hemisferio Norte (América del Norte, Europa Central, Medio Oriente y Siberia) en respuesta directa al aumento de la insolación de verano y reducción del albedo. Para el Hemisferio Sur, el centro de los continentes de Sud África, América del Sur y Australia, muestran un calentamiento leve, al mismo tiempo que la Temperatura Superficial del Océano (TSO) es ligeramente más fría. Esta diferencia de temperaturas registrada entre los dos hemisferios se debe a la radiación desigual recibida sobre la superficie de la Tierra. Por lo que las temperaturas globales registradas fueron solo de ~2°C por encima de las del Holoceno (Jouzel *et. al.*, 1987).

Con respecto a la Temperatura Superficial del Océano (TSO), se tienen registros de que en altas latitudes ocurrió un aumento de 2 a 3°C, produciendo una desglaciación (Jouzel *et. al.*, 1987). Sin embargo, en los trópicos permaneció más o menos constante o solo aumento cerca de 1°C a 2°C en comparación con los valores de la TSO post-industriales. Lo cual quedo registrado por ejemplo, en esqueletos y conchas de moluscos de costa, foraminíferos, ostrácodos de agua somera, encontrados en núcleos de sedimento del fondo del mar; foraminíferos planctónicos, y otros organismos sensibles a las



temperaturas como los corales, (Lea *et. al.*, 2000, 2006; Nuernberg *et. al.*, 2000; Pelejero *et. al.*, 2003; Martrat *et. al.*, 2004, Saraswat *et. al.*, 2005; Schmidt *et al.*, 2006; Vázquez-Bedoya, 2012).

## 1.2 Los Corales como Proxys de Temperatura y Cambios del nivel del mar durante el LIG

Algunos de los elementos traza (e.g. Sr/ca, U/Ca) contenidos en los corales han permitido estimar cuantitativamente las temperaturas de la superficie del mar (TSO). Además los corales han proporcionado un excelente registro del nivel del mar, al encontrarse estratos de terrazas superpuestas de corales fósiles de muchos metros de espesor, dominados usualmente por arrecifes de alcance que siguieron la fase de aumento del nivel del mar (Gallup *et. al.*, 2002). En líneas de costa de regiones estables, como Florida, Bahamas (Jouzel, *et. al.*, 1987), y otros lugares (Osmond *et. al.*, 1965; Broecker & Thurber, 1965); así como las terrazas arrecifales en costas tectónicamente elevadas de la Península de Huon, Nueva Guinea (Veeh, 1966; Veeh & Chappell, 1970; Bloom *et. al.*, 1974; Gallup *et. al.*, 1994).

Las edades obtenidas para estas terrazas con el método de desequilibrios de las series de uranio,  $^{230}\text{Th}/\text{U}$ , abarcan toda la desglaciación, coincidiendo con el estadio isotópico marino 5e (MIS 5e) del último periodo interglaciario (LIG). Concordando también con la fuerte anomalía de insolación positiva de verano en el Hemisferio Norte, y el calentamiento climático predicho por la teoría orbital (Thurber *et. al.*, 1965; Broecker, 1968; Broecker *et. al.*, 1968), que ocasiono un dramático derretimiento de los casquetes polares y la rápida pérdida de las capas de hielo de la Antártida y Groenlandia (IPCC, 2007). Evidencia de ello son los registros de núcleos de hielo obtenidos de Groenlandia que indicaron que las temperaturas superficiales durante el LIG fueron de entre 5 y 10°C superiores a las actuales (Cuffey & Marshall, 2000). Con datación más precisa en base a estudios recientes del nucleó de hielo NEEM (2013), se demostró que en la primera parte del Eemiano, aproximadamente hace 127-120Ka las temperaturas fueron de  $8\pm 4^\circ\text{C}$ , cuando los hielos continentales alcanzaron su mínimo y el nivel del mar su máximo

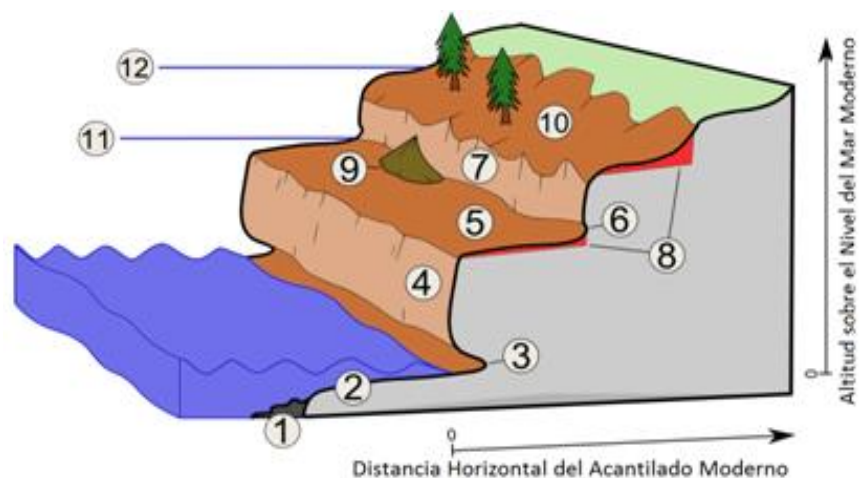


(Uriarte, 2000). Mientras que para el 118.3Ka de  $\sim 5^{\circ}\text{C}$  más elevadas que el promedio de temperaturas del último milenio.

Determinándose que durante los periodos glaciales, el nivel del mar estuvo  $\sim 100\text{m}$  por debajo del nivel del mar actual y durante el último interglaciador (LIG), alcanzo una elevación de alrededor de 4-6 m. Asumiéndose, que la máxima elevación fue de 6 metros sobre el nivel del mar actual a escala global (Cuffey & Marshall, 2000) durante el LIG (Cronin, 1982; Mush, 1992; Neumann & Hearty, 1996). Adicionalmente, simulaciones realizadas de un derretimiento completo del núcleo de hielo de Groenlandia muestran que este fenómeno habría contribuido solo 2m a la elevación máxima del nivel del mar del total de 4-6 m registrados durante el Eemiano. Por lo que se piensa que el derretimiento en la Antártida y las capas de hielo de menor extensión pudieron haber contribuido significativamente a la elevación total del nivel del mar NEEM (2013).

Siendo en principio posible determinar la relación entre los cambios de nivel del mar y las temperaturas del océano durante los ciclos glaciador-interglaciador del pasado, la última teniendo un control mayor y muy directo tanto en los climas marinos y continentales (McCulloch & Esat, 2000). Dado que la relación entre la historia glacio-eustática (Maclaren, 1842) del nivel del mar y el cambio climático orbital, implica que el nivel del mar es bajo durante los periodos glaciales debido a que los casquetes de hielo almacenan enormes volúmenes de agua en los continentes y por el contrario, durante los periodos interglaciales, el nivel del mar es más elevado debido al deshielo. Lo cual ocurre aproximadamente cada 20Ka, coincidiendo con el periodo de precesión de la Tierra (Alley & Bender, 1998) **Fig.1.1.**





**Fig. 1.1** Secuencia típica de terrazas marinas erosionales. Al medir las elevaciones de series de antiguas líneas de costa y datándolas en el presente, se puede desarrollar un registro de los cambios relativos en el nivel del mar. 1) acantilado de bajamar/rampa con deposición, 2) plataforma de abrasión moderna, 3) socave/borde interior, ángulo de la línea de costa moderna, 4) acantilado marino moderno, 5) plataforma conformada por las olas/plataforma de abrasión antigua, 6) paleo-ángulo de línea costera, 7) paleo-acantilado marino, 8) depósitos cubriendo las terrazas/depositos marinos, coluvión, 9) abanico aluvial, 10) acantilado marino cubierto y decaído y plataforma costera, 11) nivel I del paleo-mar, 12) nivel II del paleo-mar. - según varios autores [http://es.wikipedia.org/wiki/Terraza\\_marina](http://es.wikipedia.org/wiki/Terraza_marina). Modificado de Pinter, N. (1996).

Lo anterior da testimonio del calentamiento del Ártico, el cual se ha planteado tuvo efecto por el aumento de la insolación de verano, la cual en 125 del Eemiense, comenzó a disminuir, ocasionando un patrón de enfriamiento gradual (NEEM, 2013). Finalmente, la insolación estival del hemisferio norte llegó a un mínimo hacia 115Ka. En consecuencia, los mantos de hielo del norte se comenzaron a formar nuevamente, provocando advecciones frías provenientes del Océano Nor Atlántico, hacia latitudes meridionales, modificando los patrones de circulación atmosférica y provocando mayor variabilidad climática. (Cronin, 1999; Uriarte, 2000). Como lo muestran registros de polen de Europa (Uriarte, 2000; Allen *et. al.*, 1999) y los núcleos de sedimento del mar profundo subpolar y del Nor Atlántico que mostraron un incremento en las proporciones de especies de foraminíferos de temperaturas frías (Seidenkrantz *et. al.*, 1995; Fronval & Jansen, 1996), y por medio de IRD<sup>4</sup>, al comienzo del sub estadio isotópico marino 5d, indicando el

<sup>4</sup> ice-rafted-detritus; granos líticos transportados por el hielo provenientes de la descarga de icebergs de márgenes de casquetes de hielo con base marina.



comienzo del clima más frío del último glacial (Ruddiman *et. al.*, 1977; McManus *et. al.*, 1994).

En resumen con la evidencia de los “cambios del volumen de hielo” derivados de la “curva del isótopo de oxígeno del fondo del mar”, el registro de TSO con foraminíferos planctónicos y otros grupos y al cotejarlos con la datación radiométrica del registro de arrecifes de coral, se obtuvo un modelo integral, que dio paso a la hipótesis, de que los tractos arrecifales emergidos encontrados en costas tropicales se formaron durante periodos de alta insolación y bajo volumen de hielo.

### 1.3 Factores de Forzamiento y Retroalimentación Positiva en los Cambios Climáticos

Más tarde se descubrió que adicionalmente a lo mencionado por la teoría Orbital, existían otros factores de forzamiento radiativo<sup>5</sup> como los gases de efecto invernadero que causan retroalimentaciones positivas. Los cuales contribuyeron de manera importante en la evolución atmosférica del planeta, y los cambios climáticos que se han presentado durante de los dos pasados ciclos glaciador-interglaciador. Lo cual fue observado mediante el registro del aire fósil que quedó atrapado entre las moléculas de agua de núcleos de hielo de la antártica como Vostok. Revelando las oscilaciones naturales de los gases de efecto invernadero como el CO<sub>2</sub>, y el CH<sub>4</sub>, los cuales variaron en ciclos que reflejan la influencia orbital, como lo observo Barnola *et. al.*, (1987) y Raynaud *et. al.*, (1988).

Por otra parte, autores como Chappellaz *et. al.*, (1990) & Jouzel *et. al.*, (1993); Brook *et al.*, (1996), observaron que las concentraciones de estos gases durante los ciclos glaciador-interglaciador, tenían una relación directa con los cambios de temperatura atmosférica. Otros autores como Pisias & Shackleton, (1984); Genthon *et. al.*, Jouzel *et. al.*, & Barnola *et. al.*, (1987); Ruzmaikin & Byalko, (2015), observaron que el CO<sub>2</sub> era el mayor gas de

---

<sup>5</sup> **forzamiento radiativo**; es la influencia de un factor que puede causar un cambio climático, como por ejemplo, el gas de efecto invernadero, se evalúa a menudo en términos de su forzamiento radiativo, que constituye una medida de cómo el equilibrio del sistema atmosférico de la Tierra se comporta cuando se alteran los factores que afectan el clima. La palabra radiativo proviene del hecho de que estos factores cambian el equilibrio entre la radiación solar entrante y la radiación infrarroja saliente dentro de la atmósfera terrestre. El equilibrio radiativo controla la temperatura de la superficie terrestre (IPCC, 2007).





efecto invernadero que absorbía y re-emitía la radiación saliente de onda larga causando un incremento del contenido de calor de la Tierra. Indicando que este gas pudo haber amplificado los cambios climáticos inducidos por un forzamiento orbital relativamente débil, que causó cambios de insolación en altas latitudes en los pasados 400Ka.

Posteriormente, autores como Barnola *et. al.*, (1987, 1991); observaron que durante el Cuaternario, las concentraciones atmosféricas de CO<sub>2</sub> fueron ~30% mayores durante los interglaciares (~ 280-300ppmv) en comparación con los glaciales (~190-200 ppmv). Con concentraciones durante el Último Interglaciario, iguales o muy ligeramente mayores que las del Holoceno preindustrial (~ 280-290ppmv) (Bray, 1959; Oeschger *et. al.*, 1985). Los registros obtenidos de los núcleos de hielo como Vostok y Byrd, indicaron que durante las terminaciones glaciares, las concentraciones de CO<sub>2</sub> incrementaron con una tasa de ~12ppmv/1000 años, en comparación con una tasa de incremento de 80ppmv/100 años durante el siglo pasado debido a las actividades humanas, alcanzándose niveles de CO<sub>2</sub> de ~ 380ppmv. Es decir que en el último siglo las concentraciones de CO<sub>2</sub> aumentaron más de 25% sobre los niveles naturales (Houghton, *et. al.*, 1996).

Llegándose a la conclusión de que adicionalmente a los cambios orbitales que afectaron la insolación en el Hemisferio Norte, existieron otros factores de forzamiento atmosférico que ocasionaron cambios climáticos durante los ciclos glaciario-interglaciares. Entre ellos, los más importantes son los gases de efecto invernadero como el CO<sub>2</sub>; y otros factores como los procesos biogeoquímicos complejos, temperatura oceánica, salinidad, cambios en la circulación del océano profundo, nubosidad, polvo atmosférico, y los procesos relacionados con las dinámicas de los casquetes de hielo (albedo-hielo) que amplifican o reducen la respuesta de un ecosistema al forzamiento de insolación inicial (Lorius *et. al.*, 1990; Cronin, 1999; IPCC, 2007). Estos cambios climáticos, no fueron lineales, sino que se produjeron con cierto comportamiento caótico, con aceleraciones y frenazos. Los cuales fueron mucho más frecuentes de lo que hasta hace poco se creía. (Ruddiman *et. al.*, 1977; Taylor, *et. al.*, 1993; Uriarte, 2000;). Dando evidencia de un cambio climático abrupto que causó derretimiento de las capas de hielo y el consecuente aumento del nivel del mar de + 4-6 m, durante el Último Interglaciario, Eemiano. (Isotopo marino estadio 5e).



#### 1.4.- RELACION DEL LIG CON EL PRESENTE

El estudio de los procesos de calentamiento ocasionados por la intensa retroalimentación positiva que se presentó en el Ártico durante el LIG como respuesta al forzamiento de insolación primaria de verano, proporcionan las bases para creer que existe una analogía con el calentamiento futuro que se producirá por la emisión continúa de gases que producen el efecto invernadero en la actualidad (Miller *et. al.*, 2006). Por lo que se piensa que los cambios futuros de temperatura que se producirán en esta área serán mucho mayores que los de bajas latitudes, debido a que se predice que el calentamiento producido por estos gases también se amplificara, por procesos de retroalimentación positiva como ocurrió en el pasado (Holland & Bitz, 2003).

Sin embargo, a pesar de que el efecto acumulativo de esta retroalimentación aun continua en debate (Serreze & Francis, 2006), los periodos de calentamiento planetarios del pasado proporcionan la base para creer que en el futuro ocurrirá una amplificación polar debido al calentamiento global antropogénico que se presenta en la actualidad. Estos efectos, se comenzaron a observar durante el siglo XX en la mayoría de las regiones del Ártico, e.g. registros del núcleo de hielo NEEM (2013), mostraron una media anual de temperaturas superficiales en 2010-2012 de 1-2°C sobre el promedio registrado de 1950-1980, causando fuerte derretimiento de superficie y de 0.7 °C, en la temperatura promedio del planeta (Serreze *et. al.*, 2000). Además, se predice que el incremento de las temperaturas proyectadas para el futuro debido al forzamiento ocasionado por el efecto invernadero, no presentara estacionalidad, provocando que las temperaturas se eleven tanto en invierno como en verano, a diferencia de lo observado durante el LIG.

Por otra parte, a pesar de que los procesos climáticos ocurridos en el pasado no son análogos a los de un futuro cercano, en donde se espera que los gases de efecto invernadero por si solos dominen el forzamiento y en el cual las escalas del tiempo son tan pequeñas como para alentar a que la retroalimentación tenga una fuerte contribución, además de que los datos paleo climáticos corresponden a periodos relativamente estables a lo largo de milenios o más por lo que no proporcionan información detallada del



patrón por el cual el Ártico y otras regiones alcanzaron esos estadios climáticos (Serreze & Francis, 2006). Sin embargo, en el pasado ya se han observado escenarios de forzamiento como por ejemplo el ocurrido durante el Cenozoico y el Pleistoceno, el cual provocó un calentamiento mayor en el Ártico, ocasionando derretimiento del hielo (terrestre, del mar y nieve), lo cual amplificó el calentamiento y provocó el aumento del nivel del mar.

Estos procesos de retroalimentación, responsables de la observada amplificación Ártica en el pasado continúan activos en la actualidad, por lo que es muy probable que en el futuro nuevamente ocurra una amplificación del Ártico, causando un aumento en la temperatura de 1-2 °C (Kopp *et. al.*, 2009) si los gases de efecto invernadero continúan aumentando. Con esta amplificación, el hielo del mar continuara comprometido y los glaciares y casquetes de hielo experimentarían un derretimiento acelerado, con incrementos concomitantes en la tasa de incremento del nivel del mar (Miller *et al.*, 2010) de magnitud similar al ocurrido durante el Último Interglaciador para el año 2100 (Overpeck, 2006; Blanchon, *et. al.*, 2009), con una escala de aumento 3-10 cm/década (IPCC, 2007). Dado que estos efectos ya comienzan a observarse actualmente (Serreze *et. al.*, 2009), ya se desarrollan simulaciones de modelos climáticos de la amplificación del Ártico por forzamiento ocasionado por el incremento en la concentración de los gases de efecto invernadero atmosférico (e.g., Holland & Bitz, 2003).

## 1.5 - IMPORTANCIA DEL ESTUDIO DEL LIG

Con la posibilidad de que la Tierra comenzara una fase súper-interglaciador debido al forzamiento ocasionado por los gases de efecto invernadero, es importante un mejor entendimiento de los factores que controlan los climas interglaciares (e.g. Crowley, 1990). A pesar de que los interglaciares pasados no son análogos al interglaciador actual (afectado por procesos antropogénicos), estos podrían proporcionar evidencia para aclarar los procesos climáticos y de retroalimentación ocurridos durante intervalos de tiempo caracterizados por diferentes combinaciones en las condiciones de barreras climáticas como: la distribución estacional y latitudinal, la magnitud de radiación solar recibida, la



reflexión o absorción de la insolación recibida por la Tierra, la presencia y extensión de las capas de hielo continentales y las concentraciones de gases de efecto invernadero atmosférico. Lo cual es necesario no solo para proporcionar una base natural contra los cambios en los regímenes climáticos futuros inducidos antropogenicamente y poder evaluarlos, sino también para comprender mejor la relación entre las temperaturas globales y el nivel del mar (McCulloch & Esat, 2000).

Dentro de este contexto, queda claro que se requieren comprender mejor los procesos que ocurrieron durante el LIG, y como estos afectaron a los ecosistemas de esa época y de esta manera poder hacer predicciones del alcance del impacto humano en el clima futuro bajo el escenario de Calentamiento Global Antropogénico y las consecuencias para los ecosistemas actuales. Además de clarificar en qué punto estamos de la progresión natural del ciclo interglaciador actual, y en base a esto, determinar cuando debería comenzar normalmente el próximo periodo glacial sin influencia antropogénica. De aquí la importancia de evaluar por medio de estudios paleo ambientales el papel que jugaron los interglaciares pasados en el clima del planeta, pues estos proporcionan la base para poder hacer comparaciones con el interglaciador presente (Holoceno) y predicciones sobre su evolución futura (Tzedakis *et. al.*, 2009).

## 1.6 UTILIZACION DE CORALES HERMATIPIICOS PARA EL ESTUDIO DEL LIG

La predicción de los cambios ambientales y climáticos futuros, depende del conocimiento y comprensión de los fenómenos que han ocurrido en el pasado y presente. Sin embargo, dado que los registros instrumentales del tiempo y clima son limitados, pues cubren tan solo algunos siglos y ese periodo de tiempo es insuficiente para juzgar si los incrementos en la temperatura global observados recientemente son normales o no (Allemand *et. al.* 2004), y hasta qué grado la emisión continua de los gases de efecto invernadero por la actividad humana tiene influencia, es necesario utilizar otras herramientas que proporcionen registros más extensos de los climas y ambientes pasados.



En este sentido, los océanos contienen información valiosa al respecto, por lo que se han realizado estudios de los ciclos glaciares e interglaciares utilizando proxys climáticos, de estos ambientes (Cronin, 1999). Sin embargo, las regiones de agua somera de los océanos tropicales del mundo, carecen de gran variedad de proxys (Allemand *et. al.* 2004), por lo que los carbonatos de varios orígenes biológicos encontrados en este ambiente han demostrado ser el repositorio más rico de información paleo oceanográfica y paleo climática (Shen, 1993). Entre estos las especies de corales masivos como proxys ambientales ha tomado importancia en las últimas décadas, ya que estos presentan aspectos biológicos únicos que los hacen aptos como registros oceánicos suplementarios (Bernal & Carriquiry, 2001), ya que proveen un archivo especialmente útil por su amplia distribución, su bandeo temporal y su geoquímica apropiada para registrar información sobre el medio ambiente, proporcionando registros climáticos y ambientales tanto de los últimos siglos (a partir de corales vivientes) como de periodos de tiempo más largos (a partir de los corales fósiles bien datados y preservados) (Shen, 1993).

Estos aspectos de la biología del coral los convierten en un monitor del cambio climático. Primero su naturaleza colonial e historia de vida como constructores de arrecifes sésiles permiten a las colonias vivir por largo tiempo en un solo lugar, registrando su historia por medio de trazadores paleo oceanográficos (Cole y Dunbar, 1993; Shen, 1993; Lough *et. al.*, 1995), los cuales pueden dar información de patrones interanuales, estacionales e incluso mensuales de factores ambientales como la temperatura superficial del mar (TSOs), el flujo de los ríos, la precipitación, surgencias, salinidad e influencia antropogénica (Allemand *et. al.* 2004). Por ejemplo la información de la temperatura del agua del mar, es obtenida por medio de sus elementos traza constituyentes (e.g. Sr/Ca, U/Ca), las bandas de crecimiento esquelético, que proporcionan estimados cuantitativos de las temperaturas de la superficie del mar del pasado (TSO) (McCulloch & Esat, 2000) y el isotopo de oxígeno ( $\delta^{18}\text{O}$  o  $\delta\text{C}$ ) del esqueleto coralino que refleja una combinación de la temperatura oceánica y el  $\delta^{18}\text{O}$  del agua local ( $\delta w$ ) (Carriquiry, 1994; Leder *et al.*, 1996).

Dicha información esta almacenada en sus esqueletos. Dado que la calcificación o esqueleto génesis (formación del esqueleto coralino) en el coral está afectada por las



condiciones fisicoquímicas del agua de mar circundante, estos reflejan en su esqueleto de composición de carbonato de calcio en forma de aragonita la química del agua, proporcionando información sobre las variaciones en las condiciones ambientales oceánicas causadas por cambios climáticos. Reflejada por alteraciones en la química del esqueleto coralino; cambios que empiezan a ser incorporados en registros esqueléticos permanentes. Por lo que, la colonia de coral es la estación de monitoreo paleo climatológica de agua tropical consumada.

Sus datos almacenados de gran resolución, su geoquímica única de aragonita precipitada en el agua de mar y su persistencia geológica que permite estudiar tanto corales vivos como fósiles (Shen, 1993), convierte a los corales en una excelente herramienta para hacer registros durante largos periodos de tiempo. Por ejemplo, varias áreas tropicales tienen registros climáticos derivados de los corales que cubren los 50-400 años pasados. Estas regiones incluyen Australia, Océano Índico, Indonesia, Bermuda, el Caribe, el océano Pacífico Este y Oeste. Por otra parte existen depósitos arrecifales fósiles bien preservados datados con precisión (datación absoluta (U/T)) (Thurber *et. al.*, 1965; Broecker, 1968; Broecker *et. al.*, 1968; Vásquez-Bedoya, 2012). En resumen, los corales contienen gran información de los climas y ambientes del pasado y presente, lo que permite el estudio de interglaciares pasados y su comparación con el interglaciario actual, convirtiendo a los corales en uno de los registros y archivos ambientales naturales más valiosos y completos para este tipo de investigación. Sin embargo, aún se requiere una densidad creciente de registros coralinos que permitan examinar tendencias o patrones amplios del clima tropical.

### **1.7- UTILIZACION DEL BANDEO DE DENSIDAD EN CORALES HERMATIPIICOS COMO PROXY AMBIENTAL**

El estudio de las bandas de crecimiento surgió en los años 70's con una disciplina llamada esclerocronología (Helme & Dodge, 2011; Carricart-Ganivet, 2004), la cual estudia la periodicidad almacenada en acreciones de partes duras y esqueletos de



diferentes organismos. Dicha periodicidad varía en escalas diarias a anuales, lo que proporciona registros potencialmente largos de variaciones históricas. El registro de la periodicidad anual que se presenta como pares de bandas de alta y baja densidad, en algunas especies de corales escleractínios, fue descubierto por Knutson *et. al.*, (1972). Dichas bandas se forman cuando los corales secretan sus esqueletos (compuestos principalmente por  $\text{CaCO}_3$  i.e., aragonita) durante su crecimiento. Este patrón de bandas oscuras (alta-densidad) y claras (baja-densidad), puede observarse en radiografías tomadas a lajas obtenidas a partir del eje de máximo crecimiento del esqueleto coralino. Moore *et. al.*, (1973,) y otros autores como Buddemeier *et. al.*, (1974), Buddemeier & Kenzie, (1976), Dodge & Vaisnys, (1980), observaron que este patrón registra las tasas de crecimiento de la colonia, proporcionando información histórica acerca de dos parámetros básicos de crecimiento coralino:

– la extensión linear anual ( $\text{cm año}^{-1}$ ) y la tasa de calcificación anual ( $\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) –

La tasa de calcificación anual se calcula multiplicando la tasa de extensión anual por la densidad promedio del esqueleto ( $\text{g cm}^3$ ) depositado en realizar dicha extensión (Dodge y Brass 1984):

$$\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1} = \text{cm año}^{-1} \times \text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$$

La medición de la tasa de extensión y calcificación ha sido importante para entender controles ambientales en el crecimiento del coral, para evaluar los impactos en corales y ecosistemas de arrecifes de coral, y en la recuperación de registros de proxys ambientales (e.g., Tomascik & Sander, 1985; Knowlton *et. al.*, 1992; Lough & Barnes, 2000; Carricart-Ganivet, 2004). Por su parte, la tasa de calcificación de corales proporciona un proxy potencialmente importante de la temperatura del agua en mares tropicales. (Lough & Barnes 1997, 2000; Carricart-Ganivet, 2004).

En resumen, el bandeo de densidad proporciona cronologías que permiten hacer registros del crecimiento histórico de los corales, ya que permiten una datación ordenada (edad), la identificación de años en particular, tasas de crecimiento y estaciones específicas (Helmle & Dodge, 2011). Haciendo posible obtener información de los ambientes y un registro de eventos físicos y climáticos que alteran las tasas de



crecimiento a través del tiempo, de acuerdo con el hábito de crecimiento de la colonia coralina en determinada zona (Moore *et. al.*, 1973; Buddemeier & Maragos 1974; Buddemeier & Kenzie, 1976; Dodge y Vaisnys, 1980; Lough & Barnes, 1997,2000; Allemand, 2004; Wórum *et. al.* 2007; Horta-Puga & Carriquiry 2008). Dado que las colonias de corales pueden vivir cientos de años, existe una gran cantidad de información contenida en los esqueletos de carbonato de calcio de estos corales formadores de arrecifes. Por lo que, cuando estos se encuentran bien preservados en depósitos arrecifales fósiles y modernos, pueden ser utilizados como excelentes proxys<sup>6</sup> ambientales y climáticos históricos (Lough, 2010).

La gran mayoría de corales utilizados para las reconstrucciones paleo climáticas utilizando como proxy las bandas de densidad, han sido géneros de corales masivos como *Porites*, *Siderastrea*, *Montastraea* y *Orbicella* (antes *Montastraea*). Estos últimos son considerados uno de los constructores arrecifales más importantes del Atlántico tropical (Goreau 1959; Weil & Knowlton, 1994). Por lo que, los parámetros de crecimiento de sus representantes vivientes: *O. annularis*, *O. faveolata*, *O. franksi* y *M. cavernosa* (Weil & Knowlton, 1994; Cairns, 1999), se han utilizado para estudiar cambios ambientales tanto locales como globales (e.g. Druffel 1982, Dodge & Lang 1983). Sin embargo, existen numerosas localidades en esta región en las que no se ha realizado ninguna investigación sobre el crecimiento del género. Por lo que aún es necesario realizar más estudios valiéndose de las bandas anuales de crecimiento con el objetivo de obtener registros ambientales en sitios del planeta aun no estudiados. Ya que una gran cantidad de estudios realizados para observar los efectos de parámetros como la temperatura, luz, nutrición, Pco<sub>2</sub>, etc., sobre los corales, han utilizado principalmente proxys como la composición isotópica (Allemand, 2004).

---

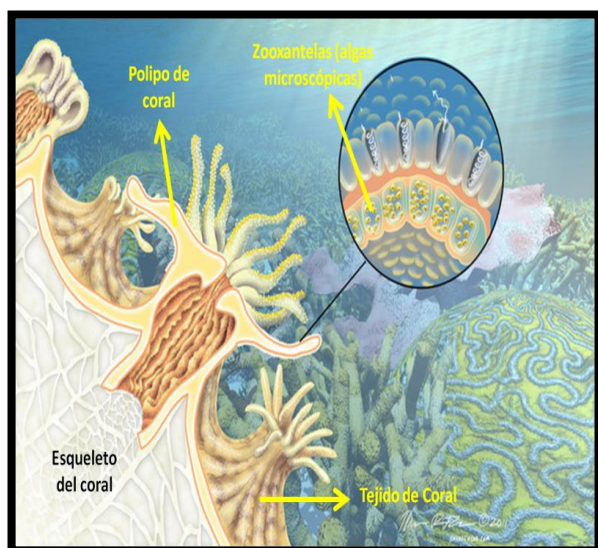
<sup>6</sup> Un proxy ambiental es cualquier línea de evidencia que proporcione medidas indirectas de los climas o ambientes en el tiempo y espacio (Ingram *et al.*, 1981; Lotter, 2003).





## 1.8 - Factores que controlan la Tasa de crecimiento en Corales Modernos

El crecimiento de los corales formadores de arrecifes es más rápido que el de los que no forman estas estructuras, por lo tanto sus esqueletos son los ladrillos utilizados en la construcción de la estructura del arrecife. Su éxito como constructores de arrecife se debe a su simbiosis con algas dinoflageladas del género *Symbiodinium* (zooxanthellae), las cuales viven en los tejidos del coral en densidades extremadamente altas (Muscatine & Porter, 1977). **Fig. 1.2.** Esto ha permitido la persistencia geológica de los arrecifes de coral de más de 200 Myr (Veron, 1995) y su gran extensión geográfica de alrededor de 280,000 Km<sup>2</sup> en aguas tropicales y subtropicales, (Spalding *et. al.*, 2001).

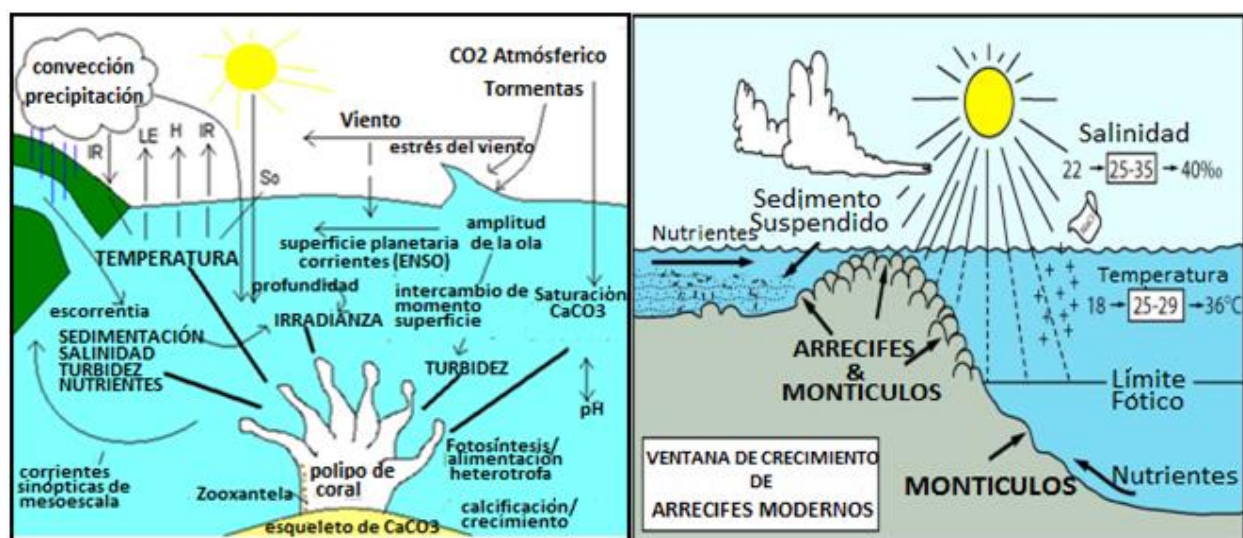


**Fig. 1.2** Anatomía de un coral. Las zooxantelas (color amarillo) se encuentran dentro del tejido del coral. El coral está formado por pólipos (= bocas con tentáculos). FarReachingEcologicalSystems. <https://www.bwhance.net/gallery/4040147/Far-Reaching-Ecological-Systems>.

En el Atlántico mexicano, se han presentado condiciones ambientales óptimas que permiten gran desarrollo arrecifal, por lo que en él se encuentran los cuatro tipos fundamentales de arrecifes coralinos constituidos por 44 de las 46 especies de corales hermatípicos de la provincia del Caribe (Carricart-Ganivet & Horta-Puga, 1993). Un ambiente óptimo para el crecimiento coralino, necesita la interacción de una serie de factores ecológicos, con un rango de variación estrecho y alto grado de estabilidad en los ambientes. Estos factores principales son: **La intensidad luminosa (irradiancia), la temperatura, la profundidad, la saturación de carbonato de calcio, la presión**



parcial de  $\text{CO}_2$  ( $P_{\text{CO}_2}$ ), y el pH, la Salinidad. Factores adicionales son: la productividad superficial (nutrientes), la turbidez, la tasa de sedimentación, el tipo de sustrato, el movimiento del agua, y la calidad del agua (Lough & Barnes, 2000; Crabbe, 2008). **Fig. 1.3.** Los cuales, controlan los procesos fisiológicos más importantes que permiten el crecimiento, supervivencia y subsistencia de los corales: la fotosíntesis y la calcificación, que involucra la tasa de extensión linear y la densidad de los corales, con variaciones anuales (Dustan, 1975; Baker & Weber, 1975; Hudson, 1981; Carricart-Ganivet, 2004).



**Fig. 1.3.** Diagrama esquemático del lado izquierdo; muestra los procesos meteorológicos clave y los requerimientos de los corales que controlan la calcificación, fotosíntesis, y supervivencia. Adaptado de Crabbe *et. al.* (2008a) y Crabbe *et. al.* (2008b). Tomado de Crabbe, 2008. **Del lado derecho;** restricciones y condiciones ideales de crecimiento de los arrecifes de coral. Los números fuera de las flechas ilustran los factores limitantes para el crecimiento de los corales. Los valores dentro de los cuadros representan las condiciones ideales (James y Bourque, 1992).

### 1.8.1 Tasa de Calcificación

La calcificación, es uno de los procesos más importantes que ocurren en los sistemas de arrecifes de coral, es el proceso en el cual los corales constructores de arrecifes contribuyen de manera importante, produciendo grandes cantidades de sustrato de carbonato de calcio. Lo cual, contrarresta la erosión física de la estructura arrecifal (Wild *et. al.*, 2007). Uno de los factores importantes para este proceso es la saturación de



**carbonato de calcio**; ya que la persistencia de la estructura arrecifal depende de la producción de la tasa relativa de sedimento-carbonato (tasa de calcificación) y la remoción de carbonato del sistema a través de procesos físicos y biológicos (Johnson & Pérez, 2006). El crecimiento del esqueleto coralino y su variación está controlado por la energía disponible para la deposición activa del material calcáreo que permite formar el esqueleto coralino (i.e., tasa de calcificación) (Colombo-Pallotta *et. al.*, 2010; Fang *et. al.*, 1989) y por la manera en que este material es utilizado por los corales para construir el esqueleto (Carricart-Ganivet & Merino, 2001).

Las tasas máximas de calcificación se esperan cuando las condiciones ambientales son óptimas para la acreción del esqueleto coralino (Carricart-Ganivet, 2007). Existen muchas variables ambientales que tienen efecto en la tasa de calcificación, sin embargo, se ha planteado que la **temperatura** y la **luz** son factores limitantes que juegan un papel principal en el control de las tasas sub-anales de crecimiento de los corales, responsables del bandeo de densidad (Helmlé & Dodge, 2011). **La luz**, proporciona la energía que conduce la actividad fotosintética de las zooxantelas (Chalker *et. al.*, 1988; Barnes & Chalker, 1990), la cual juega un papel fundamental en la calcificación de los corales. Además, este factor determina los sitios de crecimiento de los corales e influencia la morfología de la colonia (Muscatine 1990). Sin embargo, es bien sabido que **la temperatura** tiene un control muy importante en la variación de la tasa de calcificación de los corales, e.g. Wórum *et. al.* (2007), mostraron que la influencia de **TSO** en la tasa de calcificación es reflejada como cambios en el patrón de densidad de las bandas en los corales en las especies del género *Orbicella*. Por lo tanto, la densidad puede ser considerada el control primario en la tasa de calcificación en este género (Carricart-Ganivet, 2007).

Por otra parte, en estudios realizados sobre el crecimiento de las especies de *Orbicella* del Atlántico tropical por autores como Hudson (1981); Dodge & Brass (1984); Carricart-Ganivet *et. al.*, (1994, 2000); Cruz-Piñón *et. al.*, (2003), se ha asociado la formación de



bandas de alta densidad con **temperaturas** mayores del agua superficial en verano. Por su parte, Hudson *et. al.*, (1976); Carricart-Ganivet (2007) y Dávalos-Dehullu *et. al.*, (2008), reportaron que *Orbicella* forma bandas delgadas de alta densidad en su esqueleto durante los meses cálidos de verano, Julio, Agosto y Septiembre. Mientras que secciones de baja densidad son depositadas durante el resto del año. Las bandas de estrés son más gruesas que las bandas de alta densidad normales. Autores como, Clausen & Roth, (1975); Coles & Jokiel, (1978); Jokiel & Coles, (1977); Marshall & Clode, (2004), han observado que conforme la temperatura aumenta, la calcificación de los corales aumenta hasta alcanzar un máximo después del cual declina.

Por otra parte, se ha observado que los corales formadores de arrecifes que experimentan estrés térmico (con el incremento o decremento inusual de la temperatura media del mar) exhiben una calcificación reducida (Wórum *et al.*, 2007); ya que esto puede provocar la pérdida de algas zooxantelas de los corales constructores de arrecifes y el consecuente blanqueamiento, debido a que la mayoría de la pigmentación dentro de los corales está dentro de las células del alga simbiote. (Carricart-Ganivet & González-Díaz, 2009; Müller-Parker & D'Elia, 1997). Estudios experimentales muestran que la historia térmica, en suma con la historia de luz recibida, pueden influenciar la respuesta de los corales constructores de arrecifes al estrés térmico, y por lo tanto, tener implicaciones para modelar los eventos de blanqueamiento (Middlebrook *et. al.*, 2008; Hoegh-Guldberg, 1999; Gleason & Wellington, 1993).

Se ha reportado que durante los eventos de blanqueamiento, existe un decremento e interrupción de la calcificación para *O. annularis* (Goreau & MacFarlane, 1990; Mendes & Woodley, 2002; Porter *et. al.* 1989). Además, Leder *et. al.* (1991), demostraron que un blanqueamiento prolongado podría resultar en la pérdida del registro de un año entero de crecimiento (i.e., por la supresión de la formación de diseamientos). La supresión de la formación de algunos diseamientos puede ocurrir también en años más fríos del promedio normal de TSO, como fue observado en *O. faveolata* por Winter & Sammarco



(2010). Por lo que la tasa de calcificación es el parámetro de crecimiento que puede dar información acerca de cómo los corales sienten su ambiente, y es entonces este parámetro el que debería ser utilizado como proxy ambiental.

Por otra parte **La presión parcial de CO<sub>2</sub> (Pco<sub>2</sub>)**, y el **pH**, también tienen influencia sobre la tasa de calcificación. Por lo que, el incremento de los niveles de CO<sub>2</sub> atmosférico debido a las actividades humanas, podrían provocar cambios en el sistema buffer del océano acidificándolo. Afectando el costo energético (el cual es mayor con reducción de pH) que corales y otros organismos calcificadores realizan para mantener las tasas de calcificación necesarias (Hoegh-Guldeberg *et. al.*, 2007). Por lo que, en un futuro, estos factores junto con el incremento de TSO, podrían comprometer la simbiosis que existe entre los corales y sus algas zooxantelas y reducir de manera significativa su tasa de calcificación, o causar mortalidades masivas de manera independiente (Heron *et. al.*, 2008). Comprometiendo seriamente la capacidad de estos ecosistemas para mantener un balance positivo de carbonato, y solventar altas tasas de acreción (Gardner, *et. al.*, 2003).

### 1.8.2 Tasa de Extensión Linear Anual

La tasa de extensión linear anual ha sido utilizada recientemente como un proxy ambiental. e.g. El estudio realizado con el coral *Siderastrea siderea* por autores como Saenger *et. al.* (2009) en Bahamas. Por su parte, de Cantin *et. al.*, (2010) estudiaron este mismo parámetro de crecimiento en un espécimen de *Diploastrea heliopora*, llegando a la conclusión de que si el patrón de calentamiento del océano continua, este coral podría dejar de crecer completamente para el año 2070. Sin embargo, se ha observado que entre los diferentes taxa de corales de los arrecifes vivientes, hay una variación significativa de este parámetro con respecto a la temperatura (Johnson & Pérez, 2006).

Por otra parte, autores como Gischler & Hudson (2009), asociaron la tasa de extensión a factores como la **profundidad**, **turbidez**, y **salinidad**, adicionalmente a la **TSO**. Al observar una reducción en la tasa de extensión de *Orbicella faveolata* fósiles del



Pleistoceno tardío (isotopo marino 5e, ca. 125 kys BP) de Key Largo, Florida, en ambientes de agua somera. Los cuales presentaron un promedio de la tasa de extensión de 5.2 mm/año en comparación con corales modernos del mismo ambiente (11.2 mm/año). Sugiriendo que los corales fósiles, estuvieron sujetos a una TSO y/o salinidad superficial del océano elevada en comparación con los modernos.

Se ha observado que la **luz**, se encuentra vinculada a los cambios de **profundidad**, jugando un papel muy importante sobre la tasa de crecimiento de los corales. La cual, se lleva a cabo en los primeros 100m de profundidad en los océanos tropicales, con excepción de algunos corales de aguas más profundas en los cuales la adaptación de los pigmentos ha incrementado la capacidad de las zooxantelas de coleccionar luz para la fotosíntesis (Schlichter *et al.*, 1985). Autores como Dustan (1975); Baker & Weber, (1975) y Hudson (1981), han planteado que la **profundidad** del agua y la intensidad de **la luz**, son los factores que ejercen mayor control en la tasa de extensión esquelética de *Orbicella*. Por su parte, Bosscher & Schlager (1992), han observado que la tasa de extensión decrece con la profundidad en los *Orbicella annularis* modernos.

Otros autores como Carricart-Ganivet (2004), también han planteado que, la **TSO**, la **salinidad** superficial del océano (SSS), la **turbidez**, y la **concentración de nutrientes**. Son algunos de los factores ambientales que controlan la tasa de extensión anual en los corales masivos; al observar que la tasa de calcificación y la densidad esquelética en *O. annularis*, incrementa con la TSO, mientras que la tasa de extensión decrece con el incremento de TSO, tanto en el Golfo de México como en el Caribe. Por otro lado, los corales de *O. annularis* de ambos sitios en TSOs más bajas, presentan tasas de calcificación menores. Sin embargo, extienden su esqueleto igual o más que aquellos corales que crecen a mayores TSOs. Lo cual se debe a que utilizan más de sus recursos de calcificación en extensión y menos en grosor, por lo tanto sacrifican densidad. Planteando la hipótesis de que dicho mecanismo quizá permite a *O. annularis* ser competitiva por espacio en aguas más frías. Posteriormente, Ganivet & Merino (2001),



asociaron esta misma respuesta denominada “stretching modulation of “skeletal growth”, a un ambiente arrecifal con influencia antropogénica, baja disponibilidad de luz, y altas tasas de **sedimentación**. Este patrón de crecimiento también fue observado por Cook *et. al.* (2002), en *O. faveolata* de Florida Keys.

Por otra parte, se ha observado que entre las especies de corales existen distintos mecanismos de crecimiento, como lo observaron Scoffin *et. al.*, (1992); Lough & Barnes (1992, 1993, 2000), en *Porites* masivo, en el cual la tasa de extensión y de calcificación se ha relacionado con mínimos de TSO y no con máximos como en *O. annularis* del Golfo de México y del Caribe mexicano. Al observar que *Porites* del Indo-Pacífico, invierte mayor calcificación en la extensión, por lo que los corales con altas tasas de extensión están produciendo más carbonato por año. En esta especie, la menor densidad se asoció con una mayor tasa de calcificación, una estrategia que le permite a *Porites* ocupar espacio tan rápido como sea posible. Por otra parte, Lough & Barnes (2000), concluyeron que la tasa de calcificación en *Porites* masivos podría al menos inicialmente incrementar, como resultado del calentamiento global. Esta sugerencia, se basó en evidencia de que la tasa de calcificación de *Porites* masivos, en la Gran Barrera Arrecifal Coralina, ha incrementado con el incremento de TSO observado en el último siglo.

En este sentido, Carricart-Ganivet (2004), presento evidencia de que *O. annularis* puede adaptar sus respuestas de crecimiento a diferentes condiciones de TSO. Sin embargo, no se sabe si esta respuesta esta genéticamente determinada o los corales pueden adaptarse a incrementos rápidos de TSOs, como los que se presentan por el calentamiento global antropogénico. Sin embargo, se ha llegado a la conclusión de que si la respuesta de crecimiento en los corales con respecto a la temperatura, estuviera determinada genéticamente. Posiblemente estos no tendrían tiempo suficiente para responder al rápido incremento de temperatura y como resultado las poblaciones migrarían a latitudes mayores o colapsarían. Por otra parte, distintos autores e.g.; Baker & Weber; Dustan (1975); Graus & Macintyre (1982); Dodge & Brass (1984); Carricart-



Ganivet *et al.* (2000); Carricart-Ganivet & Díaz, (2009), han obtenido los valores de los parámetros de crecimiento de *O. annularis* y *O. faveolata*, e.g. Graus & Macintyre, (1982); Sander, (1985); Cruz-Piñón *et al.*, (2003); Carilli *et al.* (2010); Carricart-Ganivet *et al.* (2000; 2012); Herrera & Carricart-Ganivet (2011); Quiroga, (2014), en diferentes arrecifes del Océano Atlántico. Observando, que aunque los valores, se encuentra dentro del rango de crecimiento correspondiente a cada especie, existe variabilidad en los distintos sitios. Lo cual refleja el rango de tolerancia de estas especies a diferentes factores como: la **temperatura**, **profundidad**, **turbidez**, **tasa de sedimentación**, **nutrientes** y **exposición al oleaje** (Carricart-Ganivet 2007) **Tabla.1.1.**

**Tabla 1.1.** Tasa de extensión, densidad y tasa de calcificación de *Orbicella annularis* (antes *Montastraea annularis*) para varias localidades del Atlántico tropical. Máximos y mínimos de cada parámetro entre paréntesis (Carricart-Ganivet & Díaz, 2009). Se incluyen los resultados obtenidos en este estudio para una colonia fósil, colectada en la laguna arrecifal de Xcaret.

REFERENCIA	LOCALIDAD	PROFUNDIDAD (m)	N	TASA DE EXTENSION LINEAR (cm/año <sup>-1</sup> )	DENSIDAD (g/cm <sup>3</sup> )	TASA DE CALCIFICACION (g cm <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )
Baker & Weber (1975)	St. Croix Islas Virgenes	4.5–18	6( 26	0.91 (0.65–1.04)	1.73 (1.60–1.82)	1.57 (1.18–1.76)
Dustan (1975)	Discovery Bay, Jamaica	8–24	–	0.38 (0.17–0.67)	1.71 (1.39–1.94)	0.65*
Graus & Macintyre (1982)	Carrie Bow Cay, Belize	1–25	–	0.76 (0.63–0.93)	1.80 (1.55–1.99)	1.35*
Dodge & Brass (1984)	St. Croix, US Islas Virgenes	3–8	607	0.98 (0.61–1.44)	1.28 (0.78–1.63)	1.23 (0.77–1.58)
Carricart-Ganivet <i>et al.</i> (2000)	Caribe Mexicano	1.5–10	125	0.87 (0.55–1.54)	1.74 (1.30–2.10)	1.50 (0.91–2.80)
Carricart-Ganivet & Gonzalez Diaz (2009)	Costa Noroeste de Cuba	10		0.76 (0.38–1.24)	1.65 (1.36–2.08)	1.26 (0.65–1.91)
Este estudio	Xcaret Península de Yucatán laguna arrecifal fósil	2.25	1	1.32 (0.98–1.69)	0.90 (0.75–1.31)	1.19 (0.80–1.53)



Tasa de calcificación calculada a partir de datos de la tasa de extensión y densidad

En resumen, la combinación de los factores ambientales y biológicos antes mencionados, controlan los procesos fisiológicos responsables del crecimiento de las colonias de corales hermatípicos limitando la formación y distribución de los arrecifes coralinos (Carricart-Ganivet & Horta-Puga, 1993; Walker, 2005; Crabbe *et. al.*, 2008a). Por lo que, los cambios ocasionados por procesos climáticos en estos parámetros, principalmente la temperatura y tasas de cambio de temperatura pueden influir significativamente la tasa de crecimiento de las colonias de corales (James & Crabbe, 2008; Crabbe *et. al.*, 2008a; Allemand, 2004) ya que, al extrapolarlos a gran escala, resultan tener un efecto sobre el tamaño total y desarrollo del arrecife. Por lo que se necesitan continuar desarrollando modelos de cómo los procesos fuera del estado óptimo como el calentamiento global y cambio climático afectaran a los arrecifes de coral, y como evolucionaran los corales o su alga simbiote para sobrellevar los cambios climáticos y ambientales (Crabbe, 2008).

### 1.9.- Las tres especies del complejo *Orbicella annularis*

El complejo de especies *Orbicella annularis* (antes *Montastraea annularis*), fue reconocido por Knowlton *et. al.*, (1992,1997) y Weil & Knowlton (1994), (Van Veghel 1994; Szmant *et. al.* 1997; Hagman *et. al.* 1998a, b; Sánchez *et. al.* 1999). Está conformado por tres especies, diferentes entre sí en algunas de sus estructuras: 1) *M. annularis* sensu estricto, forma columnas suaves; 2) *M. faveolata* (Ellis & Solander, 1786), forma cabezas con baches o quillas y placas; y 3) *M. franksi* (Gregory, 1895), forma montículos con baches y placas.

Este complejo de especies surgió antes del pico de la gran extinción hace 2–1.5 Ma., la cual está asociada con el cambio de fauna del Plioceno tardío al Pleistoceno temprano. *O. faveolata* y *O. franksi*, se originaron entre 4–3 Ma. Por su parte, *O. annularis* sensu lato, han prevalecido por al menos los últimos 22 Ma. (Budd, 1991). Dado que estas especies sobrevivieron al gran episodio de extinción, ofrecen grandes y continuas



muestras de estudio de fenómenos ocurridos a través del tiempo geológico (Budd & Klaus, 2001). Además presentan dominancia ecológica en muchos arrecifes modernos dentro de la región del Atlántico, desde hace aprox. 2-1.5 Ma. (Knowlton & Budd in press), en donde son simpátricas en términos generales, están distribuidas cercanamente, y se encuentran entre las especies más importantes constructoras de arrecifes (Fukami *et. al.*, 2004). Por lo que proporcionan un sistema excelente como modelo por ejemplo para estudios del nivel de evolución de los caracteres de las especies de corales arrecifales y pueden ser utilizados como proxys ambientales.

### 1.9.1 Nueva Clasificación Del Genero *Montastraea*

Con la introducción de la biología molecular en el estudio de los corales, surgió el conflicto en la clasificación tradicional que se tenía de los corales escleractínios, la cual estaba basada solo en la morfología del esqueleto (Romano & Palumbi, 1996 1997; Romano & Cairns, 2000; Cuif *et. al.*, 2010). Lo cual dio paso a una clasificación más detallada, cambiando el punto de vista acerca de la evolución de estos corales. Ejemplo de ello es el estudio de autores como Budd & Klaus, (2001), el cual estuvo enfocado a la comparación de datos morfológicos y genéticos de colonias vivientes del complejo de especies *Orbicella annularis* (antes *Montastraea annularis*), con el objetivo de distinguir a las especies que lo conforman e interpretar sus relaciones evolutivas. Basado en estas observaciones, más recientemente, Budd *et. al.*, (2012), realizaron una revisión formal de la clasificación de los corales escleractínios modernos a nivel de familia y género, abordando la relación taxonómica de 55 géneros (uno nuevo) en 7 familias (una nueva), los cuales han sido asignados tradicionalmente al suborden Faviina *sensu* Vaughan & Wells (1943) y Wells (1956), o los *Faviina* más *Meandrina* *sensu* Veron (1995), de acuerdo a los arboles moleculares de Fukami *et. al.* (2008).

Encontrándose diferencias entre la clasificación revisada y la clasificación tradicional de Wells (1956) y Veron (2000) a nivel de familia. Por lo que el tradicional género ***Montastraea***, quedo dividido de la siguiente manera:



- Se separó al género **Montastraea** (clado XVI) de *Diploastrea* (clado XV) para convertirlos en familias separadas.
- El anterior género **Montastraea**, tradicionalmente asignado a la familia *Faviidae* quedó dividido en tres géneros: (1) *Montastraea* de Blainville, 1830 (*Montastraea cavernosa* del Atlántico; asignado a la familia *Montastreidae*=clado XVI), (2) *Orbicella* Dana, 1846 (complejo *Orbicella annularis* del Atlántico; asignado a la familia *Merulinidae*=clado XVII), y (3) *Phymastrea* Milne Edwards & Haime, 1848 (del Indo-pacífico; asignado a la familia *Merulinidae*=clado XVII).

El tradicional género **Montastraea** es distinguido por tener brotes extracaliculares, forma de la colonia plocóide, un coenosteum costado, una columela trabecular (compacta o esponjosa), y epiteca bien desarrollada (Vaughan & Wells, 1943; Wells, 1956). Los tres géneros distinguidos difieren de la siguiente manera: **Montastraea**, tiene cuatro o más ciclos septales y su pared del coralito es septotecal con septos abortivos; **Orbicella** tiene tres ciclos septales y su pared del coralito es septotecal (sin septos abortivos); Además, **Montastraea** tiene dientes en forma de canal (las bases perpendiculares elípticas con axis de calcificación secundarios regularmente punteados), mientras que **Orbicella** tienen dientes irregulares multidireccionales (con bases circulares). Los miembros de la tradicional **Montastraea** (*Montastraea cavernosa* y el complejo *Orbicella annularis*), son los únicos miembros de la tradicional familia *Faviidae* del Atlántico que no pertenecen a la familia *Mussidae* revisada más recientemente (Clado XXI de Fukami *et. al.*, 2008).



### 1.9.2 Generalidades de *Orbicella faveolata*

#### CLASIFICACION TAXONOMICA

*Montastraea faveolata* ⇨ *Orbicella faveolata*

**Phylum:** Cnidaria (Hatschek, 1888)

**Clase:** Anthozoa (Ehrenberg, 1831)

**Subclase:** Hexacoralia (de Blainville, 1830)

**Orden:** Scleractinia (Bourne, 1900)

**Suborden:** Faviina (Vaughan & Wells, 1943)

**Familia:** *Faviidae* (Gregory, 1900) ⇨ *Merulinidae* (Verrill, 1865)

**Genero:** *Montastraea* (de Blainville, 1830) ⇨ *Orbicella* (Dana, 1846)

**Especie:** *Montastraea faveolata* ⇨ *Orbicella faveolata*  
(ELLIS & SOLANDER, 1786) (Ellis & Solander, 1786)

Las colonias están formadas por nódulos densamente agrupados o por columnas anchas separadas, llegando a tener varios metros de ancho. Presentan superficies onduladas sin presencia de protuberancias irregulares. La coloración en las colonias normalmente no es moteada y tiene una coloración “bronceada”, verde-café, amarillo-café, o gris uniforme. Los cálices son pequeños, de colonias masivas con proyecciones orientadas hacia el exterior las cuales normalmente se observan dispuestas en líneas que corren a lo largo de los lados de las colonias pero sin nódulos o columnas separadas. La pared de los coralitos es vertical en comparación con la forma de volcán de las otras dos especies. Los cálices en los bordes de crecimiento se encuentran separados de manera regular aproximadamente 2.5mm de diámetro. En hábitats profundos o con poca iluminación llega a formar pequeñas láminas en la base de las colonias ([http://coralpedia.bio.warwick.ac.uk/sp/corals/montastraea\\_faveolata](http://coralpedia.bio.warwick.ac.uk/sp/corals/montastraea_faveolata)).





Fig.1.4 Se muestra una colonia de *Orbicella faveolata* tomado de [http://coralpedia.bio.warwick.ac.uk/sp/corals/montastraea\\_faveolata](http://coralpedia.bio.warwick.ac.uk/sp/corals/montastraea_faveolata)

## CAPITULO 2

### 2.1 ANTECEDENTES

#### **Trabajo previo en inspecciones de crecimiento de corales modernos por medio del bandeo de densidad**

Las primeras estimaciones de crecimiento de coral fueron realizadas por Vaughan (1915), Hoffmeister, Multer (1964), y Shinn (1966) en el sur de Florida. Posteriormente Knutson *et. al.*, (1972) realizaron la cronología del bandeo anual observado como bandas alternas de alta y baja densidad en radiografías de rayos-x de corales arrecifales. Hudson *et. al.*, (1976) introdujeron la esclerocronología de los corales y escleroecología basándose en el estudio de aumento de crecimiento anual en núcleos perforados en corales pétreos del complejo de especies de *Orbicella annularis* (antes *Montastraea*



*annularis*); que consiste en las tres especies emparentadas *O. annularis* *O. faveolata* *O. franksi* (Weil & Knowlton 1994). Desde entonces, muchos estudios han utilizado la esclerocronología a partir de núcleos de corales para reconstruir las condiciones ambientales bajo las cuales las bandas anuales fueron depositadas (Buddemeier, 1974; e.g. Dodge & Vaisnys 1975; Flor & Moore, 1977; Hudson, 1981; Dodge & Brass, 1984; Dodge, *et. al.*, 1984; Tomacsik & Sander, 1985; Guzmán & Cortez, 1989; Barnes & Lough, 1993, 1996; Carricart-Ganivet *et. al.*, 2000; Carricart-Ganivet & Merino, 2001; Carricart-Ganivet, 2004).

Por ejemplo, Weber *et. al.*, (1975), observaron que el incremento en la temperatura superficial del océano ejercía influencia positiva en la tasa de crecimiento de los corales tanto en escalas espaciales como temporales. Sin embargo, este se ve influenciado negativamente por los efectos del blanqueamiento (Jokiel & Coles, 1977; Goreau & MacFarlane, 1990). Por su parte, Weber & White (1975), realizaron estudios para obtener datos de crecimiento en 59 especímenes de *Orbicella annularis* y *Montastraea cavernosa* de cinco sitios del Caribe (Jamaica, Barbados, Key West, Belice y Panamá) colectados a una profundidad entre 14 y 40m, por medio de la observación de la variación en las bandas de densidad anual en el esqueleto. Concluyendo que existía una dependencia de la tasa de crecimiento-temperatura de 0.94 mm/año/°C en aguas someras. Pues se presentó un aumento en la tasa de crecimiento conforme aumentaba la temperatura, con un rango de variación de 25°C (3.42 mm/año) a 29°C (7.19 mm/año). Indicando que *M. cavernosa* crece más lentamente que *O. annularis* en condiciones ambientales similares. No se detectaron variaciones de densidad anual en ninguno de los corales que se encontraban a profundidades de más de 18m, pero las tasas de crecimiento de *M. cavernosa* no fueron significativamente diferentes entre 0 y 18m.

De acuerdo con Bosscher y Schlager (1992), el promedio de tasa de extensión en los *Orbicella* modernos, es de alrededor de 10mm/año en profundidades de agua de 0-10m y decrece a 5mm/año entre 15 y 20m. Debajo de 25m, las tasas de extensión decrecen a <



2mm/año. Cruz, *et. al.*, 2003, midieron tasas de extensión linear esquelética mensual en colonias de *Orbicella annularis* y *Orbicella faveolata* de Mahahual y Banco Chinchorro, utilizando indicadores de condiciones ambientales para el crecimiento de los corales como temperatura, coeficiente de extinción de la luz, tasa de sedimentación, nutrientes disueltos y energía de la ola. Se encontró que *Orbicella faveolata* tenía una tasa de extensión esquelética mayor que *O. annularis* tanto en Mahahual como en Banco Chinchorro. En contraste Tomascik (1990) encontró un mayor crecimiento de *Orbicella annularis* en comparación con *Orbicella faveolata* en Barbados. También se planteó que la causa de que los corales que crecen en el arrecife cerca de la costa de Mahahual hubieran presentando una tasa de extensión linear significativamente mayor, probablemente refleja condiciones ambientales menos favorables para el crecimiento de corales en comparación con los corales que crecen en el arrecife del lado de mar abierto (Banco Chinchorro) (i.e. un decremento en extensión al alejarse de la costa). Resultado consistente con lo reportado por Hudson (1981) para *Orbicella annularis* en Key Largo Florida, por Dodge & Brass (1984) en St. Croix, Virgin Islands para *Orbicella annularis* y *Orbicella faveolata* y por Carricart & Merino (2001) para *O. annularis* en el arrecife del sur del Golfo de México.

Edinger *et. al.*, (2000), Carricart-Ganivet & Merino (2001) y Cook *et. al.*, (2002) observaron que conforme un coral experimenta un ambiente más extremo (i.e alta sedimentación y eutrofización), responden con la misma o una mayor tasa de extensión esquelética, aunque tengan una baja tasa de calcificación, dando como resultado una reducción de la densidad esquelética. Respuesta denominada “stretching modulation” del crecimiento del esqueleto (Carricart-Ganivet & Merino, 2001). Por su parte, Carricart-Ganivet (2007) analizo la relación entre la temperatura TSO promedio y el promedio de tasa de calcificación anual de 1977 a 2003 utilizando patrones de bandeado de densidad de especímenes de los principales corales constructores de arrecifes del Caribe *Orbicella faveolata* y *Orbicella franksi*, colectados en dos localidades del Caribe Mexicano.



Concluyendo que la elevada TSO ya está resultando en un estrés térmico para estas especies en el punto geográfico estudiado.

Por otro lado, Carricart-Ganivet (2011), discutió e identificó potenciales fuentes de error en los métodos de densitometría clásica utilizados para calcular tasa de extensión linear del esqueleto de los corales, demostrando que las mediciones de este parámetro de crecimiento no necesariamente reflejan una escala de tiempo anual lo cual puede resultar en errores substanciales de cálculo de la tasa de extensión linear y por ende en la obtención de las tasas de calcificación. Por lo que, es el espacio entre diseptos y el número de estos los que reflejan mejor la escala de tiempo.

### **Trabajo previo en crecimiento de corales calculado por medio del bandeo en corales fósiles**

Se ha observado que el bandeo de densidad estacional está bien preservado en algunos corales de arrecifes fósiles, haciendo posible el estudio del desarrollo de los corales en arrecifes antiguos e.g. *O. annularis* de los arrecifes elevados del Pleistoceno en Barbados (Weber & White, 1975).

Lynton (1974), realizó un estudio del frente del arrecife en Discovery Bay en la costa norte de Jamaica por medio de la extracción de núcleos. Observando que la cresta del arrecife estaba directamente sobre biolititas de Pleistoceno (de hace 120,000 años) del periodo interglaciario, presento los datos anteriores con los datos del frente del arrecife del Pleistoceno.

El primero en reportar el hecho de que *Orbicella sp* del Pleistoceno presenta tasas de extensión linear del esqueleto significativamente más bajas que las de corales recientes fue Landon (1975) en una tesis, lo cual también fue observado y discutido por Hudson (1979). En este estudio se presentan por primera vez los resultados de un análisis sistemático de tasas de extensión esqueléticas de corales pétreos del Pleistoceno en el sur de Florida y se discuten posibles factores de control ambiental y climático.





(Gischler, Hudson, & Storz, 2009) Gischler, *et. al.*, 2009, observaron que las tasas de extensión y su variabilidad en corales masivos formadores de arrecifes, de la especie *Orbicella annularis*, fueron significativamente bajas durante el Pleistoceno en el sur de Florida en comparación con las de corales modernos del mismo taxa en la misma área de estudio. Bajo el supuesto de que la TSO y/o salinidad superficial (SSS) era más elevada.

Por su parte, Brachert *et. al.*, (2016), encontraron evidencia de una reducción de un 50% en las tasas de calcificación en corales masivos de los géneros *Solenastrea*, *Porites* y *Orbicella* fósiles que crecieron durante el LIG en diferentes sitios del sur de Florida, asociándolo con el aumento de temperaturas efecto del calentamiento global que se presentó durante ese el Pleistoceno.

## **2.2 Justificación**

Según las proyecciones del IPCC, el rápido incremento en la TSO efecto del calentamiento global Antropogénico, tendrá un impacto en el crecimiento de los corales y desarrollo del arrecife, el cual todavía es difícil de calcular. Por medio de la observación de la tasa de crecimiento de los corales durante episodios previos de calentamiento global, y al compararla con la de corales modernos, tal vez podríamos inferir como responderá la tasa de crecimiento de los corales en el futuro debido a los incrementos en TSO tropical proyectada.

## **2.3 Pregunta de Investigación**

Al obtener los parámetros de crecimiento por medio del bandeo de densidad en corales escleractínios fósiles bien preservados de Xcaret que datan del LIG, y compararlos con los de corales modernos de otros sitios del Caribe mexicano que crecen en ambientes similares, podremos obtener información de la TSO y otros factores que afectaron el crecimiento coralino durante el LIG y podremos inferir como los corales modernos responderán a los cambios proyectados bajo el escenario de calentamiento global antropogénico en un futuro?



## 2.4 Hipótesis General

Dado que las bandas de densidad que se forman en los esqueletos de los corales hermatípicos como *Orbicella faveolata*, registran los cambios ambientales. Se esperaría que los parámetros de crecimiento (extensión linear, densidad y calcificación) de *O. faveolata* fósiles bien preservados de Xcaret que datan del Último Interglaciador, nos den información de la TSO de ese periodo. La cual, de acuerdo a otros registros fue más elevada que la del presente. Esto sería evidente al comparar las tasas de crecimiento de los corales fósiles con modernos de la misma especie que crecen en ambientes similares en otros sitios del Caribe mexicano.

### Hipótesis particular

Dado que en las especies del género *Orbicella*, se han observado los siguientes patrones de crecimiento con el aumento de temperatura:

- la tasa de extensión linear disminuye, sin embargo se ha observado que en ambientes estresantes, ocurre un fenómeno, denominado “stretching band modulation”, en cuyo caso se observa aumento de la extensión linear y disminución en la densidad.
- Por su parte, la densidad y la tasa de calcificación aumenta, con el incremento de temperatura, sin embargo existe un umbral máximo de calcificación, el cual una vez alcanzado provoca que la calcificación disminuya, lo cual ocurre cuando se sobrepasa la temperatura optima de la máxima tasa de calcificación del coral.
- También se ha observado que algunos corales presentan mayor tolerancia al incremento de temperatura, lo cual está relacionado con el tipo de zooxantella del coral. Por lo que en este caso se esperaría una adaptación a temperaturas elevadas, en cuyo caso se esperaría que no ocurriera disminución en la tasa de calcificación. Lo cual se reflejaría con valores similares a los que presentan los corales modernos sin alteración antropogénica.

Entonces, se espera que los corales fósiles de la especie *Orbicella faveolata* presenten alguno de los patrones anteriores en su tasa de crecimiento.



## 2.5 OBJETIVOS

### Objetivo general:

- Obtener la tasa de crecimiento de colonias de corales fósiles del Último Interglaciario de la especie *Orbicella faveolata*, que crecieron cuando el mar se elevó +3 m sobre el nivel actual, presentándose el primer estadio de desarrollo arrecifal en Xcaret, el cual ha sido datado en  $\sim 122.12 \pm 0.52$  Ka, y comparar con las tasas de crecimiento de corales modernos de la misma especie que crecen en ambientes similares en diferentes sitios del Caribe mexicano.

### Objetivos específicos:

- Obtener la tasa de extensión linear por medio de la técnica de densitometría óptica, de lasajas de colonias de corales de la especie *Orbicella faveolata*, tanto de depósitos de la laguna como del frente del arrecife fósil de Xcaret, así como de corales modernos de la misma especie obtenidos de la laguna arrecifal de Bahía Chac y la Bahía de Akumal.
- Obtener la densidad del esqueleto de las lasajas obtenidas de las colonias de *O. faveolata* fósiles, en las cuales la aragonita del esqueleto está bien preservada, sin alteración diagenética a calcita así como de las lasajas de corales modernos.
- Obtener la tasa de calcificación de las colonias de *O. faveolata* fósiles y modernos a partir de los dos parámetros de crecimiento anteriores, utilizando la técnica de densitometría óptica.
- Comparar la tasa de extensión linear, la densidad del esqueleto, y la tasa de calcificación de los *O. faveolata* fósiles obtenidos de la laguna con los del frente arrecifal de Xcaret y comparar estos parámetros de crecimiento de los *O. faveolata* fósiles de la laguna con los modernos obtenidos de este mismo ambiente en Bahía Chac y la Bahía de Akumal, y determinar si existen diferencias.



## 2.6 Área de Estudio

Este estudio se llevó a cabo en tres diferentes sitios de colecta; el arrecife fósil de Xcaret, y los arrecifes modernos localizados en Bahía Chac y la Bahía de Akumal. Localizados en el estado de Quintana Roo, dentro de la Península de Yucatán, cuyo litoral está bordeado actualmente por una extensa formación arrecifal compuesta por arrecifes de Franja o Costeros, la cual se extiende a la mayor parte de las costas continentales e insulares del Caribe Mexicano. Los arrecifes están distribuidos en una barrera semicontinua a lo largo de la costa, con un suelo karstificado intermedicamente plano entre las formaciones arrecifales (Núñez-Lara *et. al.*, 2005). Formando parte del extenso sistema arrecifal de barrera que se extiende a lo largo de la costa occidental del Océano Atlántico en el mar Caribe, denominado “Gran Cinturón de Arrecifes del Atlántico Occidental”, y conformando al Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM) en México, en donde sigue una dirección Norte-Sur, dentro de las coordenadas 18°00' a 21°00', y cubriendo una longitud aproximada de 300 a 400 km. Recorriendo desde el extremo norte de la península de Yucatán en Isla Contoy dentro del Canal de Yucatán hasta la bahía de Chetumal al sur de México, abarcando el litoral de Quintana Roo casi en su totalidad (Ardisson, 2011; Núñez-Lara *et. al.*, 2005). Esta formación arrecifal se prolonga más allá de nuestras costas (Carricart-Ganivet & Hortapuga, 1993), conectándose con Belice, Guatemala, y las Islas de la Bahía, en Honduras (García-Salgado *et. al.*, 2006), en donde forma la porción restante del Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM), que en su totalidad tiene una extensión de casi 1000 Km (McField *et. al.*, 2008). Lo cual se ilustra en la **Fig. 2.1**.





**Fig. 2.1.** Mapa que muestra las áreas de estudio, Arrecife fósil de Xcaret y los arrecifes modernos de Bahía Chac y Akumal. Formando parte de la Franja arrecifal que bordea a la Península de Yucatán y forma al SAM en México.

En Quintana Roo, la Franja arrecifal está mejor desarrollada más al Norte de la península presentándose estructuras continuas de hasta 10km de largo y 3km de ancho con una laguna arrecifal de hasta 10m de profundidad. El desarrollo de la franja coralina decrece hacia el sur, presentándose discontinuidades de varios kilómetros, en donde la laguna se hace somera con profundidades de 3 a 4 m (Jordán, 1979; 1989).

En la parte Norte de la península de Yucatán, la franja arrecifal alcanza la superficie (McField *et. al.*, 2008). Lo cual se puede observar de Punta Nizuc a Puerto Morelos, en donde es claramente visible a no más de un kilómetro de la costa. En Puerto Morelos, se interrumpe por 18 km hasta Punta Maroma, en donde reaparece para desaparecer de la superficie nuevamente en Playa del Carmen por un trecho de 35 km (Ardisson, 2011), en



donde la sombra causada por la Isla de Cozumel y la fuerte corriente existente en el canal de Cozumel, parece deprimir el desarrollo arrecifal a lo largo de la costa continental (Kramer, 2002), aunque por tramos hay numerosos cabezos aislados sobre la plataforma arenosa así como arrecifes que se extienden desde la orilla, y sobre todo, arrecifes bien desarrollados entre 15 y 45 m de profundidad. En la parte centro y sur de la costa, desde Puerto Aventuras a la frontera con Belice, la plataforma continental es más estrecha, por lo que el arrecife frontal está más desarrollado, con presencia de macizos y canales de medio a alto relieve y una abundante cobertura coralina (Molina *et. al.*, 1998). A partir de Tulum, la barrera arrecifal se localiza entre 1.5-2.5 km de la costa, es casi ininterrumpida, más ancha y desarrollada, correspondiendo 110 km a la reserva de la biosfera de Sian Ka'an y se extiende hasta el parque nacional Arrecifes de Xcalak, para continuar con características similares frente a la Bahía de Chetumal, donde continúa como los arrecifes de Belice (Ardisson, 2011).

Estos arrecifes de franja o costeros, que bordean a la costa de Quintana Roo, son formaciones alargadas con disposición más o menos paralela a la costa (Jordán-Dalhgren, 1989a, 1993a), se encuentran frecuentemente separados de la costa por una laguna o cuerpo de agua estrecho (normalmente de cientos de metros, llegando a alcanzar los miles de metros) y somera (típicamente de -3 a -4 m, con rangos que van de -1 a -8 m), cuyo fondo está revestido de arenas calcáreas y pastos marinos, separando a los arrecifes de la línea de costa (Núñez-Lara *et. al.*, 2005). Estos arrecifes son mejor denominados como arrecifes de franja o costeros ya que no forman una barrera arrecifal clásica (James & Ginsburg, 1979).

De acuerdo a la constitución y grado de desarrollo relativo de los arrecifes que conforman el extenso sistema arrecifal de Quintana Roo, se ha dividido en tres grandes sectores a gran escala: Caribe Sur, Caribe Norte y Cozumel. Ya que, este sistema arrecifal varía a lo largo de un gradiente latitudinal y su grado de desarrollo relativo está fuertemente determinado por la morfología de la plataforma continental e insular (Jordán-



Dalhgren, 1989a). A una escala local la continuidad de la barrera arrecifal varia, siendo interrumpida por un gran número de pasos o bocas de suelo kárstico intermedicamente plano entre las formaciones arrecifales, que comunican la zona frontal del arrecife con la laguna (Jordán-Dalhgren, 1993; Núñez -Lara, 2005).

Los arrecifes están constituidos por más de 90 especies de corales escleractínios y gorgonaceos (Beltrán-Torres & Carricart-Ganivet, 1999; Fenner, 1999; Jordán-Dalhgren & Rodríguez-Martínez, 2003). Las crestas en la mayoría de estos sistemas están constituidas por arrecifes extensos de *Acropora palmata* y *Orbicella annularis*, los cuales crecen en la parte somera de antiguas líneas de costa sumergidas, tal vez relictos de una antigua estructura arrecifal que fue biselada a barlovento durante las transgresiones y regresiones que ocurrieron durante el periodo Cuaternario (Jordán-Dalhgren, 1989a), muy probablemente durante el Pleistoceno tardío (Ward *et. al.*, 1985). Las características de esta estructura determinan la morfología arrecifal del presente, pues la acreción arrecifal moderna ha sido mínima (Jordán-Dalhgren, 1993).

El área de estudio: Xcaret, Bahía Chac y la Bahía de Akumal, pertenece al sector Caribe Centro-Norte, el cual se extiende desde la Latitud 19° 05', hasta la Isla Contoy (incluyendo parte del sistema arrecifal de sotavento de la isla de Cozumel). En donde actualmente dominan los arrecifes bordeantes extendidos (Jordán-Dalhgren, 1988; Jordan-Dalhgren, 1993 a, b). Los cuales presentan las siguientes características:

- **Parte posterior y lagunas someras** (son mayores a algunos metros), pertenecen a las áreas protegidas del arrecife; estas presentan una cubierta coralina relativamente alta, dominada por cabezas de coral grandes y montículos de *Orbicella annularis* y *Orbicella faveolata*, que usualmente confluyen con *A. palmata* en la parte más alta.
- **La cresta**, pertenece a la zona de rompiente; dominada por *Acropora palmata*.
- **La zona frontal del arrecife o parte anterior**, pertenece a las áreas arrecifales expuestas; es mayormente de bajo relieve, con una pendiente suave (las formaciones



arrecifales bien desarrolladas en el arrecife frontal están restringidas a sitios cuya topografía del fondo presenta alto relieve). En esta zona, se presentan estructuras denominadas “coral grounds”, que son comunidades arrecifales que colonizan sustrato rocoso pero no forman estructuras arrecifales tridimensionales (Rodríguez-Martínez *et. al.*, 2011), en donde los gorgonaceos y algas son conspicuos, seguido por abundantes esponjas e hidroides y corales escleractínios. El margen somero de esta zona, esta bordeado por un cinturón bien desarrollado de *A. palmata*. En la mayoría de los arrecifes de la parte norte y centro del Caribe, el arrecife anterior es de entre 5 y 20 m (Jordán-Dahlgren, *et. al.*, 1981; Jordán-Dahlgren, 1989a, b; 1993a, 2003).

## 2.7 Características de la Península de Yucatán

### Ambiente Físico

La península de Yucatán permaneció sumergida durante el Cretácico y Terciario (Cabadas-Baez *et. al.*, 2010). Esta al parecer se formó como resultado de la sedimentación marina durante finales del Cenozoico sobre la superficie de un basamento de roca del Mesozoico. Las rocas de la superficie a lo largo de la península de Yucatán, fueron originadas a partir de un ascenso en el Mioceno-Plioceno, cuando dominó la deposición de carbonato en aguas someras formando una secuencia de carbonatos marinos de hasta 1,100 m, gruesa, sin deformarse, ni erosionarse por el agua. (Lauderdale *et. al.*, 1979). Esta secuencia de carbonato, plana y sin deformarse quedo expuesta durante el Plioceno tardío (2.5 Ma), debido a la disminución del nivel del mar, asociada con el comienzo de la glaciación del Hemisferio Norte (Miller *et. al.*, 2005) y transformó la península en un terreno Kárstico extenso pero joven. Posteriormente durante el Cuaternario se formó una plataforma arrecifal interior (Merino, 1983). Todos los arrecifes vivos actualmente, pertenecen al Holoceno.

Actualmente, la parte este de la Península de Yucatán, es una gran planicie ligeramente inclinada desde el interior hacia la costa, poco elevada encontrándose a menos de 10m sobre el nivel medio del mar, sin accidentes topográficos mayores, a excepción de la porción sur de la península, y está constituida por roca caliza. La costa del sector Caribe





Norte, está separada de Isla Cozumel por el canal de Yucatán, el cual mide 15 km de ancho y alcanza una profundidad máxima de aprox. 500m. El Canal de Yucatán está bordeado por plataformas estrechas en ambos lados. La plataforma continental del sector Caribe Norte y a lo largo de toda la costa de Quintana Roo, la cual cuenta con 865 km de litoral, es extremadamente angosta con tan solo 4km en promedio y en ocasiones más angosta, caracterizada por bahías, playas, caletas, cayos, islas, lagunas costeras y lagunas arrecifales (Ardisson, *et. al.*, 2011).

La mayor parte de la costa del sector Norte está formada por varias líneas de arrecife de coral paralelas a la costa, con crestas que en la mayoría de las partes están bien por debajo del nivel del mar promedio (Kjerfve, 1994). Aunque la caída de la pendiente arrecifal en aguas más profundas está interrumpida por la Isla de Cozumel, las profundidades abisales alcanzan 1000m o más (Ardisson, *et. al.*, 2011). La vegetación de la costa está caracterizada por una cubierta densa de selva de arbustos perene tropical, con árboles que raramente exceden los 12 m. A lo largo de las secciones de baja energía como costas protegidas, bahías, lagunas y lagunas costeras, especialmente en donde hay evidencia de filtración o escurrimiento de agua dulce, se puede observar desarrollo de comunidades de manglar, las cuales forman un cinturón estrecho de vegetación bordeante. Los árboles de los manglares en la mayoría de los lugares son pequeños, de menos de 6 m de altura, indicando tanto la falta de suficiente agua dulce, como la exposición frecuente de la costa a episodios de vientos y olas de alta energía.

La línea de costa se caracteriza por largos trechos de playa con afloramientos de roca caliza expuestos, comúnmente sin vegetación, filosos en apariencia y de difícil acceso. En algunos lugares, la roca caliza expuesta a lo largo de la costa se hace estrecha ininterrumpidamente por uno o más kilómetros, y casi en todos lados está sujeta a rayos de ola convergente. El lado de la roca expuesta que da hacia el continente, frecuentemente es encontrada como canto rodado que forma una estructura bien desarrollada en forma de muralla, quizá de 4-6m de altura, construida a causa de las tormentas, las cuales provocan olas violentas provenientes de la orilla que también transportan y acumulan trozos de coral y rocas.



Por otra parte, las playas arenosas se encuentran en donde hay arrecifes bien desarrollados cerca de la costa y los rayos de las olas son divergentes. Los sedimentos son mayormente de las partes biogénicas y calcáreas, originados por algas marinas calcáreas y erosión arrecifal. En la parte de la costa que da hacia el mar, existe sustrato de arena y rocas pequeñas o gravas que en algunos lugares está cubierta por comunidades de pasto marino, entremezcladas entre afloramientos de roca de playa y formaciones arrecifales. Una amplia diversidad de esponjas y corales suaves son característicos de aguas con profundidad mayor a 2m (López & Green, 1984).

### **Escurrecimiento terrestre**

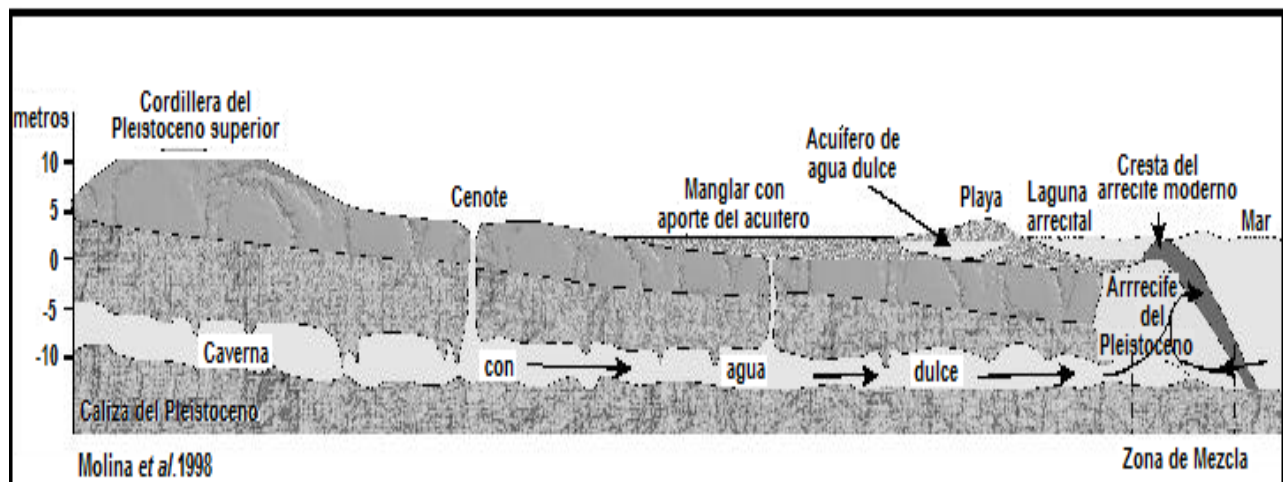
Debido a la topografía kárstica del terreno y la ausencia de suelo en la península de Yucatán, ocurre percolación rápida del agua de lluvia; es decir que el agua de lluvia se introduce rápidamente a través de las capas superficiales de roca caliza por una red de drenaje subterráneo, acumulándose en las profundidades y cavidades de las rocas o en la arena de tipo calcáreo, formando el manto freático (Molina *et. al.*, 1998), por lo que no se forman ríos superficiales (Ward *et. al.*, 1985). El agua del manto freático se mueve hacia la periferia de la Península infiltrándose entre las rocas calizas porosas del subsuelo y en las grutas y conductos cavernosos interconectados de amplitud variada. El flujo subterráneo propicia la disolución de la caliza formando cuevas y cavernas que, al derrumbarse sus techos, se descubren a la superficie como cenotes.

Por lo que existen numerosas aguadas y cenotes, pues cualquier hundimiento del terreno intersecta la capa de agua y la deja al descubierto. Como ocurre de Cancún hasta Tulum, en donde el acuífero subterráneo es muy activo y disuelve intensamente el subsuelo (Molina *et. al.*, 1998). Debido al desnivel de la planicie, el agua del manto freático queda cada vez más cerca de la superficie a medida que se aproxima a la costa, en donde coincide con el nivel del mar formando la característica franja de humedales a lo largo de la costa de la Península de Yucatán. En los lugares expuestos al embate de las olas, la franja de terrenos inundados se encuentra separada del mar por una serie de dunas arenosas presentes en la mayor parte de Quintana Roo. En esta zona se presenta un pequeño acuífero secundario localizado en la berma de la playa a lo largo de toda la



costa; la porosidad de la arena permite la recarga en época de lluvias, el agua se filtra y se colecta por encima del agua salada debido a la diferencia de densidad.

Algunos esteros y lagunas costeras se encuentran directamente comunicados con el mar subterráneamente; aparentemente esta agua de baja salinidad descarga mar adentro en la región arrecifal (Rubinoff & Carranza, 1998). Por lo tanto la circulación de agua dulce es subterránea y hay un flujo neto del continente al océano, por lo que los manantiales subterráneos quizá también se presentan en áreas del arrecife. Debido a esto, el agua de estos manantiales no acarrea sedimento, y al parecer no es capaz de afectar a la comunidad de coral en este contexto (Jordán-Dahlgren, 2003). Sin embargo, por las características del flujo de aguas subterráneas, las amenazas de contaminación por aguas residuales podrían repercutir en la fuente principal de agua potable, en la calidad del agua en las zonas inundables y en los arrecifes coralinos (Molina *et. al.*, 1998). Los corales que crecen en Bahías como Bahía Chac y la Bahía de Akumal, así como los arrecifes de franja en algunas áreas cercanas tal vez reciben agua dulce y salobre de las escorrentías ocasionadas por el agua subterránea y escurrimientos (Kramer, 2002).



**Fig. 2.2** Diagrama que muestra la dinámica de las aguas subterráneas en la zona costera de la Península de Yucatán. Tomado de Molina *et. al.*, (1998), pp.25.

### Características Climáticas



El clima de la Península de Yucatán, es marino tropical y ha sido clasificado como Aw<sub>2</sub> (semiárido tropical) de acuerdo a la clasificación de Köppen (Merino & Otero, 1983). El aire es siempre húmedo; la humedad relativa varía de 80-90% a lo largo del año. El abastecimiento de agua dulce, es escaso usualmente, y el balance local de agua es negativo durante la mayoría de los meses, con evaporación que varía de 102mm en diciembre a 178mm en mayo (Merino & Otero, 1983). Solo durante los 2-3 meses de lluvia intensa durante el verano y principios de otoño la precipitación es mayor a la evaporación. Los vientos alisios dominantes soplan del noreste durante la primavera y verano, y la recurrencia de nortes con vientos fuertes del norte y noroeste son comunes durante el otoño e invierno. La costa se encuentra expuesta a tormentas tropicales y huracanes con fuertes olas, vientos e inundación costera. La costa del sector Caribe Norte, es una locación con vientos ocasionalmente muy fuertes y destructivos provenientes del océano. La prevalencia de la dirección del viento durante todo el año es del este, conducidos por los vientos alisios del noreste y presumiblemente aumentados por las brisas locales del mar (Kjerfve, 1994).

## **Mareas**

El rango de mareas en el mar Caribe es de micro-marea con un rango típico de menos de 20 cm (Kjerfve, 1981), incluyendo el frente costero del océano del sector Norte. El promedio del rango astronómico de mareas para este sector mide solo 16cm. La marea astronómica es de tipo mezclado, principalmente semidiurno, el cual mide 0.44-0.47. Lo cual significa que el nivel del agua de la costa al mismo tiempo responde a forzamiento semidiurno y diurno y oscila con ambos periodos, pero con una dominancia de respuesta semidiurna. El nivel de variación de agua astronómica es frecuentemente enmascarado por grandes variaciones del nivel del agua de costa impredecibles, como resultado de mareas meteorológicas que se deben a la variación del estrés del viento, presión atmosférica, y pueden ser también función del ambiente de olas durante tiempos de la llegada de olas de tormenta de largo periodo y alta energía (Kjerfve, 1994).

## **Características de Co-Mareas**



Las principales características de mareas semidiurnas  $M_2$  es el constituyente dominante de marea. Las mareas del Caribe  $M_2$  pueden ser dibujadas como un sistema de rotación amfidromico a favor de las manecillas del reloj. Lo que quiere decir que la fase de progreso de marea  $M_2$  es de norte a sur a lo largo de la costa del sector Norte, significando que las aguas altas y bajas asociadas con el constituyente dominante  $M_2$  ocurre primero en Cancún y después más al sur (Kjerfve, 1994).

### Corrientes de Marea

Junto con las oscilaciones de la superficie del mar, las mareas también son caracterizadas por Corrientes de marea asociadas, las cuales son importantes mecanismos de dispersión en las aguas someras del Caribe, con el rango de mareas relativamente pequeño. Las Corrientes de marea son predominantemente semidiurnas en naturaleza con el periodo diurno casi inexistente (Kjerfve, 1994).

## Características Oceanográficas de la Costa

### Corrientes

Las principales influencias oceanográficas en los arrecifes del Atlántico de México provienen del sistema de corrientes del Caribe. El SAM en México, es adyacente a la Corriente de Yucatán (que va del mar Caribe al Golfo de México), una de las corrientes de frontera más intensas y dinámicas del planeta, cuyas características oceanográficas, además de determinar en gran medida las condiciones físicas del ambiente costero, tienen implicaciones en el transporte de nutrientes, larvas y contaminantes (e.g., Merino, 1986, 1997; Sheinbaum *et. al.*, 2002; Chávez *et. al.*, 2003; Ezer *et. al.*, 2005). La corriente de Yucatán en el canal de Yucatán, es desviada en la parte norte por la Península de Yucatán, para converger con todas las otras corrientes del Caribe en la corriente del Golfo.



A partir de aquí, las aguas del Caribe entran al Golfo de México por dos trayectorias principales: a) un flujo de plataforma, sobre el Banco de Campeche que se dirige hacia abajo a los arrecifes de Triángulos, y periódicamente más abajo hacia el arrecife de Cayo Arcas, antes de dar vuelta hacia la parte oeste en la cuenca central del Golfo (Rezak *et. al.*, 1985); y b) por el camino de la corriente de lazo (Cochrane, 1972), como muchos grandes giros de las aguas del Caribe se separan de la corriente principal y se desvían de rumbo hacia el lado oeste, de la península de Yucatán, alcanzando eventualmente las costas del Golfo de México (Jordán-Dahlgren, 2003).

Merino (1986) señala que, como efecto de los patrones de circulación costera superficial: (i) los objetos, organismos y contaminantes que se encuentren en el agua superficial cerca de la costa a todo lo largo del margen oriental y parte de margen norte de la Península de Yucatán tenderán a derivar hacia la costa de la península. Este efecto es muy probable hasta una distancia de 5 MN, (ii) En cambio al norte de los 20°N, la deriva a una distancia de la costa más allá de 8 a 14MN se dará hacia el eje de la Corriente de Yucatán, pudiendo existir transporte hacia el Golfo de México, la península de Florida o Cuba y (iii) dentro de la zona costera, la deriva será hacia el norte, excepto muy cerca de la costa en que podría ser hacia el sur. Por lo tanto, la descarga intencional o accidental de contaminantes en las costas de Quintana Roo, dependiendo de su magnitud y ubicación espacial, no solo tendría repercusiones ecológicas, económicas y sociales en los arrecifes del SAM en México, sino también en el Golfo de México o más allá de las fronteras nacionales. Por otra parte Ezer *et. al.*, (2005) señalaron que las variaciones en las corrientes pueden tener implicaciones en las actividades biológicas como las agregaciones reproductivas o la dispersión larvaria.

En este sentido, en el sector Caribe Norte del estado de Quintana Roo, las corrientes de la costa presentan un flujo predominante hacia el norte a una velocidad de aproximadamente 0.1 m/s (Kjerfve, 1994, Chávez -Hidalgo, 2009). Lo cual favorece la conectividad entre los arrecifes del SAM en México, sugiriendo la integración del SAM en un solo ecosistema. La conectividad de estos arrecifes es alta, ya que existe intercambio



genético iniciando en los arrecifes de Xcalak y/o Banco Chinchorro para continuar hacia el norte pasando por los arrecifes de la región central hasta Isla Contoy, para después subir a la plataforma yucateca, lo cual favorece un mantenimiento de la complejidad de la estructura comunitaria del arrecife, y por lo tanto la estabilidad de ecosistema arrecifal (Chávez-Hidalgo, 2009).

### **Factores Meteorológicos**

Durante la mayor parte del año prevalecen los vientos alisios con dirección este-oeste o suroeste con velocidades entre 2 y 10 m s<sup>-1</sup>, y el régimen de lluvias marca el patrón climático en secas (marzo-mayo), lluvias (junio-octubre) (Álvarez-Góngora & Herrera-Silveira, 2006). De septiembre a Abril, las masas de aire continental polares fluyen en el Golfo de México y el Caribe generando vientos fuertes con dirección sur-suroeste con velocidades hasta de 120 km/h, aunque las velocidades son comúnmente de la mitad de ese valor (Tunnell, 1988). El efecto principal de esos “nortes” que se presentan durante el invierno es reducir las temperaturas atmosféricas y la temperatura superficial del océano en alrededor de 3°C (lo cual no parece estresar a la comunidad coralina), e incrementar la turbidez, la energía de las olas y la rompiente (Jordán-Dahlgren, 2003).

La temporada de ciclones tropicales del Caribe se presenta entre los meses de junio a diciembre, y con mayor intensidad entre agosto y septiembre, lo que aumenta la intensidad de los procesos costeros que provocan cambios importantes en la morfología del litoral (Capurro, 2002, Cuevas-Jiménez & Euan-Ávila, 2009). En promedio por año se forman cerca de 10 ciclones tropicales y de cinco a seis alcanzan la intensidad de huracán (Lugo *et. al.*, 2000). De 2000 a 2010, se formaron 84 huracanes en el Atlántico, de los cuales 18 atravesaron el mar Caribe y seis impactaron directamente las costas de Quintana Roo (<http://weather.unisys.com>). Estos fenómenos son extremadamente energéticos, acarreando lluvia y viento intenso que generan oleaje extremo, el cual incrementa las probabilidades de que los arrecifes sufran daños (Ardisson, 2011).



## Temperatura del Agua y Salinidad

La temperatura del agua de la superficie del Caribe oeste es cálida y con elevada salinidad, excede los 20°C durante el verano (Hazelworth & Star 1975) y es a lo más 1-2°C más fría en invierno. En el agua somera cerca de la costa dentro del arrecife, las temperaturas de verano son presumiblemente algo más cálidas y las de invierno algunas veces un poco más frías. Las corrientes asociadas con la circulación del Caribe aumentan la surgencia a lo largo de la extremidad de la plataforma continental de Yucatán. La surgencia choca en la costa cerca de la extremidad norte de la península de Yucatán, en donde la TSO comúnmente no alcanza más de 26°C en el Verano (Maul, 1993). Con respecto a las temperaturas típicas del agua en el sector Caribe Norte del estado de Quintana Roo, se ha observado que exceden los 28°C durante el verano (Kjerfve, 1994).

Por otra parte, el mar Caribe exhibe altas salinidades debido al balance de agua regional con la evaporación, la cual iguala o excede las precipitaciones. Este hecho junto con las condiciones semiáridas de la costa a lo largo del extremo norte de la Península de Yucatán y la ausencia de ríos, produce salinidades oceánicas y costeras de 36-37‰ con muy poca variabilidad anualmente (Hazelworth & Star, 1975). Las aguas cerca de la costa presentan igualmente alta salinidad, excepto por las áreas vecinas a cenotes, las cuales tienen una descarga substancial de agua dulce, la cual puede causar reducción substancial de la salinidad localmente, en agua somera. Una consecuencia de las temperaturas y salinidades homogéneas es la ausencia de la densidad que puede conducir a circulación gravitacional, impidiendo flujo e intercambio de agua (Kjerfve, 1994).

## Oleaje

En general, debido a que la mayoría de los vientos observados en el sector Caribe Norte son los vientos alisios provenientes del este y sureste, posiblemente las olas también se aproximen del este. Lo cual implica que normalmente las olas en promedio se aproximen a la línea de costa, esto podría minimizar las corrientes cerca y a lo largo de la costa y los transportes litorales en la estrecha banda dentro de los arrecifes. Sin embargo, debido a





que la dirección de los vientos es muy variable, la dirección de las olas también podría serlo. Debido a que los máximos vientos han sido registrados de direcciones del norte, es razonable asumir que las olas más destructivas podrían llegar también del norte o noreste, y estar asociadas probablemente con el paso de un huracán (Kjerfve, 1994).

### **Desarrollo costero**

El desarrollo costero así como la proximidad de los arrecifes a la costa y la acelerada expansión urbana y la infraestructura turística en la franja costera en el estado de Quintana Roo, es causa de preocupación. Ya que, además de las amenazas a los arrecifes por la modificación del paisaje de la costa, que afecta tanto el sistema de drenaje natural como la dinámica de sedimento de la playa. La contaminación y los impactos físicos directos parecen ser de gran importancia, debido a la naturaleza Kárstica del terreno continental en esta zona, con poco o nada de suelo y que la mayoría de los arrecifes están bordeando las costas, las descargas no tratadas tanto urbanas como de los grandes hoteles son las mayores amenazas, debido a que todas estas descargas eventualmente se filtraran en el sistema de aguas subterráneas el cual tiene un flujo del continente al mar.

Actualmente, no existe un sistema de tratamiento de aguas residuales a lo largo de la costa de Quintana Roo, a excepción de los grandes resorts. Los pueblos y pequeños asentamientos no lo presentan, y a excepción de los pocos experimentos llevados a cabo a pequeña escala, no existe ningún esfuerzo por remover el exceso de nutrientes como por ejemplo plantas de colecta. Aunado a esto, existen todos los impactos en los arrecifes coralinos asociados con actividades recreacionales, desde tours en embarcaciones, gente que nada en sus inmediaciones y buceo, lo cual ocurre principalmente en el sector arrecifal norte. En algunos casos, los impactos son tan serios como para ocasionar una rápida degradación arrecifal (Jordán-Dahlgren, 2003). Por lo que es fundamental que para el establecimiento de nueva infraestructura se tomen en cuenta las características geológicas e hidrológicas de la región, así como los procesos costeros a fin de evitar los impactos adversos al ambiente arrecifal.



## 2.8 Arrecife Fósil

**Xcaret**, se ubica dentro de las coordenadas 20° 34' 18.67" N; 87 °06' 08.96" W, en dirección suroeste de la costa de Quintana Roo, a 7km al sur de Playa del Carmen. Su litoral pertenece al mar Caribe y se encuentra dentro de la región noreste de la península de Yucatán en México. En la zona de Xcaret, se ha encontrado una formación arrecifal fósil del periodo Pleistoceno tardío, la cual forma parte de una red de depósitos arrecifales del Pleistoceno, los cuales se encuentran restringidos a una zona de ~10Km a lo largo de la periferia de la Península (carta geológica, 2007), los cuales han recibido generalmente poca atención sedimentológica (Blanchon, 2010).

En los depósitos, a lo largo de la costa noreste de la península, se ha realizado algo de investigación por Ward y colaboradores, quienes documentaron un cordón de llanuras cuya litografía pertenece al LIG, las cuales se extienden a lo largo de ~ 150 km costa abajo (Szabo *et. al.*, 1978; Ward & Brady 1979), a una elevación de 5 a 10 m sobre el nivel del mar, cuyas crestas están constituidas por una secuencia de facies carbonatadas de agua somera y ambientes posteriores, formadas en una playa de submarea, tierra adentro. Secuencia que fue interpretada como una simple línea de costa progradada, cuyos depósitos superiores y de playa alcanzan una elevación máxima de +6 m, consistente con la máxima elevación del nivel del mar durante el último interglaciario (Szabo *et. al.*, 1978). Como resultado de estos estudios, se ha considerado que la península ha sido estable desde entonces, conclusión apoyada por la falta de sismicidad histórica (Márquez -Azua *et. al.*, 2004).

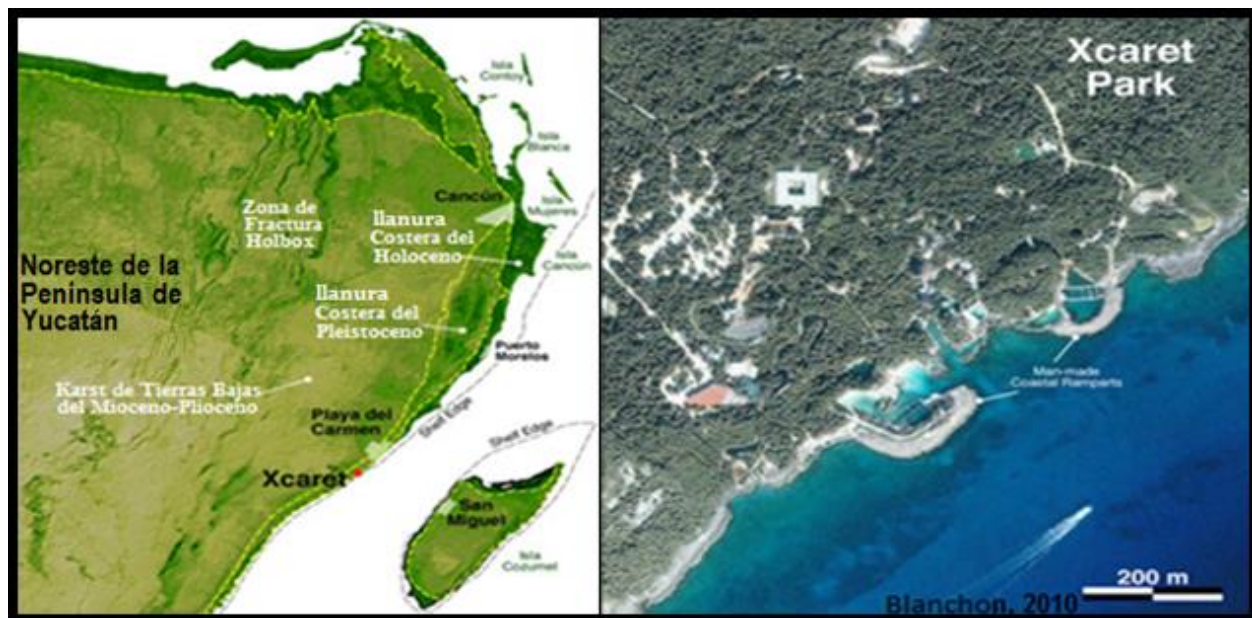
A lo largo de la sección de la costa norte de Cancún a Puerto Morelos, el cordón de llanuras (strand-plain) con litosoma<sup>7</sup> progradante, descansa directamente en una corteza

---

<sup>7</sup> cuerpo geológico diferenciado netamente de los adyacentes por sus caracteres litológicos (rocosos).



dura subyacente de litosoma costero de carbonatos sin cambios, del pleistoceno medio (Lauderdale *et. al.*, 1979; Ward & Halley, 1985). No obstante, cuando se realizaron perforaciones más al sur, en áreas cerca de la costa de Xel Ha e Xcaret, se identificó un arrecife con litosoma del LIG (del Pleistoceno tardío), descansando sobre una superficie de mediados del Pleistoceno (Ward & Brady 1979; Ward & Halley 1985). **Fig. 2.3**



**Fig.2.3.** Mapa de Xcaret; del lado derecho, se muestra el parque marino de Xcaret construido dentro de los depósitos arrecifales del Pleistoceno tardío y del lado izquierdo el mapa de los depósitos arrecifales del Pleistoceno a lo largo de la periferia de la Península, los cuales están restringidos a un área de ~ 10Km. Tomado de Blanchon, 2010.

Actualmente Xcaret presenta una plataforma insular estrecha de ~ 500 m, la cual comienza en la costa rocosa en donde un pequeño acantilado desciende a 2m por debajo del nivel del mar. El lecho marino se aplanan en la base del acantilado, formando una terraza de roca caliza plana, del Pleistoceno (Blanchon, 2010), extensamente árida, estrecha de ~250 m que gradualmente se hace mas profunda con una pendiente de 25° a una profundidad de 10m, y ha sido alterada por lixiviación y subaereamente, cambiando



una parte de la fase original de la aragonita mineral a calcita como se ha observado en otras terrazas también de composición de roca caliza del Pleistoceno tardío y con desarrollo arrecifal significativo, reportadas en otros sitios del Caribe (Blanchon, núcleo sin publicar). El borde tiene una pendiente abrupta o escarpada que desciende de 10m a 12-13m, en algunas áreas más inclinada y formando un escarpe que está separado por canales o voladizos, formando pequeñas cavernas. El cual se aplana en una terraza exterior cubierta de arena, y forma una pendiente poco inclinada a 25m (Rodríguez-Martínez *et. al.*, 2011).

Por otra parte, en el estudio realizado por Rodríguez-Martínez *et. al.*, (2011), se observó que a pesar del desarrollo significativo de la estructura arrecifal durante el último interglaciario, y la presencia común de muchas especies constructoras de arrecifes en otros lugares a lo largo de la costa, actualmente no se ha presentado acreción activa de la estructura arrecifal en la plataforma de Xcaret, lo cual tampoco ocurrió en etapas previas del período Holoceno.

### **Importancia del Área de Estudio**

De acuerdo a Blanchon (2010), Xcaret es un área ideal para el estudio de los cambios múltiples y rápidos del nivel del mar, debido a que se encuentra en la costa noreste de la Península de Yucatán, una zona geológicamente estable e históricamente asísmica, (Márquez-Azua *et. al.*, 2004), desde el Eoceno (55 Ma) (Pindell & Barrett, 1990). Ya que los arrecifes de coral de franja o costeros que crecen a lo largo de márgenes continentales estables proporcionan uno de los mejores indicadores de la altura relativa del nivel del mar del Último Interglaciario en comparación con la actual (Mc Culloch & Esat, 2000). En Xcaret, existe una secuencia completa de desarrollo de hasta +6 m de máxima elevación, de una parte del arrecife fósil del período Pleistoceno tardío datada con alta precisión, la cual actualmente se encuentra tierra adentro.

Estos depósitos arrecifales, se hicieron evidentes durante la construcción del parque temático Xcaret, cuando esta máxima elevación del arrecife fue extensamente tunelada y



zanjeada. Esta gran exposición permitió una vista sin igual del desarrollo del arrecife del LIG, permitiendo reconstruir la zonación y el desarrollo del transecto arrecifal hasta la extensión total de la máxima elevación de + 6 m, y por primera vez, identificar un episodio de retroceso de la cresta arrecifal durante ese intervalo de tiempo. En esta área, Blanchon observó que la elevación de los depósitos arrecifales y de costa durante la última interglaciación (MIS-5e), indica una elevación máxima del nivel del mar de hasta 6m más que en el presente, la cual ocurrió durante el final del último interglaciador con el colapso precipitado de los casquetes polares, lo cual ocasionó incrementos del nivel del mar de escala métrica en escalas de tiempo sub-mileniales (Blanchon & Shaw, 1995, Hanebuth *et. al.*, 2000). Lo cual también proporciona un contexto paleo climático válido de la posible evolución del presente interglaciador y, específicamente, el potencial de inestabilidades adicionales de los casquetes de hielo.

Para llegar a esta conclusión, Blanchon (2010) delineó dos transectos lineales en el arrecife fósil de Xcaret, los cuales estaban separados y a diferentes elevaciones. Mostrando las facies y los análisis de la arquitectura del arrecife del LIG, descritos brevemente a continuación:

1) **Transecto de arrecife inferior**; aflora a lo largo de la costa norte por 575m y se extiende a +3m por debajo del nivel del mar promedio del presente. Las facies de la cresta arrecifal consisten de largas colonias dispersas de *Acropora palmata* dentro de un depósito de coral constituido de canto rodado-grava y esta flanqueado por un arrecife-frontal dominado por *A. cervicornis* y una extensa área de un sistema lagunar formado por parches consolidados de *A. cervicornis* y *Montastraea sp.* En la zona del centímetro superior del este transecto se observa una capa con gran incrustación de algas coralinas, la cual en algunos lugares forma una superficie discontinua debido a la erosión marina.

2) **Transecto de arrecife superior**, aflora a ~150m tierra adentro hasta una elevación de +5.8 m sobre el nivel del mar actual y paralelamente a la sección sur de la costa por una extensión de ~400 m. Este transecto consiste también de una cresta con facies dominadas por *A. palmata*, flanqueada por el arrecife frontal, el arrecife posterior y el



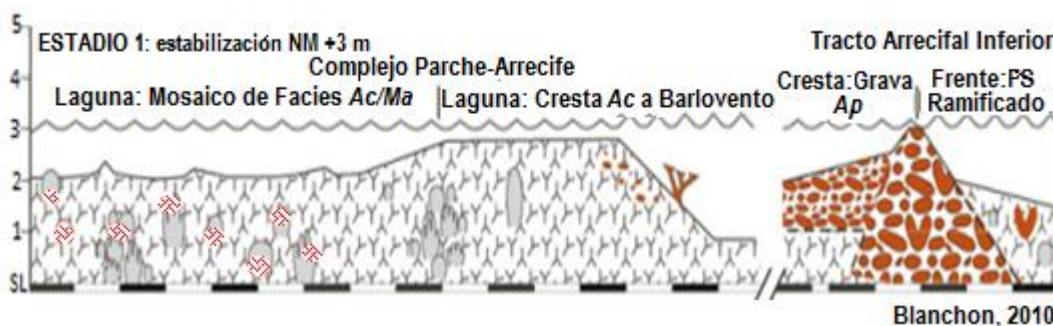
sistema lagunar. En este caso, los sistemas lagunares están dominados por un ensamble de algas coralinas ramificadas, tolerantes al sedimento. También a diferencia del transecto inferior, este no presenta incrustaciones por coralinas, y se presenta una infiltración de gravas constituidas por conchas, provenientes de la playa, las cuales fueron formadas en las facies de este transecto por depósitos regresivos sobre la costa.



### Zonación del arrecife fósil de Xcaret y ambientes

El incremento de temperatura que se presentó durante el último interglaciario, provocó derretimiento de las capas de hielo, ocasionando un rápido incremento del nivel del mar. Lo cual, tuvo diversos efectos sobre los arrecifes de esa época como lo fueron muerte del arrecife, erosión marina, “back stepping” (se observó un retroceso de 100m de la cresta arrecifal sobre la laguna del arrecife) y la supresión del crecimiento de las estructuras del arrecife, como se observó en el trabajo de Blanchon (2009, 2010) del arrecife fósil de Xcaret. Los estadios de desarrollo en Xcaret durante el último interglaciario, ocurrieron de la siguiente manera:

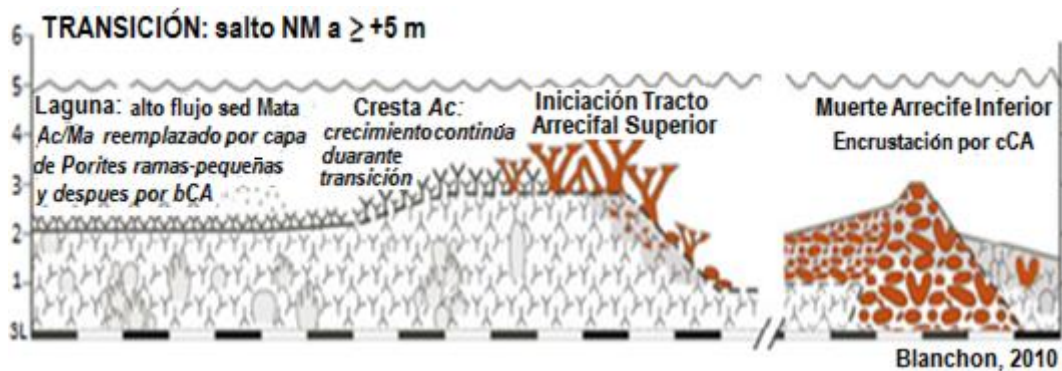
- **Estadio 1;** se desarrolló durante la elevación de +3m del nivel del mar y produjo un transecto de arrecife externo y un complejo de parches arrecifales en la laguna, **Fig. 2.4.**



**Fig 2.4.** Transecto arrecifal inferior; se presenta el desarrollo y la zonación arrecifal y se muestran las áreas de colecta de los corales fósiles *Orbicella faveolata* (antes *Montastraea faveolata*) para este estudio; indicadas con un círculo rojo.

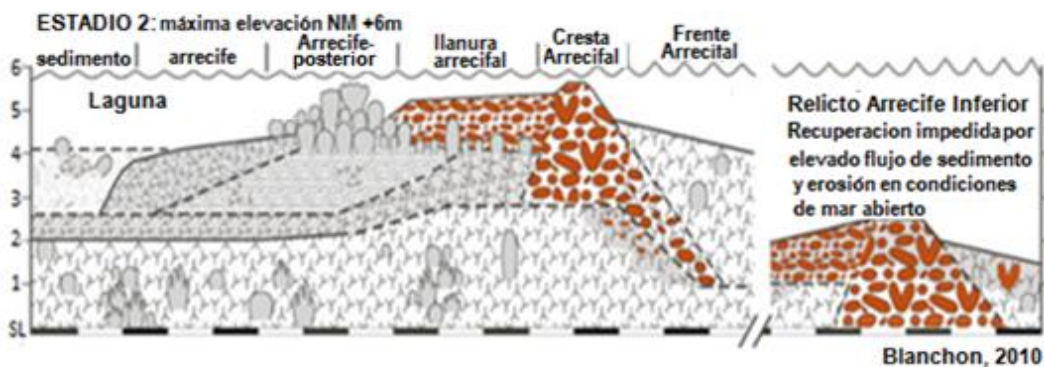
- **Transición;** el estadio 1, terminó con el salto (elevación abrupta) del nivel del mar de 2 a 3 m, el cual delineó el tracto externo que después comenzó a ser incrustado por coralinas, ocurrió remoción de sedimento de la laguna y erosión en el complejo parche de arrecifes, y causó que la cresta arrecifal retrocediera 100m, desarrollándose dentro de la laguna, **Fig. 2.5.**





**Fig 2.5.** Se observa la transición entre la muerte del transecto arrecifal inferior y el comienzo de la formación del transecto arrecifal superior.

- **Estadio 2;** el retroceso de la cresta, inicio el estadio final de desarrollo del arrecife; el nivel del mar alcanzo hasta 6m, produciendo un tracto de arrecife superior con facies muy similares al primer estadio. A diferencia de que el parche de arrecifes de la laguna fue reemplazado por ensamble de sedimento dominado por algas coralinas con ramificaciones. Este último estadio finalizo con un decremento del nivel del mar y la progradación de la playa, permitiendo infiltración de sedimento en la parte interna de la cresta, **Fig. 2.6.**

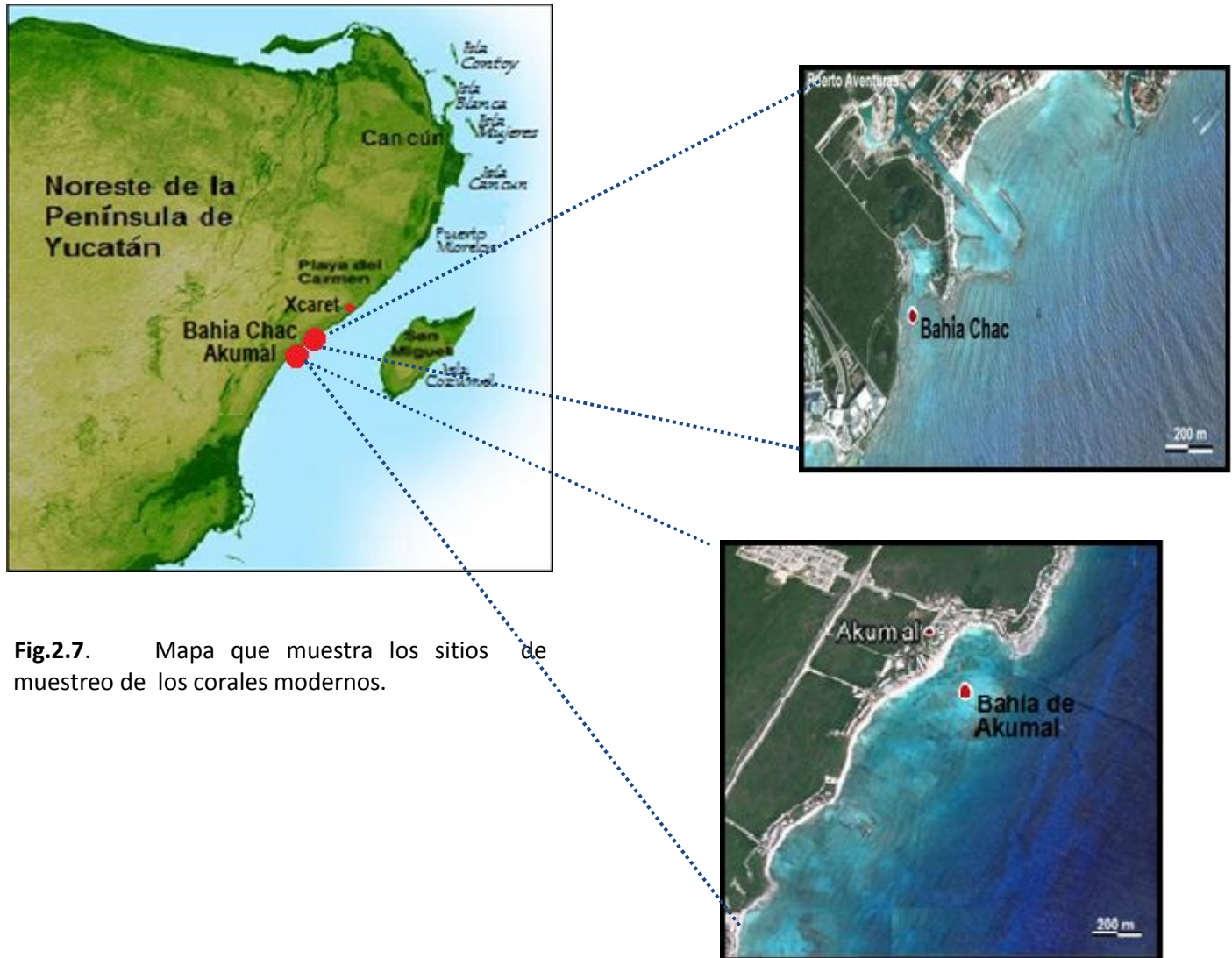


**Fig 2.6** Transecto arrecifal superior fósil de Xcaret correspondiente a la máxima elevación de +6m del nivel del mar, descrito anteriormente de acuerdo a Blanchon, (2010). Se presenta el desarrollo y la zonación arrecifal.





## 2.9 Arrecifes Modernos



**Fig.2.7.** Mapa que muestra los sitios de muestreo de los corales modernos.

### Bahía Chac

Se localiza entre los paralelos 20°29' latitud norte y los meridianos 87°14' longitud oeste. Bahía Chac en conjunto con Bahía Fátima y la Bahía Chan Yu Yum, forma parte de una de las tres lagunas principales protegidas de Puerto Aventuras. Lo cual se observa en la **fig. 2.7**

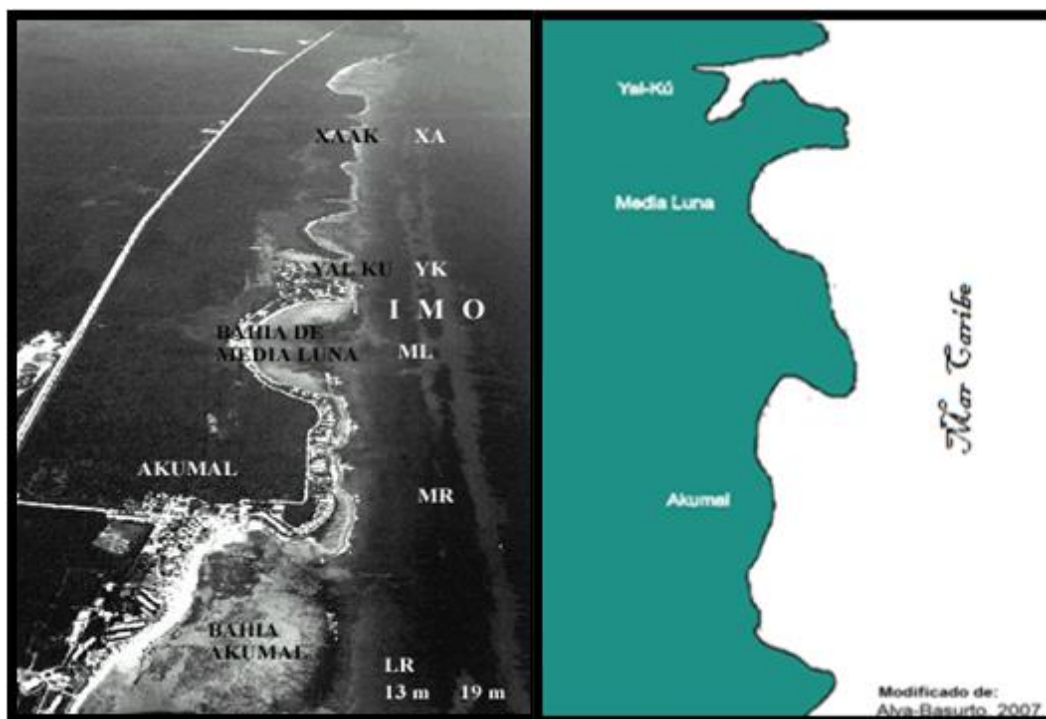


## Akumal

Se localiza entre los paralelos 20°24' latitud norte y los meridianos 87°19' longitud oeste. Se considera que esta área queda fuera de la barrera arrecifal que bordea las costas de la península de Yucatán (Herring, 2006) formando parte del SAM, ya que a diferencia de los demás arrecifes de la porción central de Quintana Roo, la costa de Akumal, cuenta con una formación arrecifal considerable (Jordán - Dahlgren, 1993b, Garza- Pérez, 1999).

### Sistema Arrecifal de Akumal

El sistema arrecifal de Akumal está constituido por tres áreas arrecifales, que varían en tamaño, distancia de la línea de costa (800-3500 m), complejidad coralina, vientos predominantes (E-SE) y circulación del agua (flujo neto S-N) **Fig. 2.8.:**



**Fig. 2.8.** Sistema Arrecifal de Akumal, Quintana Roo. Se muestran las tres áreas que lo conforman



- 1) **Bahía de Akumal**, cuya laguna tiene una longitud aproximada de 4 Km, de 100 a 800 m de la línea de costa a la cresta del arrecife y profundidad promedio de 3.5 m. Cuenta con áreas cubiertas con grandes extensiones de pastos marinos (*Thalassia testudinum*) formando importantes parches aislados; la parte posterior del arrecife está totalmente sumergida y tiene profundidad de 2 a 3 m, la cresta es bastante somera (0.5 a 1 m); la parte frontal y la pendiente arrecifal están formadas por estructuras onduladas con áreas elevadas de sustrato calcáreo cubiertas principalmente por grupos mixtos de corales alcionarios y escleractínios, así como áreas bajas formando canales de arena. Presenta arena gruesa de mal a bien clasificada, de tipo simétricos hasta muy asimétricos hacia gruesos y mesocurticos o leptocurticos.
  
- 2) **Bahía Media Luna**, cuenta con una laguna de 3 Km de longitud, un ancho de 500 a 3000 m y una profundidad promedio de 4 m., con sustrato arenoso-rocoso y parches de pastos marinos (*T. testudinum* y *Syringodium filiforme*), macroalgas y gorgonias. El arrecife posterior, la cresta, el frente y la pendiente arrecifal, presentan ambientes que varían desde extensas zonas cubiertas de corales escleractínios a zonas de algas, gorgonias y esponjas incrustantes. Predominan arenas gruesas, moderadamente clasificadas, asimétricas y mesocurticas.
  
- 3) **Laguna Yal-Kú**, es la, es la más pequeña, teniendo un importante aporte de agua dulce con una longitud de 800 m aproximadamente, presenta un sustrato arenoso y áreas rocosas cubiertas de algas con pequeños parches de pastos marinos a una profundidad de 0.8 m. El arrecife posterior está cubierto de corales masivos alcionarios y escleractínios a una profundidad promedio de 3 m; la cresta es más arenosa, la parte frontal y pendiente arrecifal son suaves, las cuales están cubiertas con gran variedad de colonias mixtas de coral, entre las que destacan *Acropora palmata* Lamarck, *Agaricia agaricites linnaeus*, *Porites porites* Pallas y *Montastraea annularis* Elis & Solander. La arenas varían de medias a muy



gruesas, de bien a mal clasificadas, asimétricas a gruesas y platicurticas (Díaz-Ruiz *et. al.*, 2000b, 2002, 2005).

### **Descripción del Área de muestreo**

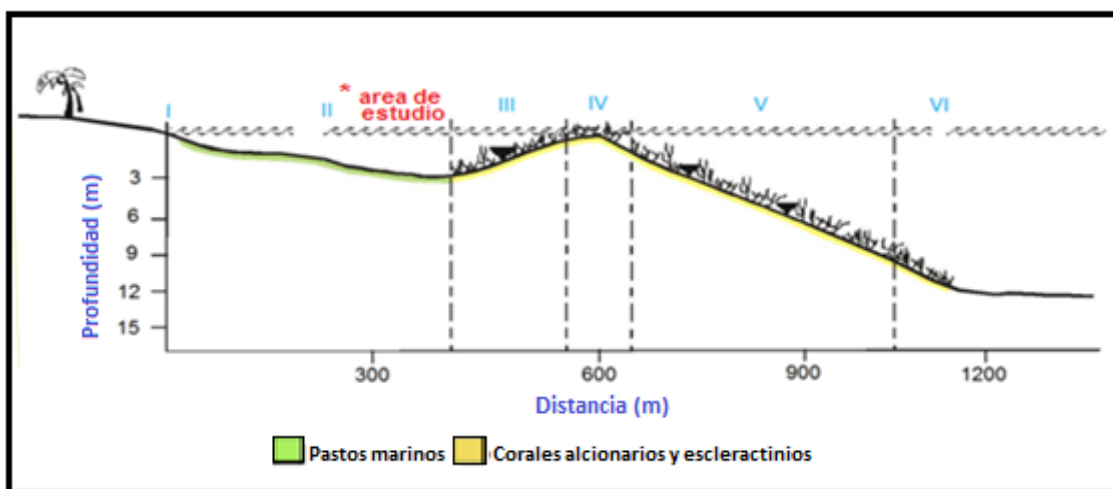
El sitio de muestreo corresponde a la zona de la laguna arrecifal en la “Bahía de Akumal”. Dicha zona está dominada por planicies sedimentarias y extensiones de pavimento calcáreo, roca y alga coralina incrustante; seguido de macroalgas y pastos marinos, y poca pedacera. En algunas zonas existen parches arrecifales conspicuos con coberturas coralinas de hasta el 3.58% y hasta 0.4% de octocorales. Las especies con mayor dominancia son *Porites astreoides* y *Siderastrea sidérea*. Las especies con menor porcentaje de colonias vivas se encuentran *Acropora cervicornis*, *Millepora complanata* y *Diploria strigosa* (Garza- Pérez *et. al.*, 2010).

El frente arrecifal está dominado por macroalgas y extensiones de pavimento calcáreo, roca y alga coralina incrustante; tiene un buen porcentaje de sedimento y arena y los octocorales y corales se vuelven más representativos. Los pastos, zoantidos, pedacera y coral muerto son muy escasos. La mayor dominancia de corales son *Siderastrea sidérea*, *Agaricia agaricites*, *Porites Astreoides*, *Orbicella faveolata*. Los menos abundantes son *Diploria strigosa*, *Montastraea cavernosa* y *Millepora alcicornis* (Garza- Pérez *et. al.*, 2010). La pendiente está dominada por macroalgas y extensiones de pavimento calcáreo, roca y alga coralina incrustante, con extensiones de arena y sedimento casi nulas. Con presencia de octocorales y corales. Hay pocas esponjas, zoantidos y corales muertos sin pastos ni pedacera (Garza- Pérez *et. al.*, 2010). Las especies de corales más dominantes son *Orbicella faveolata*, *Porites Astreoides* y *Porites porites*. Con menor abundancia *Orbicella annularis* y *M. cavernosa*.



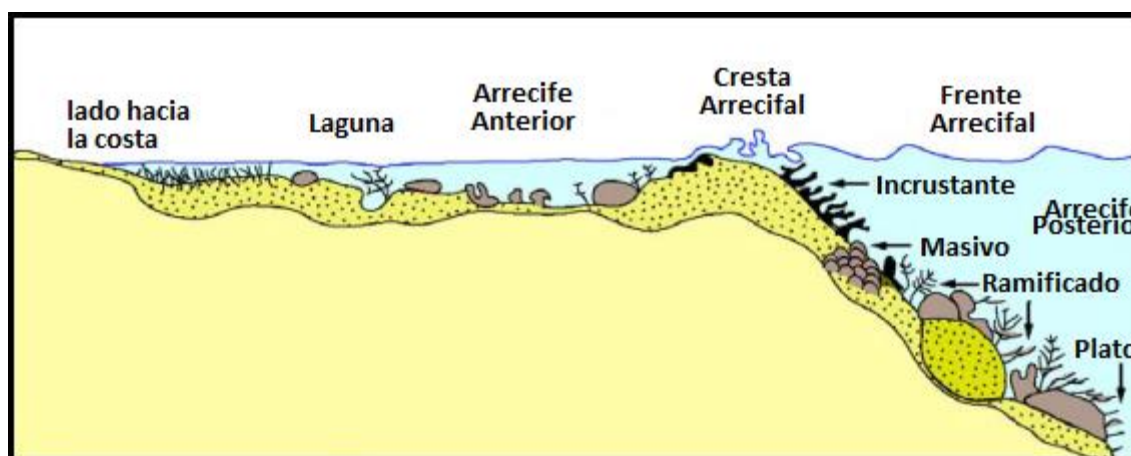
## Zonación de los Arrecifes modernos y Ambientes

De acuerdo a criterios geomorfológicos (Weidie, 1985), el arrecife presenta tres zonas mayores de perfil del litoral a mar abierto: una laguna arrecifal (arrecife posterior), una cresta y frente arrecifal (arrecife anterior): estas principales zonas se pueden subdividir en sub-zonas. El arrecife de la Bahía de Akumal y Bahía Chac, es de tipo franja o costero, caracterizado por tener desarrollo variable, dividiéndose en seis zonas basándose en los rasgos fisiográficos y bióticos más evidentes: I) Línea de costa. II) Laguna Arrecifal, III) Arrecife Posterior, IV) Cresta Arrecifal o Rompiente Arrecifal, V) Arrecife Frontal y VI) Plataforma arenosa (Terraza arrecifal) (**Fig. 2.9**).



**Fig 2.9.** Perfil de la Bahía de Akumal, y Bahía Chac, Quintana Roo. Se presenta el desarrollo y la zonación arrecifal I. Línea de costa; II Laguna Arrecifal; III Terraza arrecifal; IV. Cresta Arrecifal; V. Arrecife Frontal; VI. Talud arrecifal. Y se muestra el área de colecta de los corales *Orbicella faveolata* del presente estudio; Laguna arrecifal (\*). Tomado de Alva-Basurto, 2007.





**Fig. 2.10.** Diagrama que ilustra la distribución de las diferentes formas de crecimiento de las colonias de coral (James y Bourque, 1992).

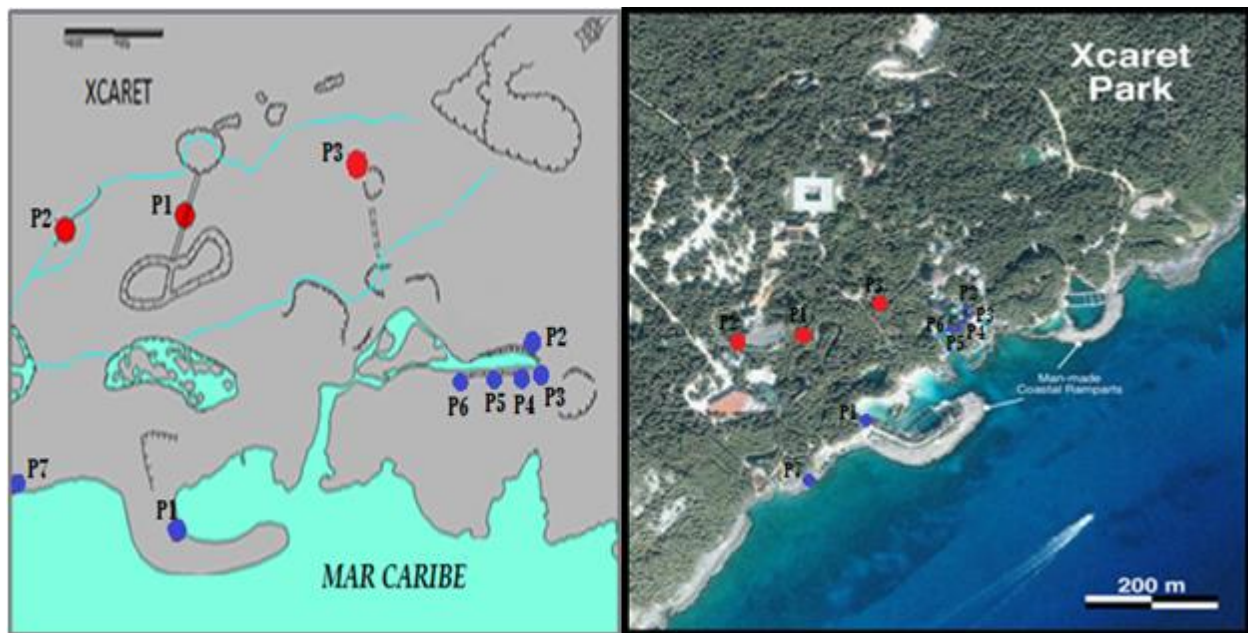
## CAPITULO 3

### 3.1 Métodos

#### 3.2 Colecta de muestras de corales fósiles

Se realizaron diferentes visitas al parque marino de XCARET (20° 34' 18.67" N; 87 °06' 08.96" W) para el reconocimiento del área de estudio y se determinaron los sitios de muestreo en la zona de la laguna y frente arrecifal en donde las colonias de corales del genero *Orbicella faveolata* están bien expuestas. El área de estudio perteneciente a la laguna, corresponde al transecto inferior del arrecife fósil de Xcaret delineado en el estudio realizado por Blanchon, (2010), el cual está localizado tierra adentro y alcanza una altura máxima de +3m sobre el nivel del mar actual. Mientras que, se desconoce el estadio de desarrollo arrecifal del frente. Las coordenadas de cada sitio de colecta se determinaron con un GPS (se corroboraron utilizando Google Earth) y se realizó un mapeo de los sitios de colecta, los cuales se muestran en el mapa siguiente, **Fig. 3.1**. Los datos de los sitios de colecta se muestran en el Anexo (**Tabla 3.1**).





**Fig. 3.1.** Mapeo de los sitios de colecta designados en la zona del arrecife fósil del último interglaciario que actualmente se encuentra tierra adentro y que alcanza una altura de +6 m sobre el nivel del mar actual. Los puntos en rojo muestran los sitios de colecta en la laguna arrecifal; los puntos en azul los sitios de colecta en el frente arrecifal en donde las colonias de corales fósiles del género *Orbicella faveolata* están bien expuestas.

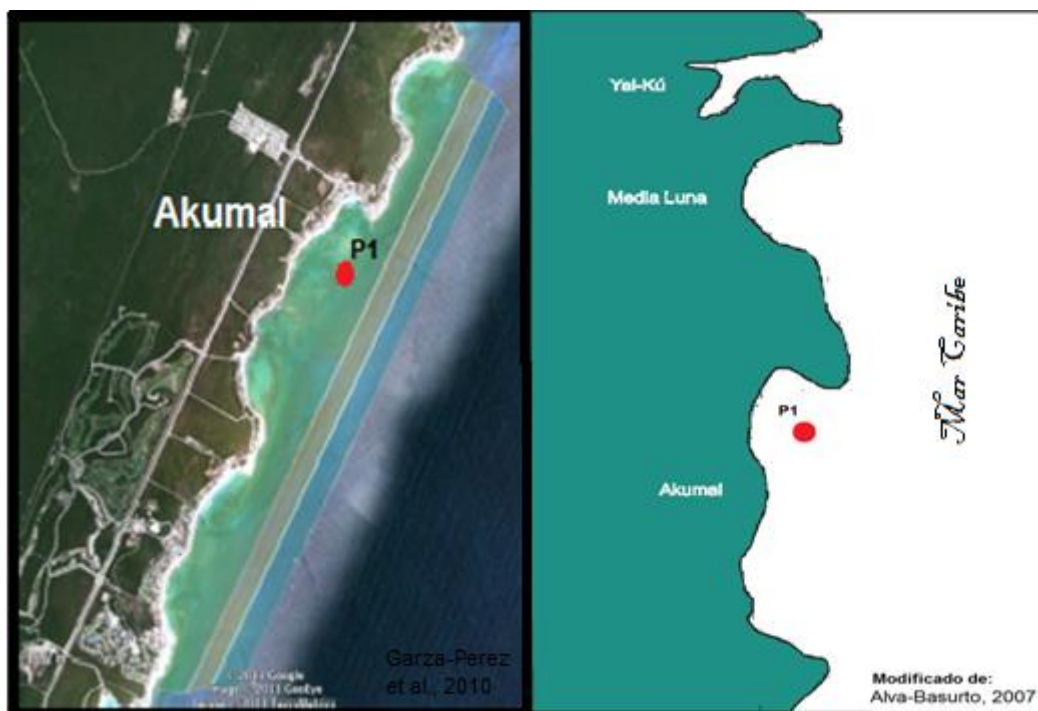
Se realizaron cortes *in situ*, a partir de la parte central de las colonias de corales en sentido vertical y paralelos al eje de máximo crecimiento, (Carricart & Barnes, 2007), con una sierra circular manual, para roca (STIHL TS 510 AV electronic) y se obtuvieron lajas. También se obtuvieron fragmentos de colonias utilizando cincel y martillo. Se tomaron las medidas de la altura a la cual se colectó cada colonia (a partir del nivel del mar actual en el área de estudio a la parte superior de donde se realizó el corte de la colonia). Las lajas obtenidas *in situ* y fragmentos de colonias, se colocaron en bolsas plásticas, se marcaron con fecha y sitio de colecta y se trasladaron al laboratorio de Geología marina en la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, UNAM en Puerto Morelos. Posteriormente a la colecta, se cortaron lajas de los fragmentos de colonias obtenidos con cincel y martillo. Lo cual se llevó a cabo en el taller de corte de rocas del Instituto, el cual cuenta con una sierra circular fija. Todas las lajas obtenidas varían en grosor de ~0.7 a 1.5 cm, y en



longitud de ~ 9 a 24 cm, (reflejan el número de años, dado que cada cm representa un año). Al finalizar los cortes, las lajas se lavaron bajo el chorro de agua para remover partículas creadas durante este proceso, y se secaron a la intemperie bajo el sol. Para posteriormente obtener las radiografías en donde se revela el patrón de pares de bandas de densidad.

### 3.3 Colecta de corales Modernos

Se determinó un sitio de muestreo en la zona de la laguna arrecifal de la Bahía de Akumal, con prevalencia de corales de la especie *Orbicella faveolata* y se seleccionó una colonia *saludable* para la extracción de un núcleo. Este mismo procedimiento se siguió en la laguna arrecifal de Bahía Chac. Los datos de los sitios de colecta se muestran en el Anexo (Tabla 3.2).



**Fig.3.2.** Mapeo del sitio designado, en la zona de la laguna arrecifal de la Bahía de Akumal con colonias de corales fósiles del género *Orbicella faveolata* para la extracción de núcleo. El punto rojo muestra el sitio de colecta en la laguna del arrecife







**Fig 3.3.** Mapeo del sitio designado, en la zona de la laguna arrecifal de Bahía Chac con colonias de corales del género *Orbicella faveolata* para la extracción de núcleo. El punto rojo muestra el sitio de colecta en la laguna del arrecife.

### Obtención de muestras

Se seleccionaron 2 colonias de coral de la especie *O. faveolata* de la Laguna arrecifal de la Bahía de Akumal y Bahía Chac respectivamente, en el Estado de Quintana Roo. Se obtuvo un núcleo de cada colonia mediante buceo autónomo a una profundidad de 0.5-2 m. Los núcleos tenían un diámetro de 3 cm y una longitud de 38 cm; estos fueron obtenidos a lo largo del eje principal de crecimiento, por medio de un taladro neumático de mano integrado a un barril con filo diamantado. Dentro del hueco producido en la colonia de coral al realizar el núcleo, se insertó una bola de polietileno para prevenir la bioerosión por organismos perforadores y para que posteriormente el coral tuviera una superficie dura para crecer nuevamente y lograr que la colonia se recuperara (Wórum *et al.* 2007). Posteriormente, de cada núcleo se obtuvieron lascas con grosor de ~7 mm, estas se obtuvieron con una sierra circular para roca de filo diamantado, la cual se lubricó con agua. Cada laja se lavó al chorro de agua para remover partículas creadas durante el procedimiento y se secaron a la intemperie. Posteriormente, se tomó una radiografía de cada laja.



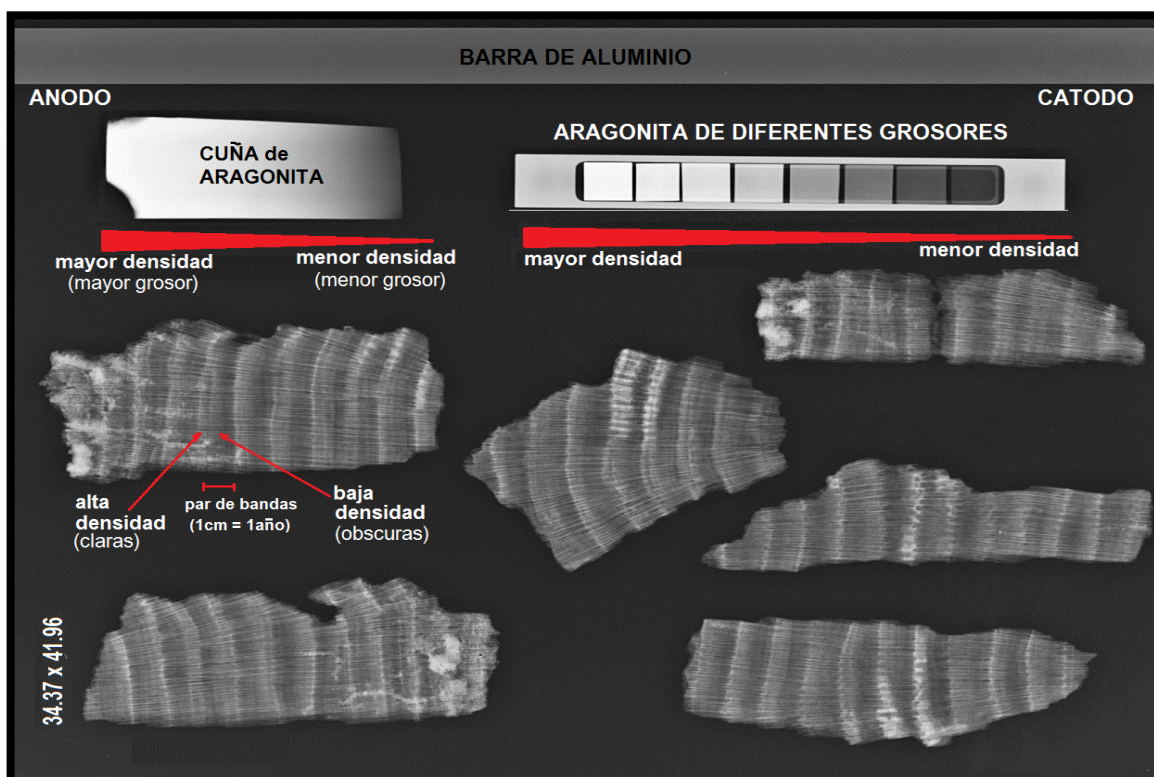
### 3.4 Toma de Radiografías

Las radiografías de rayos-X de las lajas del esqueleto de los corales son necesarias para estimar la variación de densidad de las bandas anuales de crecimiento así como los parámetros de crecimiento, tasa de extensión linear y tasa de calcificación (técnica radiográfica convencional utilizada por Knutson *et. al.*, (1972)). Ya que en estas, es posible observar el patrón de bandeo de densidad alterno (pares de bandas; regiones de alta densidad más claras y de baja densidad más oscuras, en los negativos de las radiografías).

Las lajas, se radiografiaron en un Centro Radiológico de Cancún en tres sesiones diferentes con una máquina convencional para rayos-X (GE Hungay Rt. Medical Systems). La distancia de la fuente al objeto fue de 1.85 m. Posteriormente las radiografías se digitalizaron con un escáner a 75 dpi de resolución mediante un digitalizador Kodak DirectView Classic CR System (técnica empleada por Carricart-Ganivet & Barnes, 2007). Las imágenes digitalizadas se invirtieron para obtener rayos-X positivos (impresiones de contacto) en blanco y negro de cada una de las radiografías, utilizando el programa Adobe Photoshop (en estas imágenes se reveló el patrón densitométrico en función de la distancia a la superficie de la colonia; en donde las bandas de alta densidad se observan de color claro y las de baja densidad de color oscuro).



Las radiografías de las lajas incluyeron una barra de aluminio de 49.5 cm de largo con grosor de 0.25 mm, la cual se colocó a un lado de las lajas, paralela al eje ánodo-cátodo de la máquina de rayos-x para corregir el efecto tacón, que es una variación de intensidad de los rayos X a lo largo del eje ánodo-cátodo; una escalera, con un largo de 142 mm, conformada de escalones que variaban en grosor de 0.98 a 12.08 mm, y una cuña. Ambos estándares de composición aragonítica, con densidad de  $2.826 \text{ g cm}^{-3}$ , se obtuvieron de una concha de la almeja gigante *Tridacnia máxima* y se utilizaron como estándar, para obtener los valores de densidad absoluta de las lajas del esqueleto coralino. Tanto en las radiografías como en la densitometría óptica subsecuente, de la barra y los estándares, se observó que estos objetos tienen densidades uniformes.



**Fig. 3.4** Positivo de radiografía de rayos-X de lajas de la colonia 1. Se muestran los estándares; barra de aluminio, escalera (aragonita de diferentes grosores) y cuña de aragonita de *Tridacnia máxima* de densidad conocida y las lajas, en donde se observan los pares de bandas de densidad; bandas claras (mayor densidad) y bandas oscuras (menor densidad).



### 3.5 Determinación del contenido de Aragonita en las colonias de corales fósiles del Genero *Montastraea*.

Dado que a través del tiempo puede ocurrir alteración de una parte de la fase original de los esqueletos altamente porosos de los corales escleractinios compuestos de aragonita mineral a calcita por procesos diagénéticos, lixiviación y subaereamente (Blanchon, pers com; Brachert *et. al.* 2016). Quedan solo registradas las bandas de crecimiento anual que permiten la reconstrucción de la tasa de extension (=crecimiento). Sin embargo, la información sobre la densidad del esqueleto necesaria para la reconstrucción de las tasas de calcificación se pierde. Por lo que en este estudio, fue necesario determinar el contenido de aragonita de los corales fósiles. Lo cual, se realizó con una técnica de tinción diseñada por Feigl (1937), que sirve para identificar los minerales de carbonato. Basada en las pequeñas diferencias en la tasa de disolución de la calcita y la aragonita en agua.

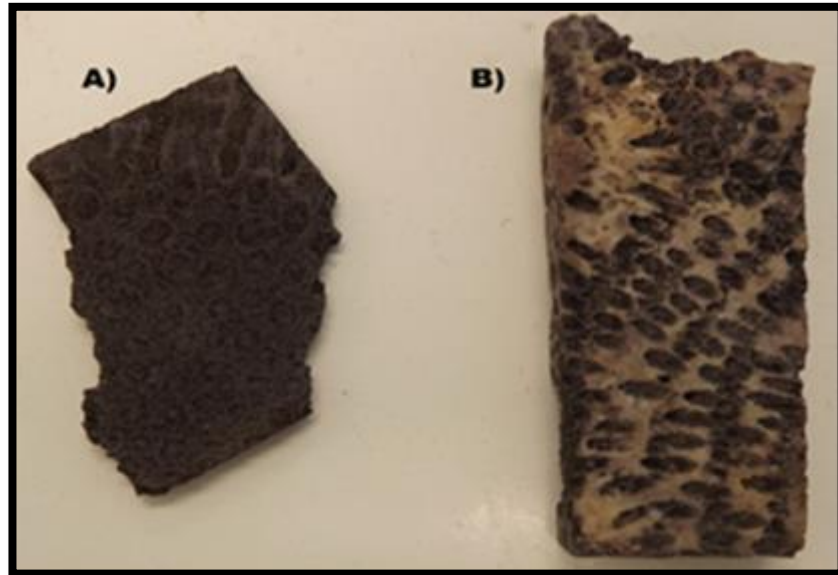
#### Preparación de la Solución de Feigl

Se preparó la siguiente solución en el laboratorio de Biología Molecular de la UASA, Puerto Morelos:

**Solución.-** Se agregó 1 gr de  $Ag_2SO_4$  a una mezcla de 11.8 gr de  $MnSO_4 \cdot 7H_2O$  y 100 cc de agua destilada. Se añadieron una o dos gotas de NaOH diluido. Toda la mezcla se hirvió, se enfrió y se filtró. La solución se dejó reposar por dos horas y se volvió a filtrar, finalmente se colocó en un frasco obscuro (Feigl, 1946).

Posteriormente, se realizó la tinción de las lajas; se eligió una laja de cada colonia asegurándose que estuviera completamente libre de sedimento, se colocó en un recipiente, se le agregó la solución hasta cubrirla por completo, y se dejó reposar por 10 min. Las zonas de la laja con contenido de aragonita se tiñeron de color negro y las zonas con calcita permanecieron de color blanco, **Fig. 3.5.**

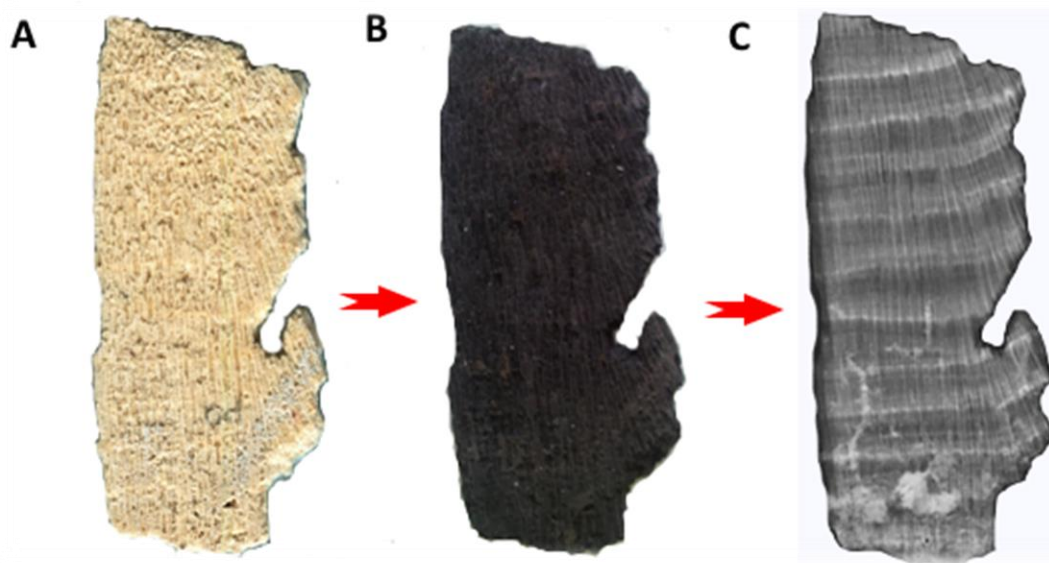




**Fig. 3.5.** Controles para la determinación del contenido de aragonita; **A)** fragmento de coral moderno con contenido total de aragonita. **B)** fragmento de coral fósil con contenido de aragonita y calcita.

Posteriormente a la tinción, cada laja se comparó con su respectiva radiografía y se eligió un área para realizar la densitometría. Se tomaron en cuenta dos criterios para elegir el área a medir: **1)** en donde el bandeo fue claro y **2)** presencia de contenido de aragonita. Lo cual se muestra en la **Fig. 3.6.**





**Fig. 3.6.** **A)** Laja libre de sedimento antes de la tinción; **B)** Laja teñida con la solución de Feigl, en la cual se revelan en color negro las zonas con contenido de aragonita; **C)** Radiografía de la laja, en la cual se observó el bandeo y se eligió el track para realizar la densitometría.

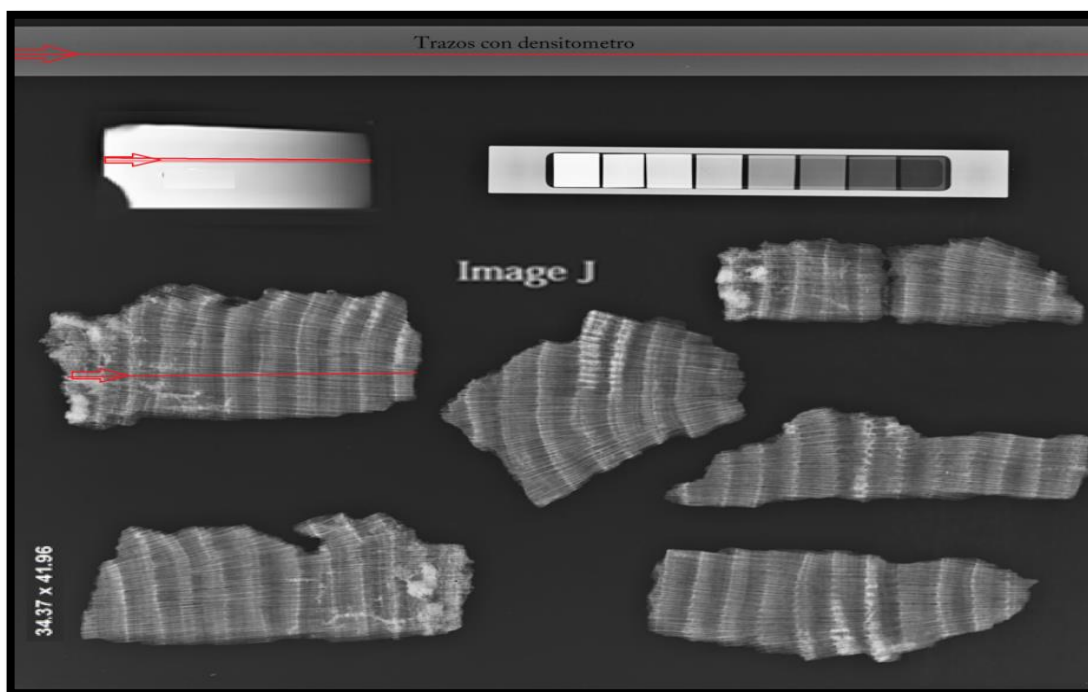
### 3.6 Determinación de las características de crecimiento a partir del bandeo de densidad en corales fósiles

#### Análisis de densidad del esqueleto ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ) (DENSITOMETRIA)

La densidad de los corales, se midió por medio de la foto-densitometría en imágenes digitalizadas de radiografías de rayos-X de las lajas del esqueleto de los corales (Técnica adaptada de los procedimientos de foto-densitometría descrita por Chalker *et. al.*, 1985), utilizando el programa computacional Image J. La densidad óptica se obtuvo utilizando el valor de los pixeles en la escala-de grises (0-255), eligiendo la mejor posición para realizar trazos con el densitómetro del programa computacional a través de las imágenes digitalizadas invertidas de la radiografía de rayos -X de los diferentes objetos que aparecen en la radiografía (Carricart-Ganivet *et. al.*, 1994; Carricart-Ganivet, 2007). **Fig.**

### 3.7





**Fig. 3.7** Se muestran las imágenes digitalizadas invertidas de la radiografía de rayos  $-X$ ; la línea roja indica el track elegido con el densitómetro del programa computacional Image J, a través de los diferentes objetos que aparecen en la radiografía.

La cuña de aragonita proporciona un estándar para convertir la densidad óptica a densidad esquelética, la barra de aluminio sirve para corregir el efecto tacón (una variación en la intensidad del espectro de rayos- $X$  a lo largo del eje ánodo-cátodo), pues se ha observado que las exposiciones varían de radiografía a radiografía por lo que se necesita incluir los estándares de calibración; ya que de lo contrario se introducen grandes errores en las mediciones de la densidad esquelética (Carricart-Ganivet & Barnes, 2007). Para obtener la densidad óptica de la laja, se eligió un fragmento en donde el bandeo se pudiera observar claramente y se realizó el trazo a partir del eje de crecimiento máximo y cruzando las bandas de densidad. Las mediciones de la densidad óptica para cada objeto de la radiografía, se realizaron a través de un trazo de 4mm de ancho y promediadas sobre un área de 2x4mm; los promedios se obtuvieron cada 0.34 mm a lo largo del trazo y se transformaron a su logaritmo natural.



### Ecuaciones y gráficas para la obtención de la densidad óptica, descrito por Carricart-Ganivet & Barnes, 2007.

Los datos de la densidad óptica vs. distancia obtenidos ( $d$ ) a través de la barra de aluminio se ajustan con un polinomio de 2do. grado. Los coeficientes de correlación (los valores de  $r^2$ ) para esos ajustes generalmente presentan valores de 0.99, dado por la ecuación:

$$\ln OD = ad^2 - bd + c \quad (1)$$

dónde:  $a$ ,  $b$  y  $c$  son constantes para el ajuste polinomial. El valor mínimo del  $\ln OD$  ( $\ln OD_{\min}$ ) se presenta cuando

$$d = b/2a \quad (2)$$

Este mínimo fue utilizado para obtener los factores que corrigieron el efecto tacón en cualquier distancia ( $d$ ) a través del eje ánodo-cátodo en las radiografías:

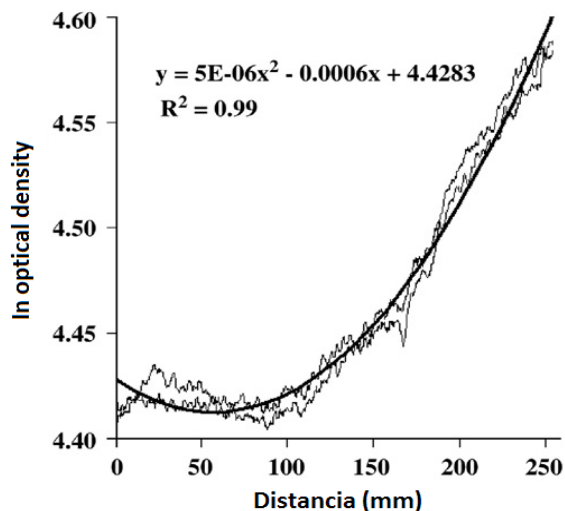
$$\text{Factor de corrección}_{(d)} = \ln OD_{(d)} / \ln OD_{\min} \quad (3)$$

$$\text{Factor de corrección}_{(d)} = (ad^2 - bd + c) / (a(b/2a)^2 - b(b/2a) + c) \quad (4)$$

Las líneas rectas horizontales resultan cuando los valores de  $\ln OD$  para la barra de aluminio fueron ajustados utilizando la Eq. (4); esta ecuación fue utilizada para ajustar los valores de densidad óptica en otras imágenes en la misma radiografía.







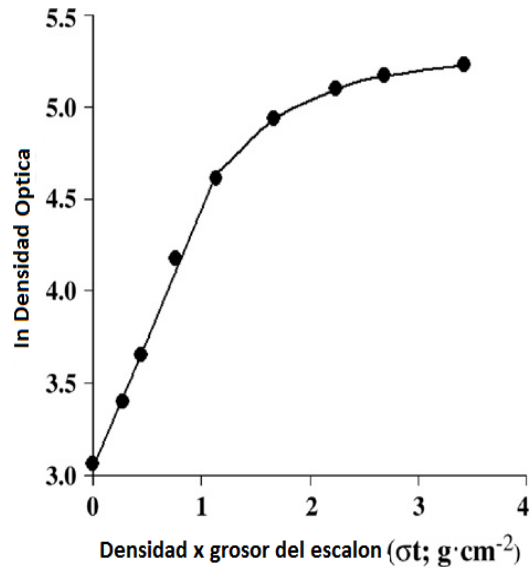
**Fig. 3.8.** Grafica del semi-logaritmo de la densidad óptica vs. distancia a través de las imágenes de rayos-X de la barra de aluminio posicionada a través del eje ánodo (derecha de la figura) – cátodo (izquierda de la figura) de la máquina de rayos-X. La densidad óptica se obtuvo de imágenes digitalizadas de rayos-X.

Los trazos de los valores ajustados de lnOD vs. grosor  $\times$  densidad para cada cuña de aragonita, resultan inicialmente en una línea recta. Los ajustes para esas líneas, normalmente proporcionan coeficientes de correlación (valores de  $r^2$ ) mejores de 0.99. La ecuación para dicho ajuste da una relación entre la densidad ( $\rho$ ) y grosor de la cuña de aragonita ( $\chi$ ) y densidad óptica (lnOD):

$$\rho \chi = (\ln OD - \beta) / \alpha \quad (5)$$

Donde  $\alpha$  y  $\beta$  fueron constantes para el ajuste de la línea recta





**Fig. 3.9.** Gráfica semi-log de la densidad óptica vs. densidad x grosor de la cuña en una imagen digitalizada de la cuña de aragonita obtenida de la concha de la almeja gigante, *Tridacnia máxima*. El valor para el grosor de 0 se midió cerca de la parte delgada de la cuña. La sección de la línea recta de la figura es  $\ln OD = 1.39 \rho \chi + 3.05$  ( $r^2 = 0.99$ ).

La densidad de la cuña, fue construida utilizando los valores de densidad típica (1–2 g cm<sup>-3</sup>) de la aragonita y la densidad óptica que se obtuvo de las exposiciones de rayos-X. Debido a que los valores de densidad óptica de las lajas de coral (de 7-8 mm de grosor), podrían caer dentro de la región de la curva de la recta (obtenida por medio de regresión lineal) de la gráfica obtenida para la cuña. Cuando en los positivos de las radiografías de rayos-x, la exposición de la imagen de una laja de coral fue la misma que la exposición en la imagen de la cuña en la misma radiografía:

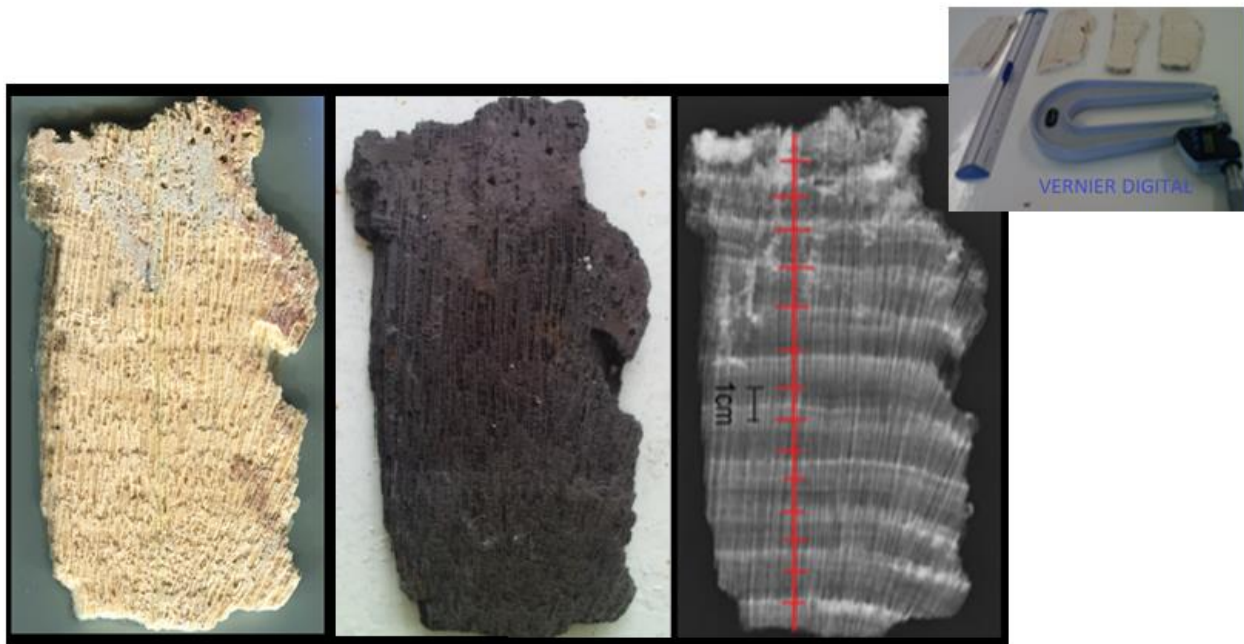
$$\rho_{\text{laja de coral}} = \rho_{\text{step-wedge}} * \chi_{\text{cuña}} / \chi_{\text{laja de coral}} \tag{6}$$

Combinando las Eqs. (5) y (6), se puede calcular la densidad esquelética, a partir de la densidad óptica obtenida en cualquier punto a lo largo del track elegido en la imagen de la laja del esqueleto coralino.

$$\rho_{\text{laja de coral}} = \{ \ln OD_{\text{laja de coral}} - \beta_{\text{laja de coral}} / \alpha \} / \chi_{\text{laja de coral}} \tag{7}$$



El grosor de la laja de coral, fue medido a intervalos de 10 mm con un vernier digital a lo largo del track elegido en la imagen de la radiografía donde el bandeo es claro y en el caso de los corales fósiles en donde hay contenido de aragonita y el grosor intermedio se interpola por medio de una regresión lineal entre los intervalos.

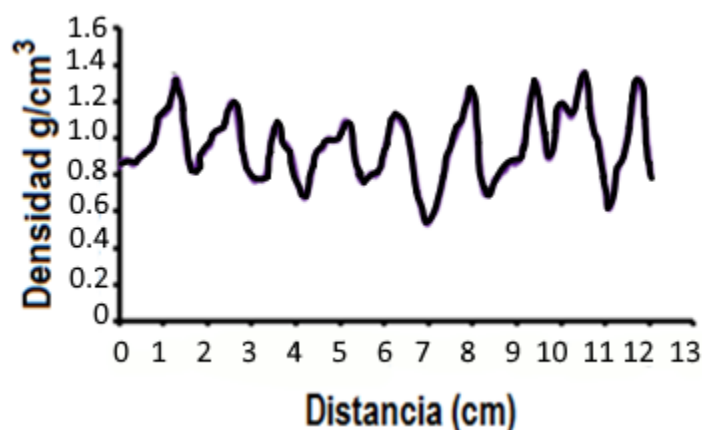


**Fig. 3.10.** Se muestra la Laja libre de sedimento antes de la tinción, la laja teñida con la solución de Feigl, en la cual se revelan en color negro las zonas con contenido de aragonita, y la Radiografía de la laja, con el track elegido para medir el grosor de la laja del esqueleto coralino a intervalos de 10mm con un ‘Vernier digital’ (el grosor de la laja varía de ~ 7-8mm) para posteriormente realizar la densitometría sobre la radiografía.

La Eq. (7) asume que la masa del coeficiente de atenuación de los rayos-x es el mismo para la aragonita de la concha de la almeja *Tridacnia máxima* y la aragonita del esqueleto del coral. Utilizando esta ecuación, se generaron las series de datos de la densidad absoluta ( $\text{g cm}^{-3}$ ) vs. la distancia para cada track, a través de la imagen de la radiografía de rayos-x de la laja de coral. Con lo cual, se obtuvieron los perfiles de densidad (los picos representan las mayores densidades) (técnica adaptada de



procedimientos de fotodensitometría descritos por Chalker *et. al.*, 1985). Lo cual Permite observar cambios en la densidad de masa a través de las bandas del esqueleto y de esta forma poder determinar las condiciones ambientales bajo las cuales estas fueron depositadas. Para el caso de *Orbicella*, se ha observado que la formación de las bandas de alta densidad de (HDB) está relacionada a mayores TSOs estacionales mientras que la formación de bandas de baja densidad (LDB) ocurre durante la TSOs estacionales bajas (Carricart-Ganivet, 2007; Dodge & Brass, 1984). Todo el procedimiento descrito anteriormente, se realizó tanto en los corales fósiles del frente y la laguna arrecifal como en los corales modernos. Excepto en los corales fósiles que no contenían aragonita.



**Fig. 3.11.** Perfil de densidad, obtenido de la gráfica de Densidad vs. Distancia a lo largo del track de una laja del esqueleto de coral de 8 mm de grosor, cortada a partir del eje de máximo crecimiento del esqueleto de una colonia del coral *Orbicella annularis*, colectada para este estudio en el Túnel de Jaguares del arrecife fósil de XCARET.

### **Análisis de extensión linear (cm/año<sup>-1</sup>)**

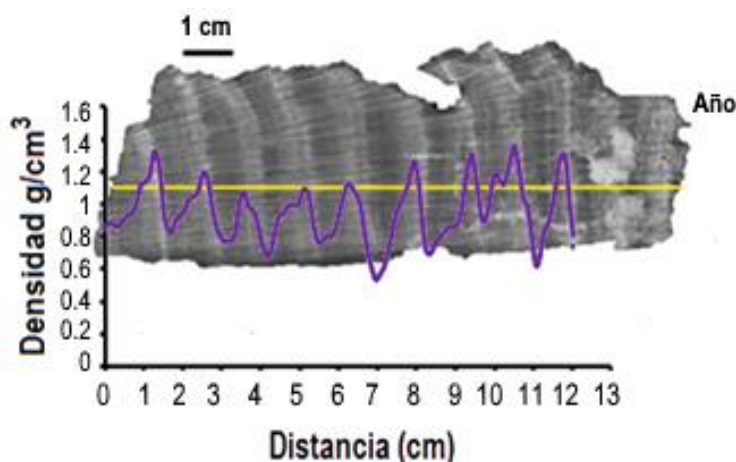
La tasa de extensión linear anual, es uno de los parámetros más comúnmente reportado y el más frecuentemente utilizado para evaluar las características de crecimiento de los corales a través de gradientes ambientales (e.g., Carilli *et. al.*, 2010; Hudson, 1981; Huston, 1985; Tomascik & Sander, 1985). Por medio de este parámetro, se obtiene un



estimado de cuanto está creciendo el coral por año y bajo qué condiciones ambientales se está llevando a cabo dicho crecimiento. Por lo que, este parámetro ha sido utilizado como proxy ambiental. La tasa de extensión esquelética sirve para medir la extensión anual y se mide con el ancho de las bandas anuales de densidad en las imágenes de las radiografías de rayos-X (la suma de las dimensiones de un par de bandas; una de alta y una de baja densidad representa un ciclo anual) (Knutson *et. al.*, 1972, 1974).

En las imágenes de las radiografías se escogieron las mejores posiciones para realizar los tracks con el densitómetro, del programa Image J. Posteriormente se obtuvieron los perfiles de densidad, a partir de los cuales se obtuvo la Tasa de extensión linear (cm/año<sup>-1</sup>). En los perfiles los picos corresponden a las densidades mayores, de un pico a otro tenemos una banda de alta densidad y una de baja densidad, que corresponden a 1cm de la laja, el cual representa un año de crecimiento. Por lo que se midió la distancia entre máximos de densidad sucesivos; es decir entre pico y pico. Así, la extensión para un año, por ejemplo para el primer año, se obtiene con la diferencia de la distancia entre el segundo año y el primero; para el segundo año, la diferencia entre el tercer año y el segundo y así sucesivamente para cada año. Al final se obtiene un promedio de las distancias correspondientes a cada año. Dado que la distancia de un pico a otro corresponde a un año determinado también se puede obtener la datación. El procedimiento anterior se realizó tanto para los corales fósiles como los recientes. **Fig. 3.12.**





**Fig. 3.12.** Perfil de densidad (densidad vs. distancia), correspondiente a la laja P2 de la colonia de coral fósil 1, de la especie *Montastraea annularis*, colectada en el Túnel de Jaguares. Cada par de bandas (1cm) corresponde a 1 año. En esta laja están contenidos 11 años de crecimiento.

### Obtención de la Tasa de Calcificación (g/cm<sup>2</sup>/año)

La medición de este parámetro es importante pues proporciona un proxy potencialmente importante de la temperatura del agua en mares tropicales. (Lough & Barnes, 1997, 2000; Carricart-Ganivet, 2004). La tasa anual de calcificación se obtuvo con el producto de la tasa de extensión linear anual y la densidad promedio del esqueleto depositado para que se lleve a cabo dicha extensión (Dodge & Brass, 1984); es decir, los valores de densidad de cada banda anual y su correspondiente extensión esqueletal (Carricart-Ganivet & Barnes, 2007), como se muestra en la siguiente ecuación:

$$\text{gCaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ year}^{-1} = \text{cm year}^{-1} \times \text{gCaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$$

Finalmente, se hizo una comparación de la tasa de calcificación entre las colonias de corales fósiles y modernos.

### 3.7 ANALISIS ESTADISTICOS

Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo mediante el programa estadístico R. Las pruebas realizadas se describen a continuación.



## **IDENTIFICACION DE ESPECIES DE CORALES FOSILES POR MEDIO DE LA COMPARACION DEL DIAMETRO Y DISTANCIA ENTRE LOS CORALITOS**

### **Diferencias del Diámetro y Distancia de coralitos entre colonias de la LAGUNA y entre colonias del Frente Arrecifal.**

Se realizó una ANOVA de una vía para determinar si había diferencias entre los valores del diámetro y distancia de los coralitos obtenidos para cada colonia. La ANOVA necesita que los residuales sean normales y las varianzas homogéneas. Aunque la ANOVA sea robusta en el supuesto de normalidad, fue necesario corroborarlo. Por lo que se realizó un TEST de normalidad (Shapiro TEST), y posteriormente un TEST levene para ver si había homogeneidad de varianzas, cuando estas no lo fueron se realizó una transformación (log+) desde la ANOVA para revisar los residuales y posteriormente otro TEST levene en este segundo modelo para corroborar la homogeneidad. Cuando esto ocurrió se validó la ANOVA, lo cual quiere decir que existían diferencias en las medias de los datos de extensión linear entre las colonias.

## **TASA DE CRECIMIENTO OBTENIDA POR MEDIO DE LA TECNICA DE DENSITOMETRIA**

### **Diferencias de la Extensión Linear, Densidad y Tasa de Calcificación entre Colonias de Corales Fósiles de la LAGUNA y entre Colonias del Frente Arrecifal.**

Se realizó una ANOVA de una vía para determinar si había diferencias entre los valores de extensión linear obtenidos para cada colonia. La ANOVA necesita que los residuales sean normales y las varianzas homogéneas. Para corroborarlo, se realizó un TEST de normalidad (Shapiro TEST), y posteriormente un TEST levene para ver si había homogeneidad de varianzas, cuando estas no lo fueron se realizó una transformación (log+) desde la ANOVA y posteriormente otro TEST levene en este segundo modelo para corroborar la homogeneidad, y poder validar la ANOVA, con lo cual se pudo determinar si habían diferencias en las medias de los datos de extensión linear entre las colonias.



### **Diferencias en la Tasa de Extensión Linear, Densidad y Tasa de calcificación entre los corales Fósiles del FRENTE con los de la LAGUNA ARRECIFAL**

Para cada parámetro de crecimiento se realizaron las siguientes pruebas estadísticas: Una prueba de t, con los datos de los corales del Frente vs los de la Laguna, posteriormente, se realizó un TEST Shapiro-Wilk para ver si ambas muestras estaban normalmente distribuidas; se realizaron las transformaciones log+, raíz cuadrada y una prueba no paramétrica (transformación inversa  $1/(X+ 0.5)$ ). Finalmente un Mann-Whitney U Test.

### **Comparación de los parámetros de Crecimiento de los corales Fósiles con los Recientes obtenidos de la Laguna arrecifal**

Esta comparación se realizó con el objetivo de identificar diferencias entre los datos obtenidos de los parámetros de crecimiento (Extensión Linear, Densidad y Calcificación) de los corales fósiles de Xcaret con los de corales modernos de Bahía Chac y la Bahía de Akumal. Para lo cual, se realizó una prueba de t con los datos obtenidos de cada parámetro de crecimiento de corales fósiles y modernos. Para ver si las muestras eran normales se realizó un TEST Shapiro-Wilk; cuando esto no ocurrió, se realizaron las transformaciones (log+, raíz cuadrada) y cuando estas no funcionaron se realizó una prueba no paramétrica (transformación inversa  $1/(X + 0.5)$ ). Cuando no fue posible normalizar las muestras por medio de las pruebas anteriores, se realizó un Mann-Whitney U Test, para determinar si las diferencias en los parámetros de crecimiento entre los corales Fósiles y Recientes eran significativas. En los casos cuando las muestras se normalizaron por medio de las transformaciones, se realizó un TEST levene para determinar si estas tenían homogeneidad de varianzas y cuando esto no sucedió se realizó una prueba de t para determinar si existían diferencias significativas en los parámetros de crecimiento entre los corales Recientes y los Fósiles.





### 3.8. Identificación de Especies de las colonias de corales fósiles Colectadas

#### Principales características del Genero *Montastraea*

El género *Montastraea* (Blainville, 1830), perteneciente a la familia Faviidae (Gregory, 1900), se caracteriza por presentar septos regularmente dentados, los cuales están compuestos de un solo sistema de abanico de trabéculas simples. Las paredes de los coralitos en su mayoría son septotenciales (a veces parcialmente paratecales), y la columela es trabecular. Entre los favidos, el género se distingue por una colonia de forma plocóide, brotes extramurales y coenosteum costado.

#### Identificación del Complejo de especies *M. annularis* (*Orbicella annularis*)

Para la identificación de las tres especies que conforman el complejo, es necesario tomar en cuenta diferentes caracteres diagnósticos (Knowlton *et. al.*, 1992; Weil & Knowlton, 1994). Las especies del complejo *Orbicella annularis* (antes *Montastraea annularis*) pueden ser distinguidas visualmente por la forma de la colonia; sin embargo, en los fósiles esto es difícil de observar debido a que es material que ha sido desgastado a través del tiempo. Por lo cual, es necesario tomar en cuenta otras características que nos permitan identificar a las especies. Para identificar los caracteres homólogos a nivel de colonia, son necesarios estudios morfo métricos, los cuales pueden realizarse mediante la observación y medición de estructuras del esqueleto coralino en dos dimensiones (Budd & Klaus, 2001), lo cual se logra realizando cortes transversales delgados y observándolos bajo el microscopio.

Entre las estructuras que se utilizan para la identificación, están las que conforman al coralito como: el **diámetro** y el **número de septos** (Vaughan, 1919); también es importante el desarrollo relativo de los diferentes **ciclos de septos (septo terciario)** y la **distancia entre los coralitos, ya sea al coralito más cercano o al más lejano del**



**cálice.** De acuerdo a Budd & Klaus, (2001), otra herramienta utilizada para identificar a las especies del complejo *M. annularis* (*O. annularis*) son las **características de los cálices**. Sin embargo, en el material fósil las superficies de los cálices frecuentemente están desgastadas, por lo que se han explorado otras estructuras que pueden observarse en dos dimensiones; especialmente **el grosor y la estructura la pared del coralito**, ya que los coralitos de las tres especies del complejo *M. annularis* (*O. annularis*), presentan claras diferencias en estas estructuras. Así como en la extensión, grosor y relieve de la **costa del septo** asociada o costosepto (el largo de la costa más allá de la pared del coralito).

Estas estructuras han mostrado ser efectivas para identificar a las especies que conforman el complejo de especies de *M. annularis* (*O. annularis*). Por lo que son los caracteres utilizados típicamente para distinguir a las especies de *Montastraea* y otros géneros cercanamente relacionados y para distinguir a *Montastraea* de otros géneros (Vaughan, 1919). Comúnmente, estos caracteres se encuentran bien preservados en los fósiles, por lo que fueron una herramienta útil para la identificación de especies en este estudio. Para observar las estructuras de los coralitos en dos dimensiones, se realizaron varios cortes transversales delgados, orientados de forma perpendicular al eje del coralito en fragmentos del esqueleto coralino de cada colonia. Posteriormente, se obtuvieron imágenes de los cortes por medio del escaneo en alta resolución (1200 Dpi) y se digitalizaron. De esta manera fue posible observar los coralitos con mayor detalle y medir sus estructuras.

Por otra parte, muchos autores han argumentado que existen notables diferencias en las tasas de crecimiento y claridad de las bandas anuales de densidad entre colonias de los corales de las especies hermanas del complejo *M. annularis* (*O. annularis*) (Fairbanks & Dodge, 1979; Dodge & Brass, 1984; Leder *et. al.*, 1991), lo cual es una herramienta adicional para la identificación de las especies. Las diferencias resultan de: 1) tasas y patrones de variación de la máxima extensión linear (“crecimiento esqueletal”) a través de superficies de la colonia; 2) engrosamiento del esqueleto (densidad esqueletal) y 3)



tasas y patrones de brotes de nuevos coralitos dentro de las colonias (Graus & Macintyre, 1982). De acuerdo a Budd & Klaus (2001), las diferencias cuantitativas en el crecimiento del esqueleto y la densidad son los rasgos que distinguen a las especies cercanamente relacionadas. Por lo que para la identificación de la especie de nuestras colonias de corales fósiles en este estudio, utilizamos como herramienta adicional la diferencia entre las tasas de crecimiento (extensión linear (cm/año)), obtenidas por medio de técnicas de densitometría óptica en imágenes digitalizadas de radiografías de rayos – X de cortes verticales de las colonias de corales fósiles. Así como, el patrón de bandeo observado en las radiografías, de acuerdo a Weil & Knowlton (1994).

## ANEXO

**Tabla 3.1** Datos de colecta de colonias de corales fósiles

COLONIA	TIPO (LAGUNA o FRENTE ARRECIFAL)	SITIO DE COLECTA (ÁREA)	COORDENADAS	ALTURA (PROFUNDIDAD) (m)	FECHA DE COLECTA
1	Laguna	Túnel Jaguares (sitio 1)	20°34'45.24" N; 87°07'14.42" W	2.25	30/01/ 2012
2	Laguna	Rio Maya (sitio 2)	20°34'44.37" N; 87 °07'17.67" W	0.70	10/02/2012
3	Laguna	Rio Maya (sitio 2)	20°34'44.37" N; 87 °07'17.67" W	0.70	02/03/2012
4	Laguna	Rio Maya (sitio 2)	20°34'44.37" N; 87 °07'17.67" W	0.92	02/03/2012
5	Laguna	Rio Maya (sitio 2)	20°34'44.37" N; 87 °07'17.67" W	1.46	20/04/2012



6	Laguna	Túnel Caracol (sitio 3)	20°34'47.23" N; 87°07'11.18" W	1.19	09/02/13
7	Laguna	Túnel Caracol (sitio 3)	20°34'47.23" N; 87°07'11.18" W	1.33	09/02/13
8	Laguna	Túnel Caracol (sitio 3)	20°34'47.23" N; 87°07'11.18" W	2.17	09/02/13
1	Frente arrecifal	sitio 1	20°34'40.85" N; 87°07'11.94" W	0.84	01/10/2012
2	Frente arrecifal	sitio 2	20°34'44.73" N; 87°07'04.98" W	1.24	05/10/2012
3	Frente arrecifal	sitio 2	20°34'44.73" N; 87°07'04.98" W	0.55	05/10/2012
4	Frente arrecifal	sitio 2	20°34'44.73" N; 87°07'04.98" W	0.59	05/10/2012
5	Frente arrecifal	sitio 3	20°34'44.53" N; 87°07'04.93" W	0.99	05/10/2012
6	Frente arrecifal	sitio 3	20°34'44.53" N; 87°07'04.93" W	0.83	05/10/2012
7	Frente arrecifal	sitio 3	20°34'44.53" N; 87°07'04.93" W	0.25	
8	Frente arrecifal	sitio 4	20°34'44.37" N; 87°07'05.03" W	0.68	05/10/2012



---

9	Frente arrecifal	sitio 4	20°34'44.37" N; 87°07'05.03" W	34 cm	05/10/2012
10	Frente arrecifal	limite del parque sitio 7	20°34'36.70" N; 87°07'14.54" W	Cerca del nivel del mar (zona intermareal)	05/10/2012
11	Frente arrecifal	limite del parque sitio 7	20°34'36.70" N; 87°07'14.54" W	Cerca del nivel del mar (zona intermareal)	05/10/2012
12	Frente arrecifal	limite del parque sitio 7	20°34'36.70" N; 87°07'14.54" W	Cerca del nivel del mar (zona intermareal)	05/10/2012
13	Frente arrecifal	sitio 1	20°34'40.85" N; 87°07'11.94" W		09/02/13
14	Frente arrecifal	sitio 1	20°34'40.85" N; 87°07'11.94" W		09/02/13
15	Frente arrecifal	sitio 6	20°34'43.88" N; 87°07'05.42" W		09/02/13
16	Frente arrecifal	sitio 5	20°34'44.24" N; 87°07'05.24" W		09/02/13

---



**Tabla 3.2** Datos de colecta de colonias de corales modernos

COLONIA	TIPO (LAGUNA o FRENTE ARRECIFAL)	SITIO DE COLECTA (ÁREA)	COORDENADAS	PROFUNDIDAD (m)	FECHA DE COLECTA
<b>1</b>	Laguna	Bahía Chack <b>(sitio 1)</b>	20°29' N; 87°14'W	somero (0.5-2 m)	9/12/2005
<b>2</b>	Laguna	Bahía de Akumal <b>(sitio 2)</b>	20°24' N; 87°19'W	somero (0.5-2 m)	9/12/2005



**Tabla 3.3.** Características utilizadas convencionalmente para la identificación de las tres especies hermanas del complejo *Orbicela annularis* (antes *Montastraea annularis*).

	<i>O. annularis</i>	<i>O. faveolata</i>	<i>O. franksii</i>
<b>Morfología de la Colonia</b>	Colonias grandes formando grupos de columnas que se ensanchan distalmente	Colonias costrosas masivas -redondeadas, hemisféricas o masivas y altas con extensiones laterales parecidas a guijarros	Forma de colonia variable; masiva, encostrantes, en forma de placa o Sub-columnares. Las colonias grandes masivas irregulares generalmente
	El tejido vivo, se encuentra principalmente en la parte superior de la colonia	Las colonias de agua somera (0-1m) en zonas protegidas masivas y redondeadas con superficies suaves, a veces marcadas por bordes inconspicuos	Columnas que se estrechan distalmente y se observan placas
	Los márgenes a los lados de las columnas típicamente senescentes	En aguas más profundas (3-10m) las colonias generalmente con protrusiones cónicas o parecidas a quillas bien desarrolladas a veces extendiéndose linealmente como bordes conspicuos a lo largo de la superficie de la colonia en series paralelas abarcando desde el centro hasta el margen	Los bordes y pólipos prominentes generalmente pálidos Pero parecen estar creciendo activamente
<b>Superficie</b>	Suave	Suave o con bordes largos parecido a quillas o protrusiones cónicas a veces bordes parecidos a faldas	Irregular



<b>Color</b>	Usualmente café dorado a marrón, ocasionalmente se aproxima a gris o verde discos orales tentáculos y coenosarco generalmente Con color uniforme	Generalmente café, gris o verde, a veces amarillo dorado en agua Somera. Discos orales verdes y Tentáculos generalmente Contrastando con un coenosarco café	Altamente variable, variando entre sombras de gris, verde y café. Márgenes de las colonias y pólipos centrales esparcidos generalmente sin color
<b>Bordes o baches</b>	Generalmente ausentes	Comúnmente cónicos o protrusiones en forma de quilla	Pólipos más grandes, excertos de manera desigual dando una apariencia de baches
<b>Pólipos</b>	pequeños	pequeños	grandes
<b>Coralitos*</b>	En la parte superior de la colonias empaquetados cercanamente, distribuidos uniformemente y excertos regularmente. Los lados de las columnas con pocos o sin coralitos pequeños y generalmente no se encuentran creciendo activamente	Pequeños, un poco excertos con pared delgada y uniformemente distribuidos, empaquetados cercanamente pero a veces excertos de forma desigual	Coralitos más grandes, mas variables en tamaño y mas ampliamente e irregularmente espaciados que en las otras 2 spp. excertos de forma desigual y distribuidos desigualmente dando apariencia de baches al coralum
<b>Diámetro* de los Coralitos (mm)</b>	2.1-2.6	2.2-2.7	2.4-3.4
<b>Diámetro de los Cálices (mm)</b>	2.29 (0.15)	2.39 (0.15)	2.57 (0.23)





fr &gt; fa, an

Diámetro de  
la Columela  
(mm)

1.02 (0.09)

0.96 (0.13)

1.13 (0.11)

fr &gt; fa, an

No. de septos  
No sig dif

24.3 (0.79)

23.83 (0.40)

24.92 (1.44)

*O. annularis**O. faveolata**O. franksii*

Septos\*

Delgados, arreglados  
hexagonalmente.  
3 ciclos completos  
(=24 septos)Delgados y en 3 ciclos  
completos, 1<sup>o</sup> y 2<sup>do</sup>  
Generalmente muy  
excertosGruesos y en 3 ciclos  
Completos, con el 1<sup>o</sup> y 2<sup>do</sup>  
generalmente alcanzando  
la columela grande y  
esponjosaDensidad del  
EsqueletoMucho menos denso que  
En las otras dos especiesMás denso y más duro que  
Que en las otras 2 spp. con  
Bandas anuales no bien  
desarrolladasDistribución  
(todas se  
presentan  
juntas en 5- 10m  
de prof.)

1-20 m

La mas somera

La que se encuentra a  
Mayor profundidad (2-50m)

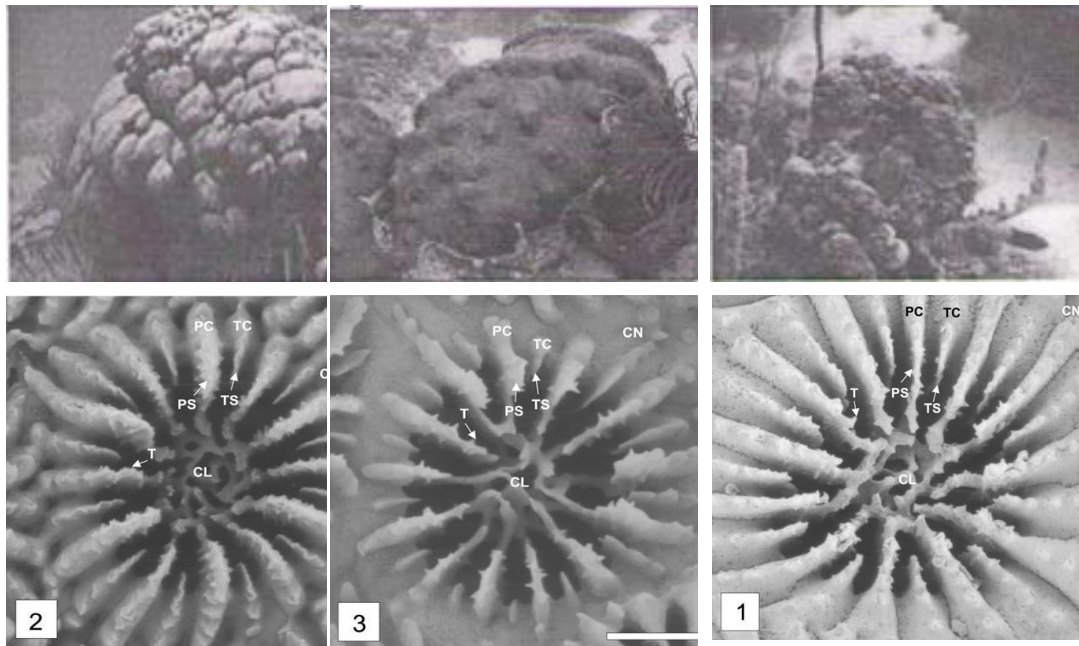
---

<b>Perturbación física del hábitat</b>	Medio	Alto	Bajo
<b>Luz</b>	Medio	Alto	Bajo
<b>Depredadores</b>	Alta	Baja	Media
<b>Crecimiento hacia Arriba</b>	Alto	Medio	Bajo
<b>Agresividad</b>	Baja	Media	Alta
<b>Fragmentación</b>	Alta	Media	Baja
<b>Integración de Pólipos</b>	Alta	Media	Baja
<b>Reproducción Sexual</b>	Baja	Baja	Alta

---



**Colonia en el campo**



**Acercamiento del coralito**

Budd & Klauss, 2001

Budd & Klauss, 2001  
\* escala de la barra 1mm

Budd & Klauss, 2001

**Calice**

Relieve del caliz entre los dos extremos pero mas parecida a *M. franki*; el desarrollo de la costa es altamente regular, y los septos primarios son generalmente prominentes. Los septos y la costa moderadamente gruesa y regular

Septos delgados muy excertos y con pendiente marcada hacia la columela; costa es delgada y corta; los dientes de los septos son largos y distintivos

Calice con menos relieve; costa mas gruesa y mejor desarrollada. Los septos terciarios son mas largos

**Grosor de la\* pared del**

Intermedia

Gruesa



**coralito**

**Delgada**

**Estructura de la pared del Coralito**

La pared es septotecal y mas delgada

La pared es muy delgada y es parcialmente paratecal y formada por diseptos

Pared septotecal gruesa

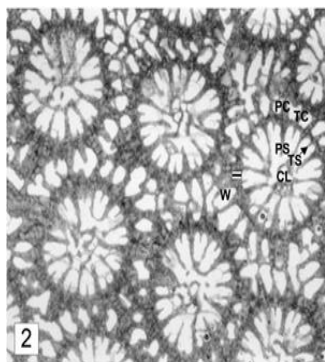
**Extensión de la \* costa mas allá de la pared (i.e., desarrollo del coenosteum)**

la costa mas allá de la pared es mas larga, mejor desarrollada y mas prominente en comparacion con M. franksi y M. faveolata

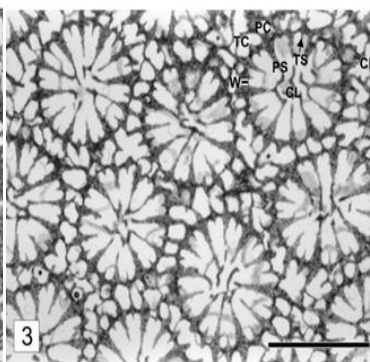
Las extensiones de la costa mas allá de la pared estan reducidas

Formada por costosepto coalescente

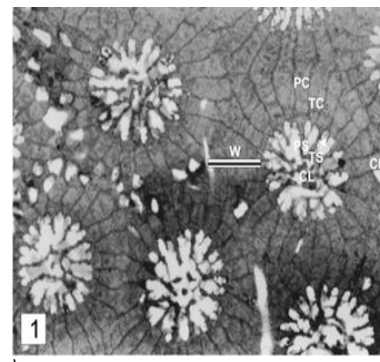
**Acercamiento\* de la pared del Coralito**



Budd & Klauss, 2001



Budd & Klauss, 2001  
\*escala de la barra 3mm



Budd & Klauss, 2001

**CL**, columela; **CN**, coenosteum; **PC**, costa primaria; **PS**, septo primario; **T**, diente del septo; **TC**, costa terciaria; **TS**, septo terciario; **W**, pared

(\* ) = Características utilizadas en este estudio para la identificación de especies de corales fósiles



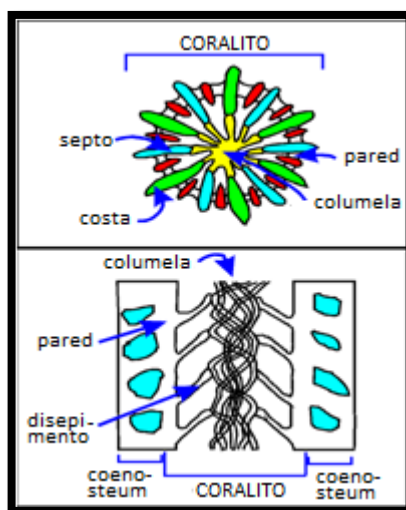
# CAPITULO 4

## 4.1 RESULTADOS

## 4.2 IDENTIFICACION DE ESPECIES DE COLONIAS DE CORALES FOSILES

### Identificación de acuerdo a las características de los coralitos

En el material fósil solo fue posible evaluar los siguientes caracteres en cada coralito: **diámetro de los coralitos, distancia entre los coralitos o grosor del coenostelo (se seleccionó el coralito más lejano del cálize), el grosor de la pared del coralito, la extensión del costosepto más allá de la pared, empaquetamiento de los coralitos, y grosor de los septos**. Los resultados obtenidos a partir de la medición y observación de las estructuras de coralitos en la mayoría de las colonias tanto de la laguna como del frente arrecifal, mostraron una correspondencia con los rangos de tamaño y características de la especie *Orbicella faveolata* (*Montastraea faveolata*). Excepto en el caso de la colonia 1, colectada en el Túnel de Jaguares en la laguna arrecifal, cuyas características corresponden con la especie *O. faveolata* (*M. annularis*).

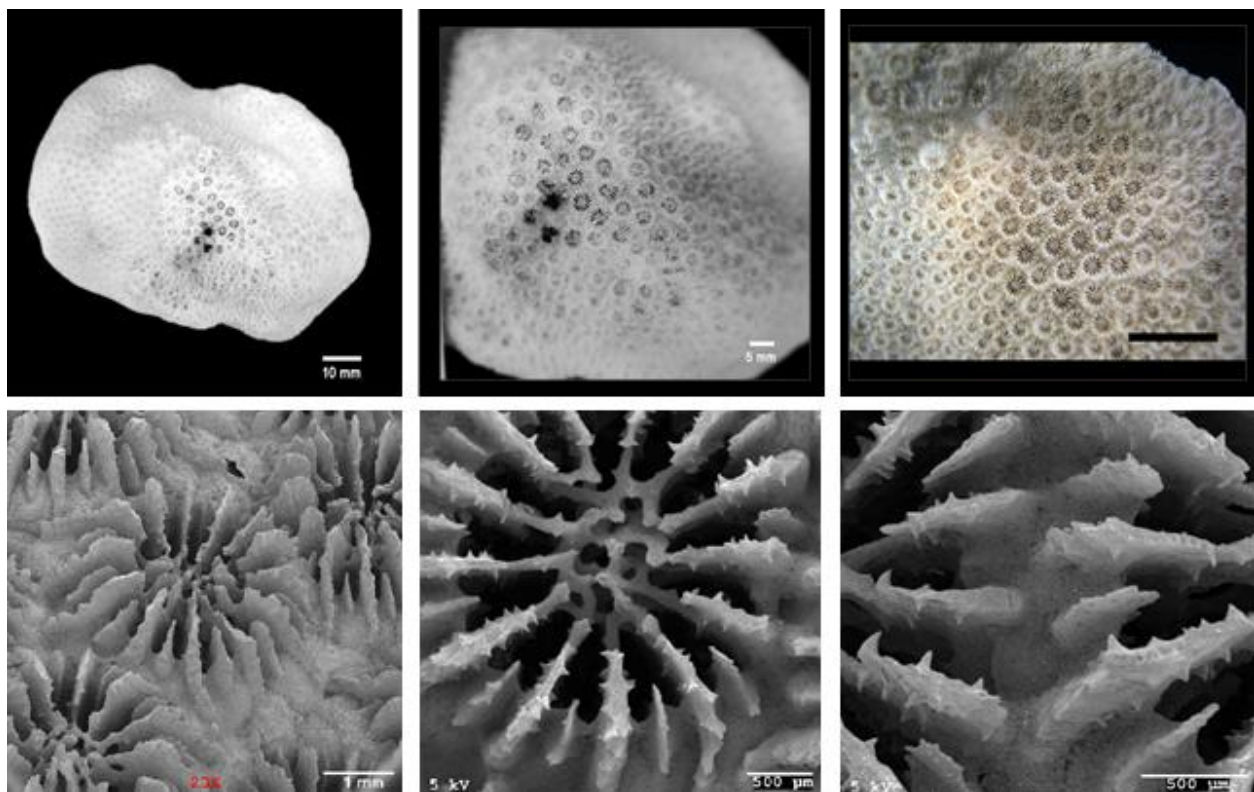


**Fig. 4.1** Características del Esqueleto que distinguen a *Orbicella faveolata* de *Orbicella annularis*.



## **Orbicella faveolata**

**Diagnosis:** Colonias masivas en forma de hongo o platos; la superficie de las colonias masivas semeja a una serie de pequeños abultamientos redondeados, perfectamente delimitados, dispuestos radialmente en la colonia. Coralitos proyectados de la matriz del esqueleto. Cálices redondos, de 2 a 2,7 mm de diámetro, 24 septos por cálice, 12 de ellos unidos a la columela. Espacio entre coralitos con costas pobremente desarrolladas.

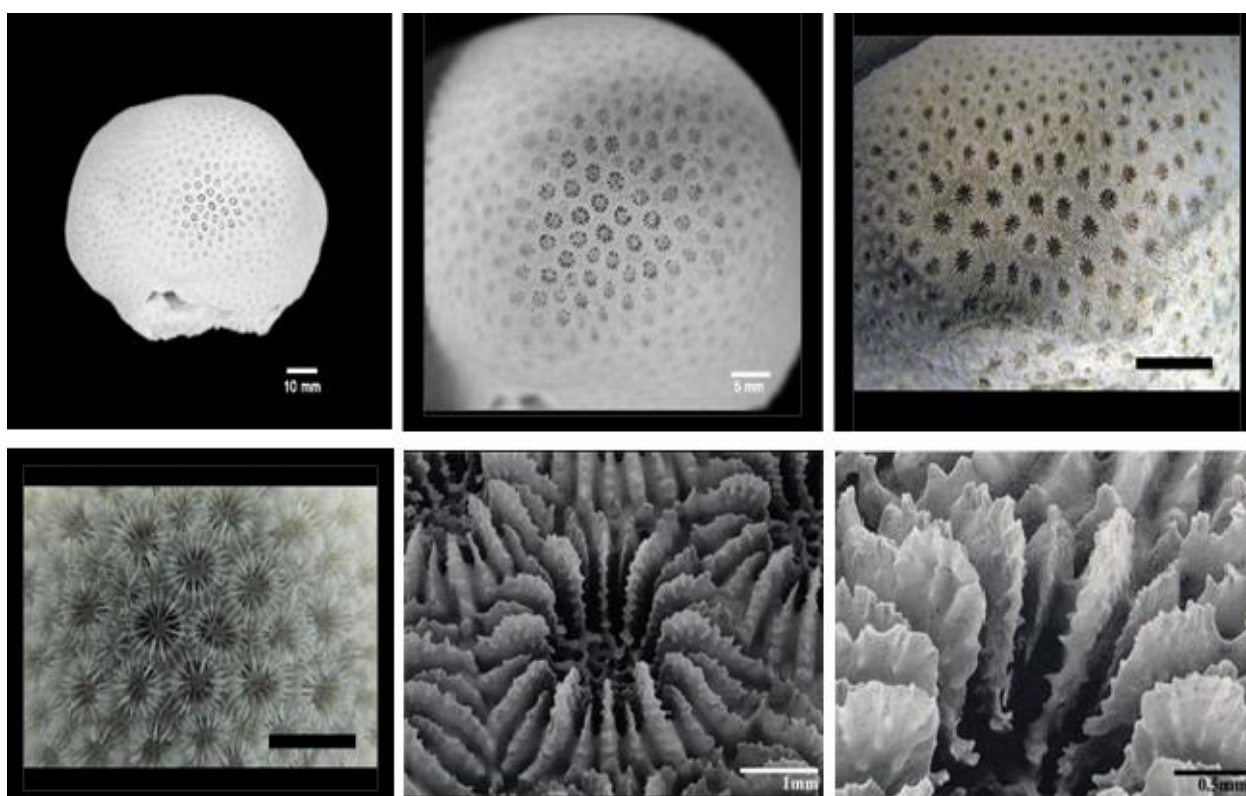


**Fig. 4.2** En las figuras superiores se muestra el esqueleto coralino de una colonia de *Orbicella faveolata* y en las figuras inferiores el acercamiento de sus coralitos. Fotografías tomadas de NIMITA: <http://nmita.geology.uiowa.edu/nmita/speciesDetails.page?genusNmFrmSp=Montatraeal&speciesName=faveolata>



## **Orbicella annularis**

**Diagnosis:** Colonias masivas que se ramifican formando pequeños montículos de superficie suave. Coralitos proyectados de la matriz del esqueleto, con septos y paredes externas levantadas. Cálices de 2 a 2,7 mm de diámetro, 24 septos por cáliz, 12 de ellos unidos a la columela. Coloración en vivo: Gammas del café al rojo.

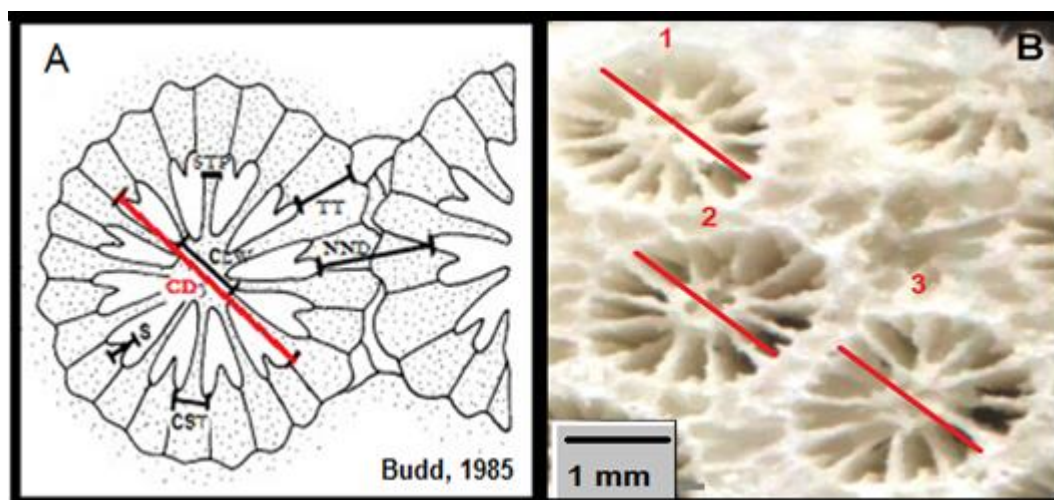


**Fig. 4.3** En las figuras superiores se muestra el esqueleto coralino de una colonia de *Orbicella annularis* y en las figuras inferiores el acercamiento de sus coralitos. Fotografías tomadas de NIMITA: <http://nmita.geology.uiowa.edu/nmita/speciesDetails.page?genusNmFrmSp=Montatraeal&speciesName=annularis>



## Medición del diámetro de los coralitos

La medición del diámetro de los coralitos, se llevó a cabo, en las imágenes digitalizadas en alta resolución (1200 Dpi) de los cortes verticales realizados en fragmentos de los esqueletos coralinos de cada una de las colonias de corales fósiles tanto de la laguna como del frente arrecifal, utilizando el programa Image J (técnica modificada de Budd & Klaus, 2001). Se seleccionaron 10 coralitos de cada colonia (de 1 a 4 coralitos en cada corte delgado); el área seleccionada para la medición del diámetro de los coralitos, se determinó siguiendo el procedimiento utilizado por Budd, 1985; realizando una medida lineal entre teca/márgenes de la cavidad del coralito (sin incluir el área de la pared), y cruzando el centro del coralito. Las mediciones se realizaron con una escala ajustada a 10 mm; como se muestra en la **figura 4.4**. Finalmente, se sacó un promedio de los diámetros mayores y menores de los coralitos obtenidos en cada colonia y se realizaron pruebas estadísticas para observar si existían diferencias significativas en el diámetro de coralitos entre colonias. Lo cual se muestra en la **Tabla 4.1. y Fig. 4.5**.



**Fig. 4.4.** A. Diagrama que muestra las líneas que miden algunos de los caracteres de los coralitos para la identificación de especies de corales: **CD** (diámetro del coralito), **NND** (distancia entre coralitos), **CLW** (ancho de la columela), **TT** (grosor de la teca), **s** (largo, del septo), **STP** (grosor del septo), **CST** (grosor de la costa). B. Acercamiento de un corte vertical de la colonia 4, obtenida del Sitio 2 (Rio Maya) de la Laguna arrecifal en el arrecife fósil de Xcaret. Se muestra el área en donde se midió el diámetro de los coralitos, la cual abarca de un extremo a otro de la parte interna de la pared del coralito. Las mediciones se hicieron con una escala ajustada a 10 mm; la barra de la imagen representa 1mm.





### Diferencias del Diámetro de coralitos entre colonias de la laguna arrecifal

Con la comparación de los valores promedio del diámetro de los coralitos entre las colonias fósiles de la laguna arrecifal, pudimos determinar que la colonia 1 presento el valor más alto (2.9 mm). Los resultados de las mediciones, en las demás colonias, mostraron valores promedio del diámetro de los coralitos que corresponden con los reportados para *Montastraea faveolata* (2.2-2.7 mm). Lo cual se puede observar en la siguiente Tabla.

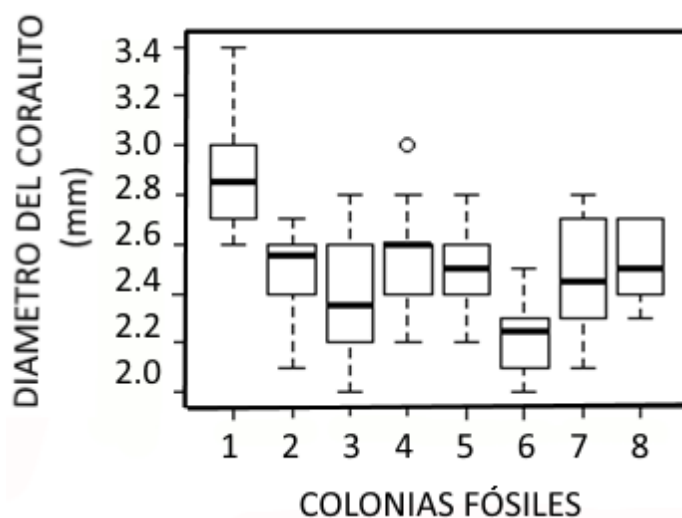
**Tabla 4.1** Diámetro de los coralitos de las colonias colectadas en la Laguna arrecifal

	SITIO 1			SITIO 2		SITIO 3		
	Col 1	Col 2	Col 3	Col 4	Col 5	Col 6	Col 7	Col 8
	Túnel Jaguares	Rio Maya	Rio Maya	Rio Maya	Rio Maya	Túnel Caracol	Túnel Caracol	Túnel Caracol
<b>1</b>	2.8	2.5	2.3	2.6	2.5	2.1	2.6	2.4
<b>2</b>	3.4	2.2	2.6	2.6	2.5	2.5	2.3	2.4
<b>3</b>	2.6	2.1	2.8	2.6	2.5	2.1	2.8	2.3
<b>4</b>	2.7	2.7	2.2	2.2	2.4	2.2	2.1	2.5
<b>5</b>	2.8	2.5	2.3	2.6	2.6	2.0	2.2	2.7
<b>6</b>	3.0	2.6	2.1	2.8	2.7	2.3	2.4	2.5
<b>7</b>	2.7	2.6	2.0	2.5	2.3	2.3	2.4	2.7
<b>8</b>	2.9	2.4	2.4	3.0	2.8	2.3	2.8	2.7
<b>9</b>	3.0	2.6	2.7	2.4	2.2	2.4	2.7	2.6
<b>10</b>	3.2	2.6	2.4	2.3	2.4	2.0	2.5	2.4
<b>X</b>	<b>2.9</b>	<b>2.5</b>	<b>2.4</b>	<b>2.6</b>	<b>2.5</b>	<b>2.2</b>	<b>2.5</b>	<b>2.5</b>
<b>SD</b>	<b>0.3</b>	<b>0.2</b>	<b>0.3</b>	<b>0.2</b>	<b>0.2</b>	<b>0.2</b>	<b>0.3</b>	<b>0.1</b>

En las pruebas estadísticas realizadas, se obtuvieron los siguientes resultados: la ANOVA de una vía mostro que existían diferencias significativas entre los valores promedio del Diámetro de los coralitos ( $p=2.52e-09 < 0.05$ ). Con el TEST de normalidad



(Shapiro TEST), fue posible determinar que la mayoría de los residuales de cada grupo de muestreo (colonias) estaba normalmente distribuido. Posteriormente, con el TEST levene pudimos determinar que las varianzas fueron homogéneas ( $p=0.6956 > 0.05$ ). Con lo cual pudimos validar la ANOVA. Posteriormente se realizó el test Tukey para ver entre que colonias se presentaban estas diferencias. El cual mostró que la colonia 1 presenta diferencias en comparación con el resto de las colonias. Al graficar estos resultados observamos claramente que la colonia 1 es la que presenta el mayor valor promedio del Diámetro de los coralitos. Con lo cual concluimos que la colonia 1 no pertenece a la especie *Montastraea faveolata* a diferencia del resto de las colonias. Lo cual se puede observar en la siguiente gráfica:



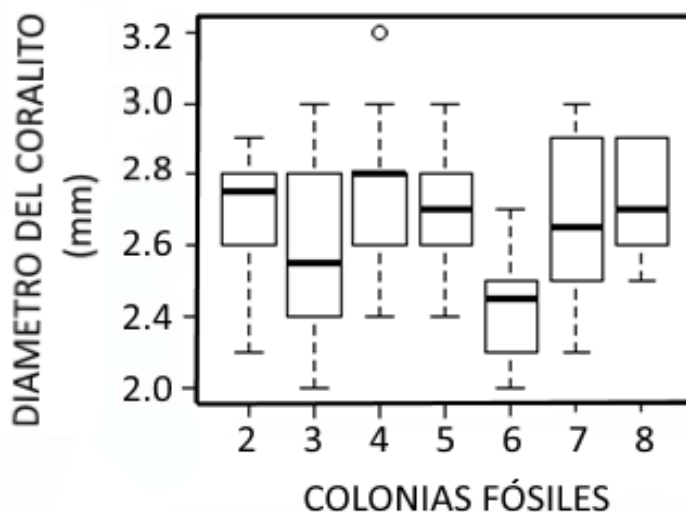
**Fig. 4.5.** Se muestra la dispersión de los grupos de datos de los diámetros de los coralitos de las colonias de corales fósiles de la **Laguna arrecifal**. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.

### Diferencias del Diámetro de coralitos entre colonias de la laguna arrecifal, eliminando la colonia 1

Al realizar las pruebas estadísticas eliminando a la colonia 1, obtuvimos los siguientes resultados: la ANOVA de una vía mostro que existían diferencias significativas entre los



valores promedio del Diámetro de los coralitos ( $p=0.0111 < 0.05$ ). Con el TEST de normalidad (Shapiro TEST), fue posible determinar que la mayoría de los residuales de cada grupo de muestreo (colonias) estaba normalmente distribuido. Posteriormente, con el TEST leve pudimos determinar que las varianzas fueron homogéneas ( $p=0.6417 > 0.05$ ). Con lo cual pudimos validar la ANOVA. Finalmente, se realizó el test Tukey para ver entre que colonias se presentaban estas diferencias. Sin embargo, el Post Hoc no mostro diferencias significativas, aunque en la gráfica si se observaron diferencias, las cuales están dadas por la colonia 6; la cual presenta valores menores del diámetro de los coralitos en comparación con las otras colonias. Sin embargo, los valores promedio que esta colonia presento son de 2.2 mm, lo cual corresponde con el rango de valores del diámetro de coralitos reportados para *Montastraea faveolata* (2.2-2.7 mm). Por lo que todas las colonias graficadas, presentan valores del diámetro de los coralitos que corresponde con la especie *Orbicella faveolata*, lo cual se puede observar en la **Fig. 4.6**.



**Fig. 4.6.** Gráfica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de los diámetros de los coralitos de las colonias de corales fósiles de la **Laguna arrecifal** sin incluir a la colonia 1. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y los valores extremos



### Diferencias del Diámetro de corallitos entre colonias del Frente arrecifal

Con la comparación de los valores promedio del diámetro de los corallitos entre las colonias fósiles del Frente arrecifal, pudimos determinar que todas las colonias del frente arrecifal, mostraron valores promedio del diámetro de los corallitos que corresponden con los reportados para *Montastraea faveolata* (2.2-2.7 mm). Lo cual se puede observar en la **Tabla 4.2**.

**Tabla 4.2** Diámetro de los corallitos de las colonias colectadas en el Frente arrecifal

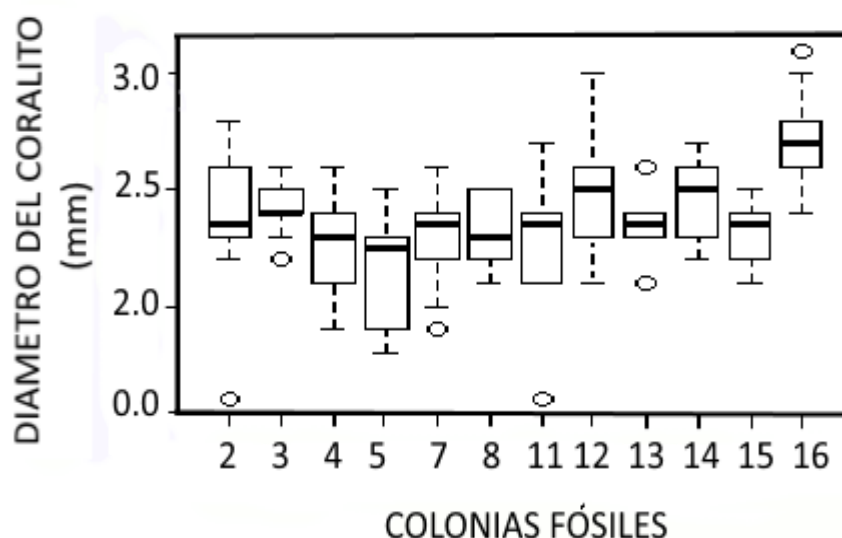
	SITIO 1							SITIO 2				SITIO 3	
	Col 2	Col 3	Col 4	Col 5	Col 6	Col 7	Col 8	Col 11	Col 12	Col 13	Col 14	Col. 15	Col 16
	p 2(1)	p 2(2)	p 2(3)	p 3(1)	p 4(1)	p 4(2)	p 5(1)	p 7(2)	p 7(3)	p 8	p 9	p 10	p 11
<b>1</b>	2.7	2.5	2.2	2.4	2.5	2.4	2.5	1.6	2.6	2.3	2.7	2.1	2.7
<b>2</b>	2.3	2.5	1.9	2.5	2.7	2.6	2.2	1.6	2.5	2.4	2.6	2.3	2.8
<b>3</b>	2.2	2.2	1.9	2.3	2.8	2.4	2.3	2.4	2.5	2.1	2.7	2.5	3.0
<b>4</b>	2.4	2.4	2.3	1.9	3.0	2.2	2.5	2.1	2.6	2.3	2.5	2.2	2.6
<b>5</b>	2.8	2.4	2.3	2.0	2.4	2.0	2.1	2.4	2.9	2.3	2.3	2.1	2.8
<b>6</b>	1.6	2.4	2.4	2.3	2.2	2.3	2.3	2.4	3.0	2.6	2.2	2.3	3.1
<b>7</b>	2.3	2.3	2.1	1.8	2.2	2.5	2.1	2.7	2.1	2.6	2.3	2.4	2.5
<b>8</b>	2.4	2.4	2.5	1.8	2.0	2.4	2.5	2.1	2.3	2.3	2.5	2.4	2.4
<b>9</b>	2.3	2.5	2.6	2.2	2.4	1.9	2.3	2.3	2.3	2.4	2.5	2.4	2.7
<b>10</b>	2.6	2.6	2.3	2.3	2.6	2.3	2.2	2.4	2.4	2.4	2.4	2.5	2.7
<b>X</b>	<b>2.4</b>	<b>2.4</b>	<b>2.2</b>	<b>2.2</b>	<b>2.5</b>	<b>2.3</b>	<b>2.3</b>	<b>2.2</b>	<b>2.5</b>	<b>2.4</b>	<b>2.5</b>	<b>2.3</b>	<b>2.7</b>
<b>SD</b>	<b>0.3</b>	<b>0.1</b>	<b>0.2</b>	<b>0.2</b>	<b>0.3</b>	<b>0.2</b>	<b>0.2</b>	<b>0.3</b>	<b>0.3</b>	<b>0.2</b>	<b>0.2</b>	<b>0.1</b>	<b>0.2</b>



### Diferencias del Diámetro de coralitos entre colonias del Frente arrecifal, eliminando la colonia 6

Los resultados de las pruebas estadísticas al comparar el diámetro de los coralitos entre las colonias del Frente arrecifal, eliminando la colonia 6, fueron los siguientes: la ANOVA de una vía mostro que existían diferencias significativas entre los valores promedio del Diámetro de los coralitos ( $p=9.56e-06 < 0.05$ ). Con el TEST de normalidad (Shapiro TEST), fue posible determinar que la mayoría de los residuales de cada grupo de muestreo (colonias) estaba normalmente distribuido. Posteriormente, con el TEST leve pudimos determinar que las varianzas fueron homogéneas ( $p=0.08149 > 0.05$ ). Con lo cual pudimos validar la ANOVA. Posteriormente se realizó el test Tukey para ver entre que colonias se presentaban estas diferencias. Sin embargo, el Post Hoc no mostro diferencias significativas, aunque en la gráfica se observe que la colonia 16, presenta valores del diámetro del coralito mayores en comparación con las otras colonias. Sin embargo, los valores promedio para esta colonia son de 2.7 mm, lo cual corresponde con los valores reportados para *Montastraea faveolata* (*O. faveolata*) (2.2-2.7mm). Por lo que todas las colonias graficadas, presentan valores del diámetro de los coralitos que corresponde con la especie *M. faveolata* (*O. faveolata*). **Fig. 4.7.**



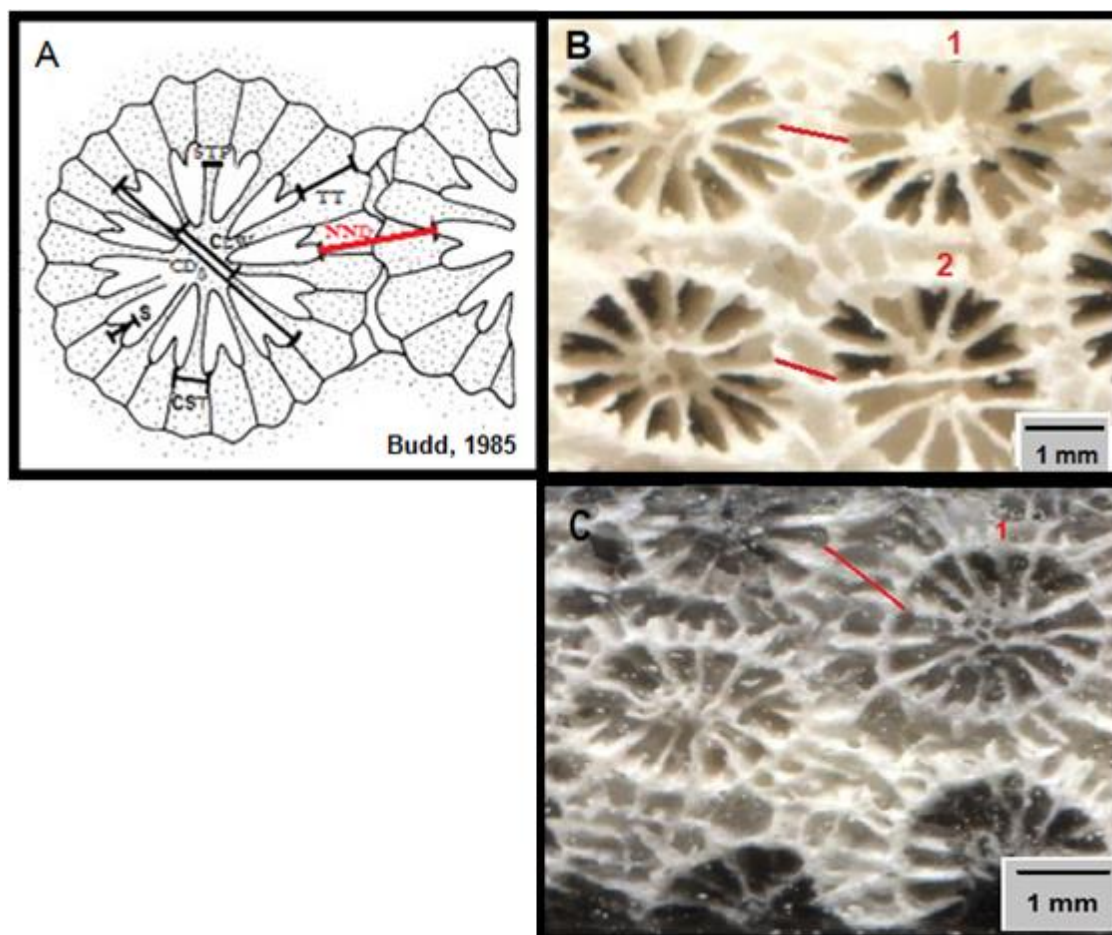


**Fig. 4.7** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de los diámetros de los coralitos de las colonias de corales fósiles del Frente arrecifal. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.

### Medición de la distancia entre coralitos (o grosor del coenostelo)

La medición de la distancia entre los coralitos, se realizó en las imágenes escaneadas en alta resolución (1200 Dpi) de los cortes verticales de las colonias de corales fósiles, utilizando el programa Image J. Se midió la distancia al coralito más lejano del lado izquierdo del cálize en 10 coralitos de cada colonia, con una escala ajustada a 10 mm. Las mediciones se realizaron siguiendo el procedimiento utilizado en el estudio de Budd, 1985; realizando una medida lineal entre teca/márgenes del coenostelo entre coralitos vecinos (sin incluir el área de la pared). Como se muestra en la **figura 4.8**.





**Fig. 4.8.** A. Diagrama que muestra las líneas que miden algunos de los caracteres de los coralitos para la identificación de especies de corales: **CD** (diámetro del coralito), **NND** (distancia entre coralitos), **CLW** (ancho de la columela), **TT** (grosor de la teca), **s** (largo, del septo), **STP** (grosor del septo), **CST** (grosor de la costa). B. Acercamiento de un corte vertical de la colonia 4, obtenida del Sitio 2 (Rio Maya) de la Laguna arrecifal. Se observa el área en donde se midió la distancia al coralito más lejano del lado izquierdo, la línea va de la parte interna de la pared de un coralito a otro. Las mediciones se hicieron con una escala ajustada a 10 mm; la barra de la imagen representa 1mm.

### Diferencias de la Distancia entre coralitos de las colonias de la Laguna arrecifal

Con la comparación de los valores promedio de la distancia entre los coralitos de las colonias de corales fósiles de la laguna arrecifal, pudimos determinar que la colonia 1 presento el valor más alto (1.8 mm) en comparación con el resto de las colonias. Los resultados de las mediciones se muestran en la tabla siguiente:



**Tabla 4.3** Distancia entre los coralitos de las colonias fósiles de la laguna arrecifal

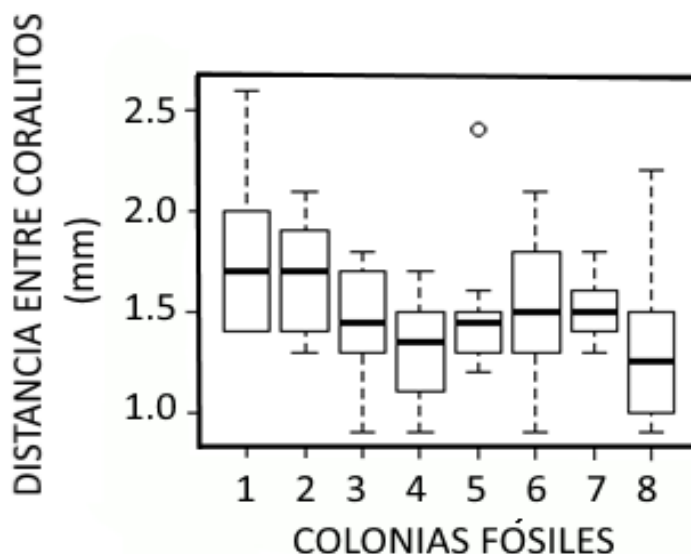
	SITIO 1			SITIO 2		SITIO 3		
	Col 1	Col 2	Col 3	Col 4	Col 5	Col 6	Col 7	Col 8
	Túnel Jaguares	Rio Maya	Rio Maya	Rio Maya	Rio Maya	Túnel Caracol	Túnel Caracol	Túnel Caracol
<b>1</b>	1.4	1.9	1.2	1.0	1.5	1.5	1.8	1.6
<b>2</b>	1.5	1.9	1.4	0.9	1.5	1.0	1.6	1.1
<b>3</b>	1.7	1.6	0.9	1.7	1.3	1.8	1.3	1.0
<b>4</b>	1.4	1.3	1.3	1.5	1.6	1.3	1.3	1.5
<b>5</b>	2.0	2.1	1.8	1.4	1.5	1.6	1.6	2.2
<b>6</b>	2.6	1.3	1.8	1.5	1.3	1.5	1.7	1.3
<b>7</b>	2.3	1.8	1.3	1.1	1.4	1.8	1.5	0.9
<b>8</b>	1.7	1.9	1.6	1.5	1.2	2.1	1.4	1.4
<b>9</b>	1.7	1.5	1.5	1.3	2.4	0.9	1.4	0.9
<b>10</b>	1.4	1.4	1.7	1.3	1.2	1.3	1.5	1.2
<b>X</b>	1.8	1.7	1.5	1.3	1.5	1.5	1.5	1.3
<b>SD</b>	0.4	0.3	0.3	0.3	0.3	0.4	0.1	0.4

Los resultados de las pruebas estadísticas fueron los siguientes: la ANOVA de una vía mostro que existían diferencias significativas entre los valores promedio del Diámetro de los coralitos ( $p=0.0317 < 0.05$ ). Con el TEST de normalidad (Shapiro TEST), fue posible determinar que la mayoría de los residuales de cada grupo de muestreo (colonias) estaba normalmente distribuido. Posteriormente, con el TEST levene pudimos determinar que las varianzas fueron homogéneas ( $p=0.4767 > 0.05$ ). Con lo cual validamos la ANOVA. Posteriormente se realizó el test Tukey para ver entre que colonias se presentaban estas diferencias. A pesar de que el Post Hoc no mostro diferencias significativas entre los valores promedio de Distancia entre los coralitos, en la gráfica observamos que la colonia 1 y 2 presentan los valores mayores. Siendo la colonia 1 la que presenta los valores mayores en comparación del resto de las colonias, lo cual la





ubica dentro de las características de la especie *Montastraea annularis* a diferencia del resto de las colonias cuyos valores corresponden con *M. faveolata*. Lo cual se puede observar en la siguiente gráfica.

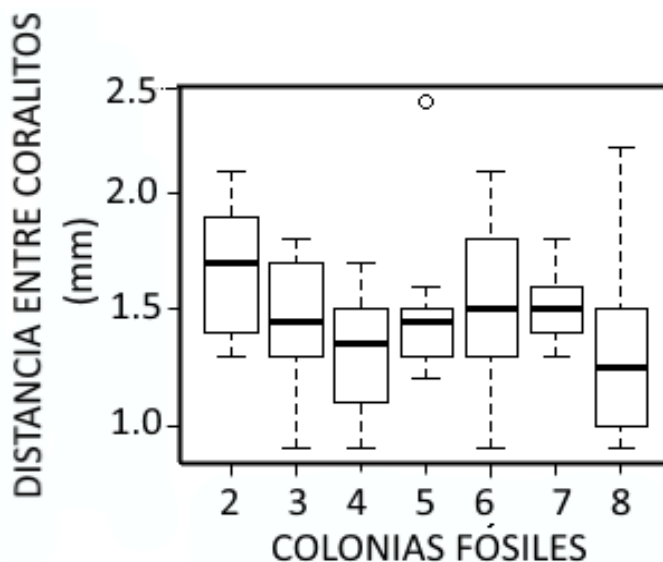


**Fig. 4.9.** Gráfica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de la distancia entre coralitos de las colonias de corales fósiles de la **Laguna arrecifal**. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.

### Diferencias entre la Distancia entre coralitos de las colonias de la Laguna arrecifal, eliminando la colonia 1

Al realizar las pruebas estadísticas eliminando a la colonia 1, obtuvimos los siguientes resultados: la ANOVA de una vía mostro que no existían diferencias significativas entre los valores promedio de la Distancia entre coralitos ( $p=0.172 > 0.05$ ). Con el TEST de normalidad (Shapiro TEST), fue posible determinar que la mayoría de los residuales de cada grupo de muestreo (colonias) estaba normalmente distribuido. Posteriormente, con el TEST leve pudimos determinar que las varianzas fueron homogéneas ( $p=0.5331 > 0.05$ ). Lo cual se muestra en la gráfica siguiente:





**Fig. 4.10.** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de la distancia entre coralitos de las colonias de corales fósiles de la Laguna arrecifal sin incluir a la colonia 1. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.

### Diferencias de la Distancia entre coralitos de las colonias del Frente arrecifal

Con la comparación de los valores promedio de la distancia entre los coralitos de las colonias de corales fósiles del Frente arrecifal, pudimos determinar que la colonia 15 presento el valor más alto (2.4 mm) en comparación con el resto de las colonias. Los resultados de las mediciones, en las demás colonias, mostraron valores promedio de la distancia entre coralitos que corresponden con los reportados para *Montastraea faveolata* (1.0-2.4 mm). Lo cual se puede observar en la Tabla siguiente.



**Tabla 4.4.** Distancia entre los coralitos del Frente arrecifal

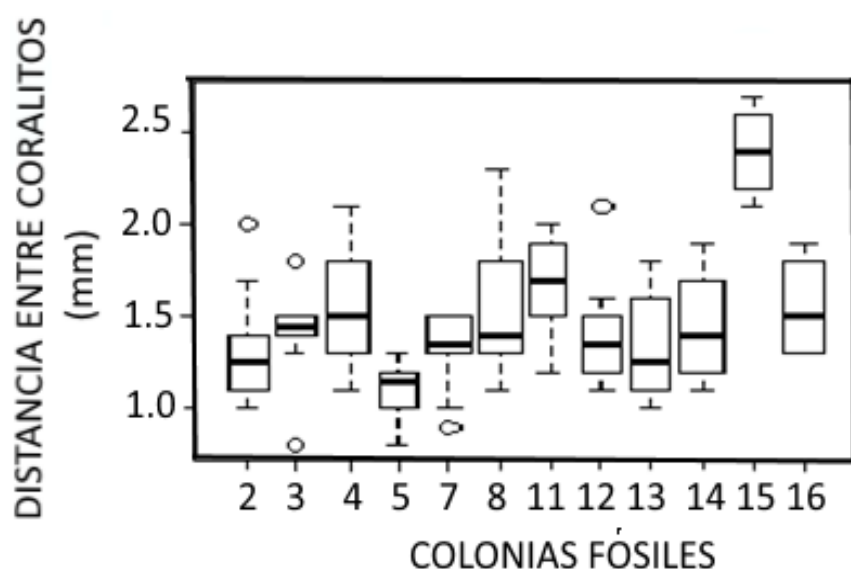
	SITIO 1				SITIO 2				SITIO 3				
	Col 2	Col 3	Col 4	Col 5	Col 6	Col 7	Col 8	Col 11	Col 12	Col 13	Col 14	Col 15	Col 16
	P 2(1)	p 2(2)	p 2(3)	p 3(1)	p 4(1)	p 4(2)	p 5(1)	p 7(2)	P 7(3)	p 8	p 9	p 10	p 11
<b>1</b>	1.2	1.4	1.5	1.2	2.5	0.9	1.7	2.0	1.1	1.0	1.9	2.2	1.6
<b>2</b>	1.1	1.5	1.5	1.3	1.2	1.3	1.3	1.2	1.6	1.6	1.2	2.6	1.8
<b>3</b>	1.0	1.8	1.1	1.0	1.5	1.0	1.2	1.5	1.1	1.1	1.8	2.2	1.8
<b>4</b>	1.1	1.5	1.5	0.8	1.7	1.3	1.4	1.7	1.5	1.3	1.4	2.7	1.3
<b>5</b>	2.0	1.5	1.1	1.2	1.0	1.5	1.8	1.3	1.2	1.4	1.4	2.5	1.9
<b>6</b>	1.7	1.4	1.9	1.2	0.9	1.3	1.1	2.0	1.3	1.8	1.1	2.3	1.4
<b>7</b>	1.4	1.3	2.1	1.0	1.2	1.5	2.0	1.7	1.2	1.2	1.5	2.7	1.4
<b>8</b>	1.0	1.4	1.5	1.0	1.3	1.4	2.3	1.9	2.1	1.1	1.1	2.1	1.3
<b>9</b>	1.3	1.8	1.3	1.1	1.4	1.4	1.4	1.8	1.4	1.1	1.7	2.5	1.6
<b>10</b>	1.3	0.8	1.8	1.2	2.0	1.5	1.4	1.5	1.4	1.8	1.4	2.2	1.3
<b>X</b>	1.3	1.4	1.5	1.1	1.5	1.3	1.6	1.6	1.4	1.3	1.5	2.4	1.5
<b>SD</b>	0.3	0.3	0.3	0.1	0.5	0.2	0.4	0.3	0.3	0.3	0.3	0.2	0.2

### Diferencias de la Distancia entre coralitos de las colonias del Frente arrecifal, eliminando las colonias 1 y 6

Las pruebas estadísticas al comparar los valores promedio de la Distancia entre coralitos de las colonias del Frente arrecifal, mostraron los siguientes resultados: Al realizar las pruebas estadísticas eliminando las colonias 1 y 6, obtuvimos los siguientes resultados: la ANOVA de una vía mostro que existían diferencias significativas entre los valores promedio de la Distancia entre coralitos ( $p=2.2e-15 > 0.05$ ). Con el TEST de normalidad (Shapiro TEST), fue posible determinar que la mayoría de los residuales de cada grupo de muestreo (colonias) estaba normalmente distribuido. Posteriormente, con el TEST



levemente pudimos determinar que las varianzas fueron homogéneas ( $p=0.5094 > 0.05$ ) Con lo cual validamos la ANOVA. Posteriormente se realizó el test Tukey para ver entre que colonias se presentaban estas diferencias. A pesar de que el Post Hoc no mostro diferencias significativas entre los valores promedio de Distancia entre los coralitos, en la gráfica observamos que la colonia 15 presenta los valores mayores y la colonia 5 los valores menores.

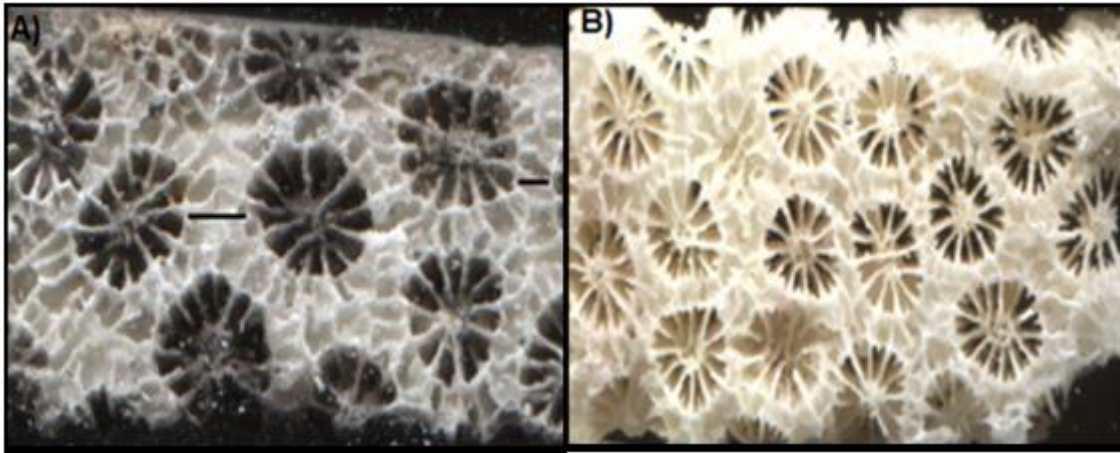


**Fig. 4.11.** Gráfica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de la distancia entre coralitos de las colonias de corales fósiles del **Frente arrecifal** sin incluir a la colonia 6. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.

## Coenostelo

El coenostelo (tejido entre coralitos adyacentes) está mejor desarrollado en la colonia 1, colectada en la Laguna arrecifal, lo cual corresponde con la especie *M. annularis* (*O. annularis*). Por su parte, en las otras colonias tanto de la Laguna como del Frente arrecifal está menos desarrollado lo cual corresponde con la especie *M. faveolata* (*O. faveolata*). Esto se puede observar en las imágenes en alta resolución de los cortes verticales de las colonias de corales.



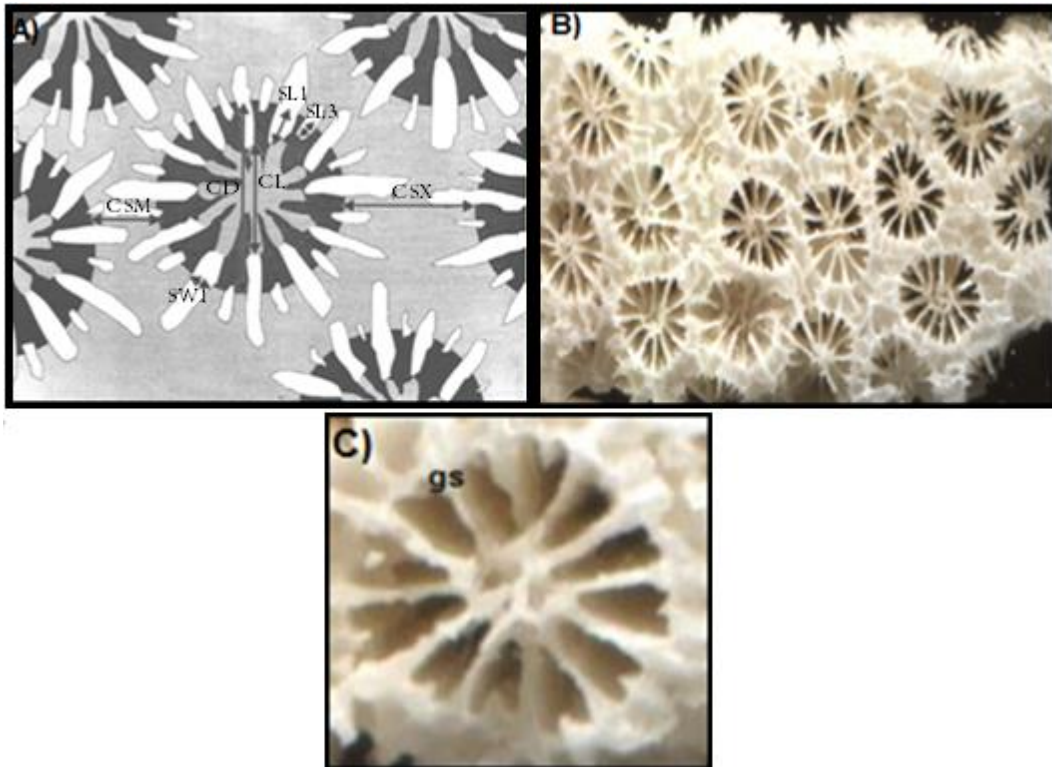


**Fig. 4.12.** A) Acercamiento de un corte vertical de la colonia 1, colectada en el Túnel de Jaguares, en la Laguna arrecifal en donde se observa una distancia mayor entre coralitos, es decir el coenostelo está más desarrollado, lo cual corresponde con *M. annularis* (*O. annularis*) B) Corresponde a un corte vertical de la colonia 4, colectada en el Río Maya en la laguna arrecifal, el coenostelo está menos desarrollado consistente con los datos reportados para la especie *O. faveolata*.

### Grosor de los septos y empaquetamiento de coralitos

Se observó que los septos son delgados (**Fig. 4.13C**), y que los coralitos están empaquetados cercanamente y a veces excertos de forma desigual (**Fig. 4.13B**), lo cual es consistente con lo reportado para los representantes de la especie *O. faveolata*.





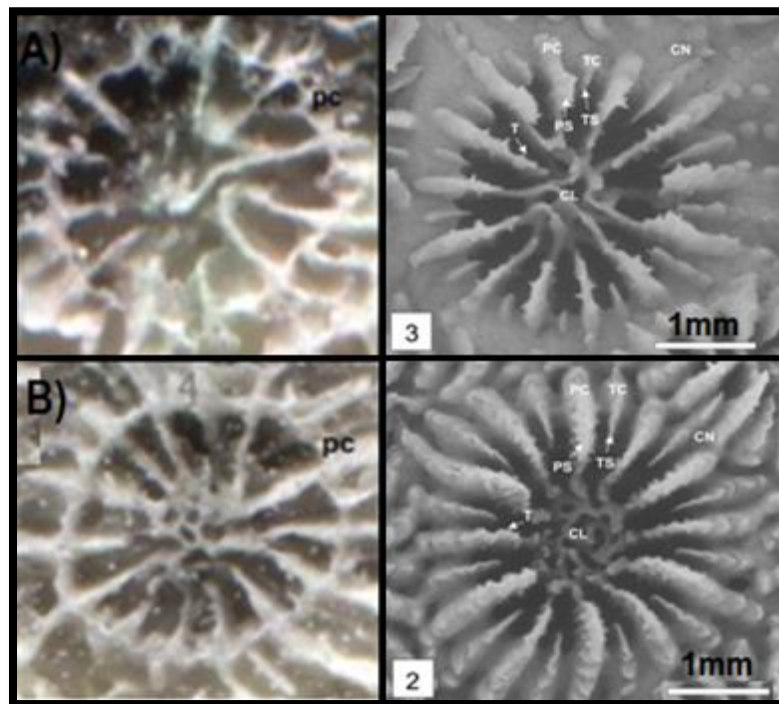
**Fig. 4.13** A) se presentan algunas de las estructuras que se miden en coralitos individuales, las cuales ayudan a la identificación de especies de corales. **CD**, diámetro del cálize; **CL**, diámetro de la columela; **SL1**, long del septo primario; **SW1**, ancho del septo primario; **SL3**, long. del septo terciario; **CSM**, distancia de la pared al cálize más cercano; **CSX**, distancia de la pared al cálize vecino más lejano (Weil & Knowlton, 1994). **B)** acercamiento de un corte vertical de la colonia 4, obtenida del Sitio 2 (Rio Maya) de la Laguna arrecifal, en donde se observan los coralitos cercanamente empaquetados). **C)** Acercamiento de un coralito de la colonia 4 del Sitio 2 (Rio Maya) de la Laguna arrecifal; se observa el grosor del septo (gs).

### Pared del Coralito y Costosepto

Tanto en las colonias colectadas en la Laguna arrecifal como en las del Frente arrecifal, se observó que la pared de los coralitos es muy delgada, lo cual corresponde con las características de *Orbicella faveolata*, excepto por la colonia 1, colectada en la Laguna arrecifal cuya pared es más gruesa, lo cual indica que esta colonia pertenece a la especie *Orbicella annularis*. Se puede observar que su costosepto tiene extensiones

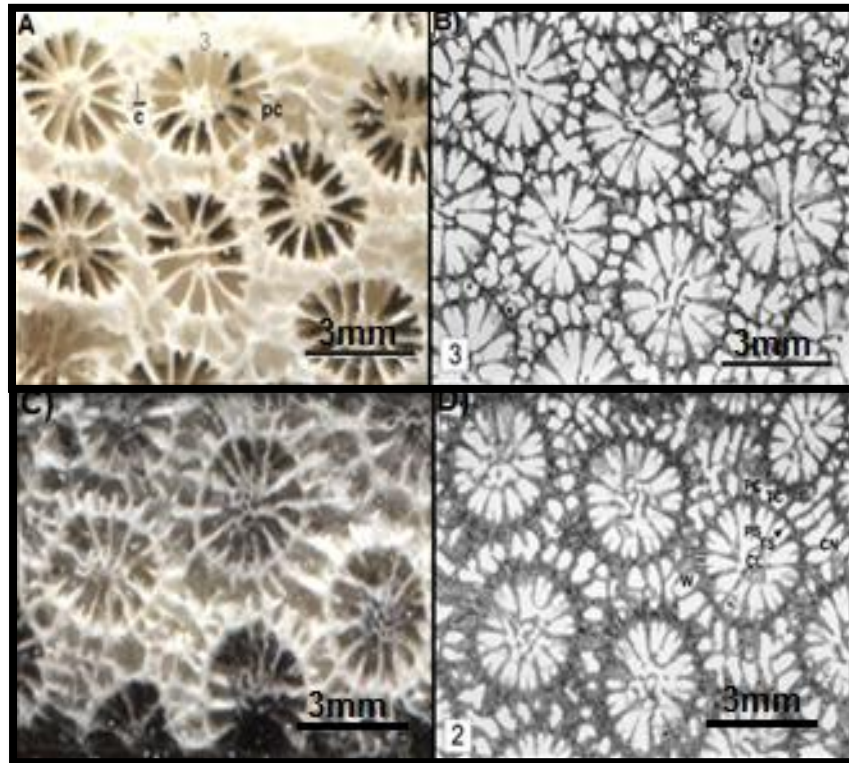


más largas y más prominentes más allá de la pared en comparación con *O. faveolata* y *O. franksii*.



**Fig. 4.14** A) Acercamiento de un coralito erosionado de la colonia 4 fósil, colectada en la Laguna arrecifal para este estudio, en donde se observa que la pared del coralito (pc) es más delgada, correspondiente con la especie *Orbicella faveolata*; B) Muestra un coralito erosionado de la colonia 1 fósil, colectada en la Laguna arrecifal, en donde se observa que la pared del coralito (pc) es más gruesa, correspondiente con la especie *Orbicella annularis*. Las dos imágenes del lado derecho ilustran los coralitos no erosionados correspondientes a cada especie. Tomado de Budd & Klaus (2001).





**Fig. 4.15.** Acercamiento de la **pared del coralito y costosepto** de las tres especies del complejo *M. annularis*. **A)** Se muestra un corte vertical de la colonia 4, obtenida del Sitio 2 (Rio Maya) de la Laguna arrecifal .para este estudio, en donde se observa la pared del coralito (pc), la cual es muy delgada y el costosepto (c), tiene extensiones menos largas y menos prominentes más allá de la pared en comparación con *M. annularis* y *M. franksii*, lo cual corresponde con las características de *M. faveolata*; **B)** Vista de un corte vertical de *M. faveolata*, estudio de Budd & Klauss, 2001; **C)** Se muestra un corte vertical de la colonia 1, obtenida del Sitio 1 (Túnel Jaguares) de la Laguna arrecifal para este estudio, en donde se observa la pared del coralito (pc), la cual es más gruesa y el costosepto (c), tiene extensiones más largas y más prominentes más allá de la pared en comparación con *M. faveolata*, lo cual corresponde a la especie *M. annularis*; **D)** Vista de un corte vertical de *M. annularis* , estudio de Budd & Klauss, 2001; **E)** se muestra la pared y costosepto de *M. franksii*, estudio de Budd & Klauss, 2001.

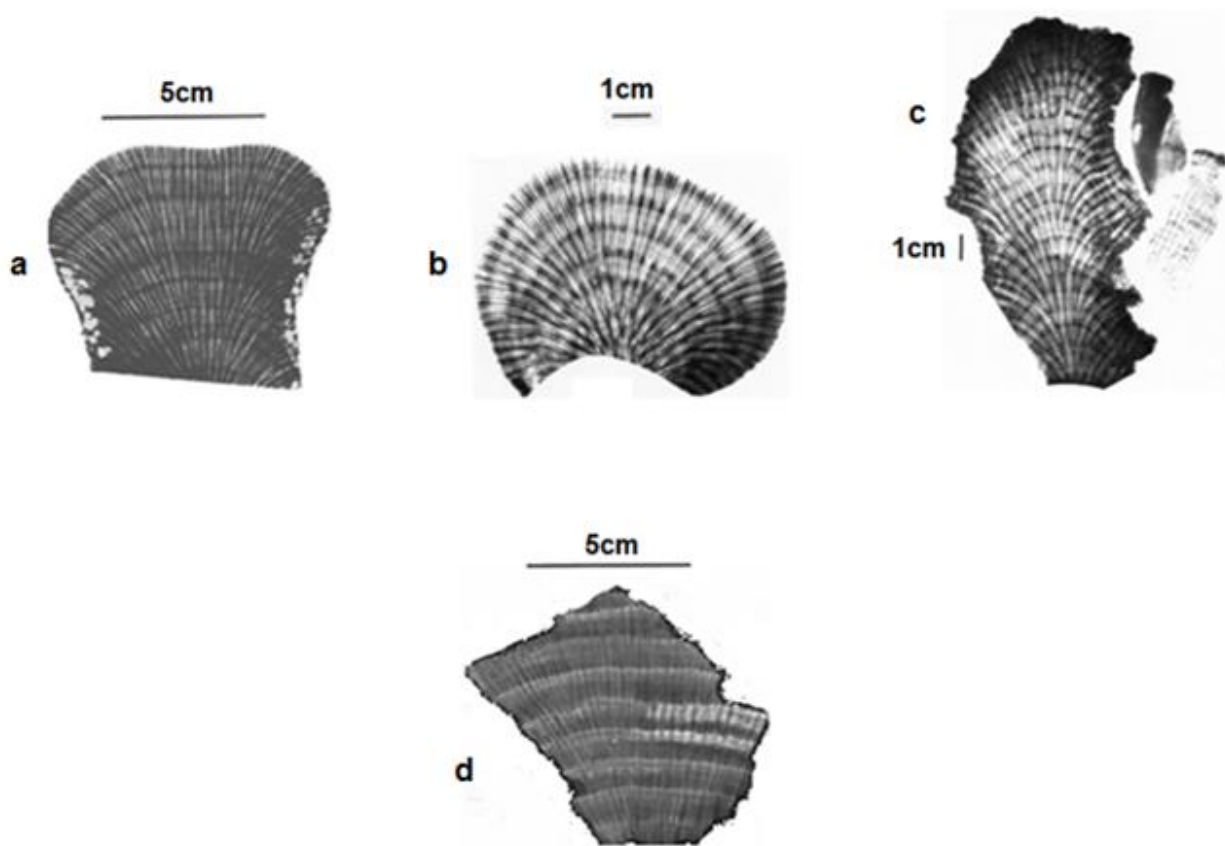




### 4.3 Identificación de acuerdo al patrón de bandeo (Weil & Knowlton, 1994)

El patrón de bandeo observado en las radiografías de rayos-X de las lajas obtenidas de la colonia colectada en el túnel de Jaguares (colonia 1), corresponde con el patrón de bandeo de la especie *Orbicella annularis*. Con un patrón de bandas anuales claras, muy regulares y tracks de crecimiento de los coralitos radiando distalmente,

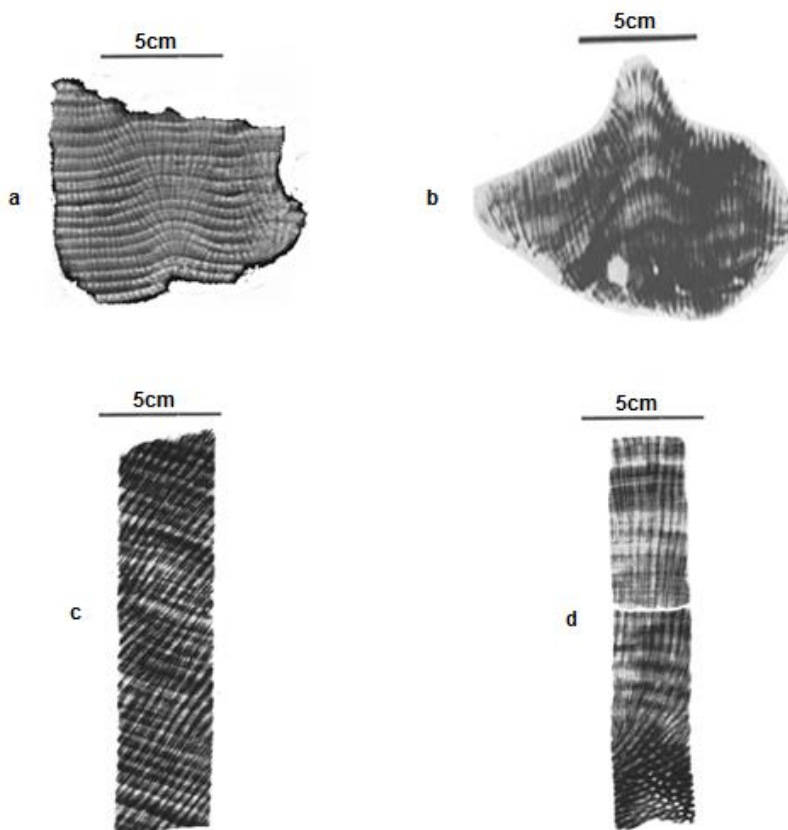
**Fig. 4.16**



**Fig.4.16.** a) Positivos de Radiografías de rayos-X de lajas de colonias de *Orbicella annularis*, en donde se observan las bandas de densidad: **a)** colonia moderna colectado en Costa Rica (Guzmán & Cortez, 1989); **b)** colonia fósil del Pleistoceno, datado en 125,000 años colectada en Colleton, Barbados (Mesolella *et. al.* 1970; **c)** colonia moderna del Caribe (Weber & White, 1976); **d)** colonia 1 fósil colectada en el Túnel de Jaguares, en XCARET (*este estudio*).



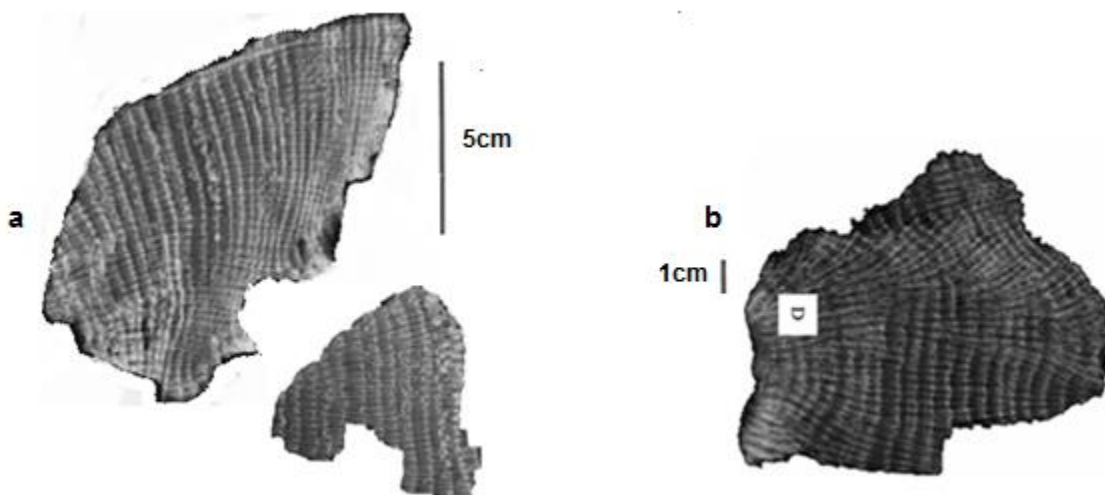
Por su parte en las radiografía de rayos-X de las lajas de colonias colectadas en la Laguna arrecifal excepto la colonia 1 y todas las colonias colectadas en el Frente arrecifal, se observó el patrón de bandeado característico de la especie *O. faveolata*, en donde se presenta un crecimiento muy regular, con bandas anuales claras.



**Fig.4.17.** a) Positivos de Radiografías de rayos-X de lajas de colonias de *Orbicella faveolata*, en donde se observan las bandas de densidad: **a) colonia 3 fósil** colectada en el Rio Maya, en XCARET (*este estudio*). **colonia moderna** colectado en Costa Rica (Guzmán & Cortez, 1989); **b) colonia moderna** colectado en Costa Rica (Guzmán & Cortez, 1989); **c) colonia moderna del Akumal** colectada por Carricart-Ganivet, utilizada para este estudio; **d) colonia moderna del Bahía Chac** colectada por Carricart-Ganivet, utilizada para este estudio



Finalmente, al observar el patrón de bandeo en las radiografías de rayos-X de las lajas de la última colonia colectada en el Rio Maya (colonia 5), se pensó que se podría tratar de la especie *Montastraea franksii*, pues en esta especie, los tracks de coralitos presentan crecimiento irregular generalmente y las bandas anuales son difíciles de distinguir generalmente. Sin embargo, surge la duda al observar el bandeo que se presenta en una especie ya extinta, denominada **columnar**, la cual vivió durante el pleistoceno y pertenece al linaje de especies del complejo *M. annularis*, descrita por Pandolfi *et. al.* (2001, 2002) cuyo patrón de bandeo es más similar al observado en nuestra colonia 5, colectada en el rio Maya. Como se muestra en la siguiente figura.



**Fig.4.18.** a) Positivos de Radiografías de rayos-X de lajas de corales columnares, en donde se observan las bandas de densidad: **a)** colonia 5 fósil del Pleistoceno colectada en el Rio Maya, en XCARET (*este estudio*) **b)** Coral columnar del Pleistoceno, colectado en Barbados (Holcomb *et al.*, 2004).



#### 4.4. PARAMETROS DE CRECIMIENTO

##### **4.4.1 Diferencias en la Tasa de Crecimiento entre las colonias de corales Fósiles de la LAGUNA ARRECIFAL**

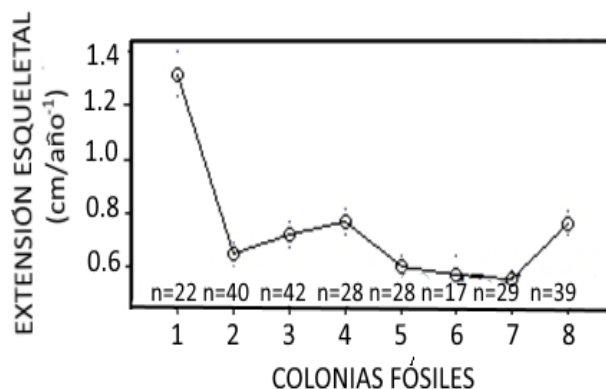
##### **Diferencias de la Tasa de EXTENSION LINEAR (cm/año<sup>-1</sup>) entre las colonias**

Al comparar el valor promedio de extensión linear entre las colonias fósiles de la laguna arrecifal, pudimos determinar que la colonia 1 presento el valor más alto (1.197 cm/año<sup>-1</sup>). Lo cual se observó en los resultados obtenidos mediante las siguientes pruebas estadísticas: la ANOVA de una vía mostro que existían diferencias significativas entre los valores promedio de Extensión Linear ( $p=1.54e-09 < 0.05$ ). Con el TEST de normalidad (Shapiro TEST), fue posible determinar que la mayoría de los residuales de cada grupo de muestreo (colonias) estaban normalmente distribuidos. Posteriormente, con el TEST levene pudimos determinar que las varianzas no fueron homogéneas ( $p=0.0151 < 0.05$ ); por lo que fue necesario realizar la transformación (log+) y posteriormente el TEST levene, el cual demostró que no existían diferencias significativas ( $p=0.1781 > 0.05$ ), con lo cual pudimos validar la ANOVA. Al graficar estos resultados observamos claramente que la colonia 1 es la que presenta el mayor valor promedio de Extensión Linear en comparación con las otras colonias. Con lo cual concluimos que la colonia 1 pertenece a la especie *Montastraea annularis* a diferencia de las otras colonias, las cuales pertenecen a la especie *M. faveolata* (*O. Faveolata*). Lo cual se muestra en la gráfica siguiente:

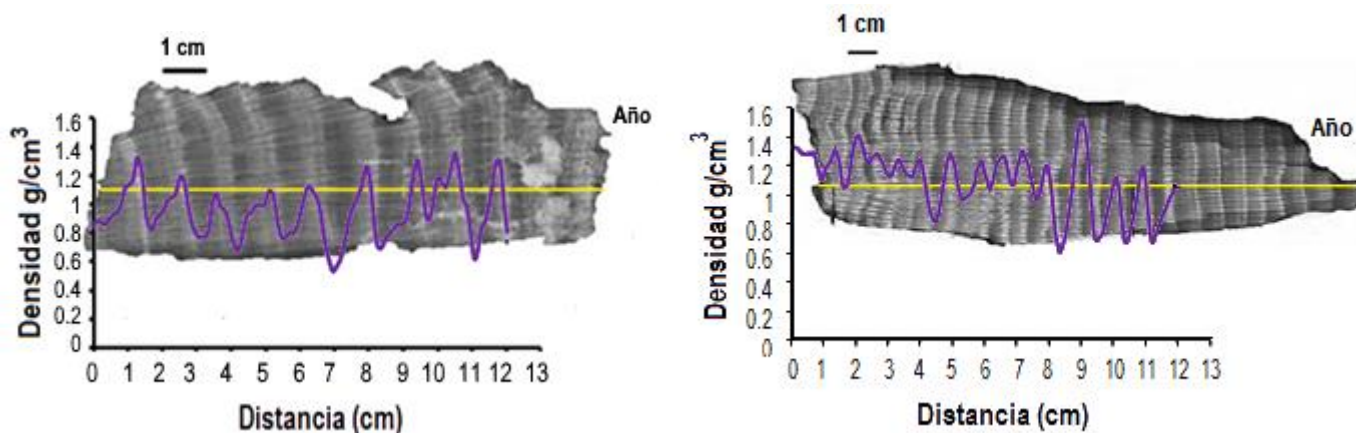


## LAGUNA

### Diferencias de Extensión entre colonias



**Fig.4.19.** Grafica de las medias obtenidas de los valores de Extensión Linear de las colonias de la Laguna arrecifal. Se puede observar que la colonia 1 que corresponde a la especie *O. annularis* presenta el valor de Extensión linear promedio más alto en comparación con el resto de las colonias, las cuales corresponden a la especie *O. faveolata*.



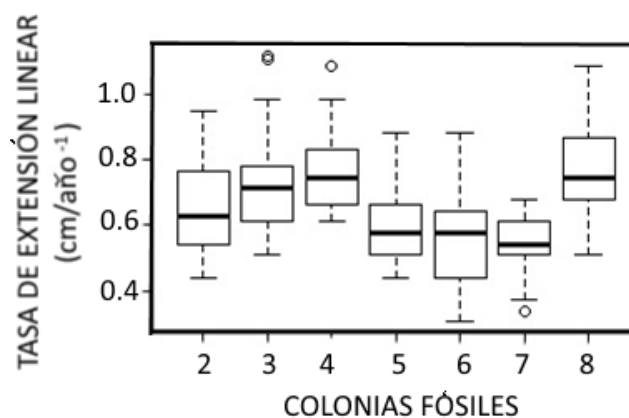
**Fig. 4.20.** Se muestran las diferencias en los perfiles de densitometría entre *O. annularis* y *O. faveolata*. **A)** Perfil de densitometría de una laja de la colonia 1, perteneciente a la especie *Orbicella annularis*, con promedio de Extensión linear de 1.197 (cm/año<sup>-1</sup>); **B)** Perfil de densitometría de la colonia 4, colectada en el Rio Maya (sitio 2), pertenece a la especie *Orbicella Faveolata (Orbicella faveolata)*, con un valor de extensión linear promedio de 0.75.



## **Diferencias en los parámetros de Crecimiento entre las colonias de corales Fósiles de la LAGUNA ARRECIFAL eliminando la Colonia 1**

### **Tasa de Extensión Linear (cm/año<sup>-1</sup>)**

Los resultados obtenidos mediante las pruebas estadísticas realizadas para determinar si existían diferencias entre los valores promedio de la Tasa de Extensión Linear entre las colonias fósiles 2 - 8 colectadas en la Laguna arrecifal fueron los siguientes: la ANOVA de una vía mostro que no existían diferencias significativas ( $p=0.717 > 0.05$ ). Con el TEST de normalidad (Shapiro TEST), fue posible observar que la mayoría de los residuales de cada grupo de muestreo (colonias) presentaban normalidad. Posteriormente, con el TEST levene pudimos determinar que las varianzas fueron homogéneas ( $p=0.0985 > 0.05$ ). Con lo cual validamos la ANOVA, la cual mostro que no existen diferencias significativas entre los valores promedio de Extensión Linear de estas colonias, como se muestra en la gráfica.



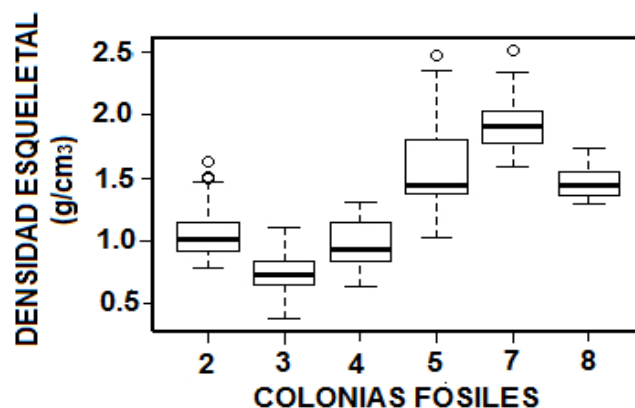
**Fig. 4.21.** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de las tasas de extensión linear de las colonias de corales fósiles de la **Laguna arrecifal** sin incluir a la colonia 1. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.



### **Diferencias en la Densidad (g/cm<sup>3</sup>)**

En las pruebas estadísticas realizadas para determinar si existían diferencias entre los valores promedio de Densidad entre las colonias fósiles 2-8 (eliminando la colonia 6 debido a que esta no presentó contenido de aragonita) colectadas en la Laguna arrecifal, obtuvimos los siguientes resultados: la ANOVA de una vía mostró que existían diferencias significativas ( $p = 2e-16 < 0.05$ ). El TEST Shapiro, mostró que la mayoría de los residuales de las colonias están normalmente distribuidos. Al realizar el TEST Levene, pudimos determinar que las varianzas no fueron homogéneas ( $p = 1.087e-06 < 0.05$ ). Por lo que fue necesario hacer las siguientes transformaciones (log+, raíz cuadrada, transformación inversa  $1/(X + 0.5)$ ). Sin embargo, estas transformaciones no funcionaron. Por lo que fue necesario hacer una prueba no paramétrica Kruskal-Wallis ( $p < 2.2e-16 < 0.05$ ); la cual mostró que hay diferencias significativas. Posteriormente se realizó el test Tukey para ver entre qué colonias se presentaban estas diferencias. Sin embargo, el Post Hoc no mostró diferencias significativas entre los valores promedio de densidad de las colonias, debido a que esta prueba es menos ponderosa que el Kruskal Wallis al estar ajustada para hacer comparaciones múltiples. Sin embargo, en la gráfica podemos ver que las diferencias se presentan en las colonias 2, 3 y 4 con la colonia 7; así como de las colonias 3 y 4 con respecto a la colonia 8.





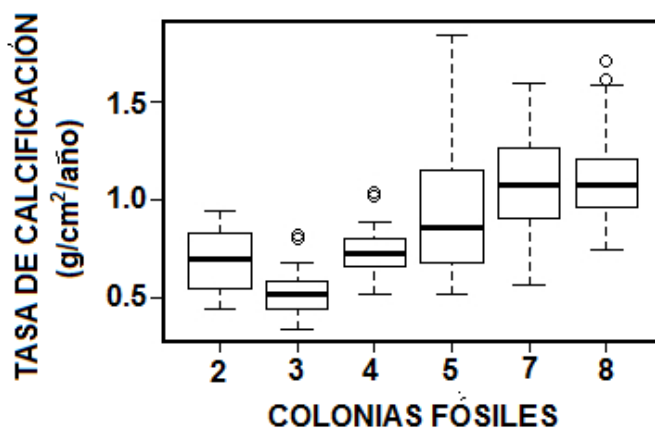
**Fig. 4.22** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de la densidad ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ) de las colonias de corales fósiles de la Laguna arrecifal sin incluir a la colonia 1. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.

### Diferencias en la Tasa de Calcificación ( $\text{g}/\text{cm}^2/\text{año}^{-1}$ )

Mediante los resultados obtenidos al realizar las pruebas estadísticas para determinar si existían diferencias significativas en los valores promedio de la Tasa de Calcificación entre las colonias fósiles 2 - 8 colectadas en la Laguna arrecifal observamos que: la ANOVA de una vía mostro diferencias significativas ( $p = <2e-16 < 0.05$ ). Al realizar el TEST de normalidad Shapiro TEST, observamos que la mayoría de los residuales de las colonias presentó normalidad. Con el TEST leve ne pudimos determinar que las varianzas no fueron homogéneas ( $p = 3.538e-10 < 0.05$ ). Por lo que fue necesario hacer las transformaciones ( $\log+$ , raíz cuadrada, transformación inversa  $1/(X + 0.5)$ ). Sin embargo, las transformaciones no funcionaron y fue necesario hacer una prueba no paramétrica Kruskal-Wallis ( $p = < 2.2e-16 < 0.05$ ), la cual mostro que existen diferencias significativas. Sin embargo, al aplicar el test Tukey no se observaron diferencias significativas entre las colonias debido a que esta prueba es menos ponderosa que el Kruskal Wallis al estar ajustada para hacer comparaciones múltiples. Sin embargo, en la gráfica observamos diferencias entre las colonias 3 y 8.







**Fig. 4.23.** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de la Tasa de Calcificación ( $\text{g/cm}^2/\text{año}^{-1}$ ) de las colonias de corales fósiles de la **Laguna arrecifal** sin incluir a la colonia 1. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.

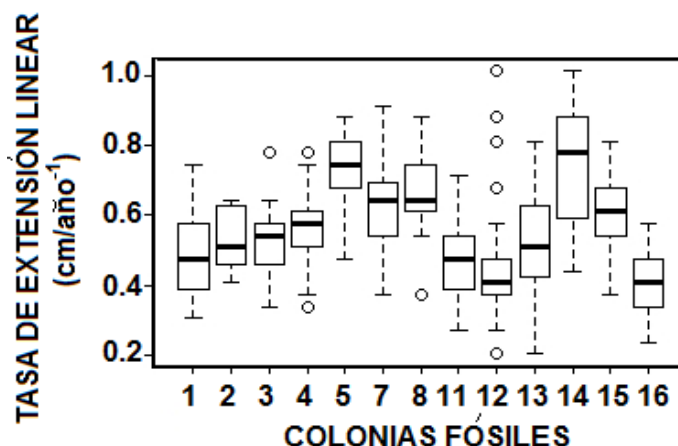
### Diferencias en la Tasa de Crecimiento entre las colonias de corales Fósiles del FRENTE ARRECIFAL

#### Diferencias en la Tasa de Extensión Linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ )

En las pruebas estadísticas realizadas para determinar si existían diferencias en los valores promedio de Extensión Linear entre las colonias fósiles colectadas en el Frente arrecifal: la ANOVA de una vía mostro diferencias significativas ( $p= 0.000147 < 0.05$ ). Con el TEST Shapiro, fue posible observar que la mayoría de los residuales de las colonias estaban normalmente distribuidos. Posteriormente, con el TEST levene pudimos determinar que las varianzas no fueron homogéneas ( $p= 0.01797 < 0.05$ ) y fue necesario hacer transformaciones ( $\log+$ , raíz cuadrada, transformación inversa  $1/(X + 0.5)$ ). Sin embargo, las transformaciones no funcionaron por lo que se realizó una prueba no paramétrica Kruskal-Wallis ( $p=< 2.2\text{e-}16 < 0.05$ ), la cual mostro que hay diferencias significativas. Posteriormente, el test Tukey no mostro diferencia significativas entre las colonias debido a que esta prueba es menos ponderosa que el Kruskal Wallis al estar



ajustada para hacer comparaciones múltiples. Aunque los resultados muestran que existen diferencias, en la gráfica tampoco se observaron diferencias significativas en la tasa de Extensión Linear entre las colonias de corales.



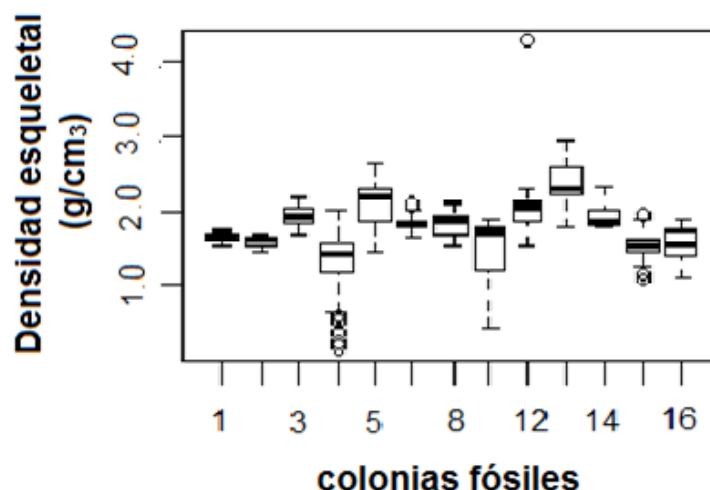
**Fig. 4.24.** Gráfica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de las tasas de extensión linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ ) de las colonias de corales fósiles del **Frente arrecifal**. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.

### Diferencias en la Densidad ( $\text{g/cm}_3$ )

Los resultados obtenidos mediante las pruebas estadísticas realizadas para determinar si existían diferencias en los valores promedio de Densidad entre las colonias fósiles colectadas en el Frente arrecifal fueron los siguientes: la ANOVA de una vía no mostro diferencias significativas ( $p = 0.0765 > 0.05$ ). Al aplicar el TEST de normalidad Shapiro, fue posible observar que la mayoría de los residuales de las colonias presentan normalidad. Sin embargo, el TEST leve ne mostro que las varianzas no eran homogéneas ( $p = 1.512e-11 < 0.05$ ). Por lo que fue necesario hacer transformaciones ( $\log+$ , raíz cuadrada, transformación inversa  $1/(X + 0.5)$ ). Sin embargo, estas no funcionaron por lo que fue necesario hacer una prueba no paramétrica Kruskal-Wallis ( $p < 2.2e-16 < 0.05$ ),



mostrando que hay diferencias significativas. Posteriormente se realizó el test Tukey para ver entre que colonias había diferencias. Sin embargo el Post Hoc no mostro diferencias significativas. Sin embargo en la gráfica y en la prueba Kruskal Wallis, se observan diferencias entre las colonias 1 y 2 con la 13 y 14; la colonia 2 con la 3.



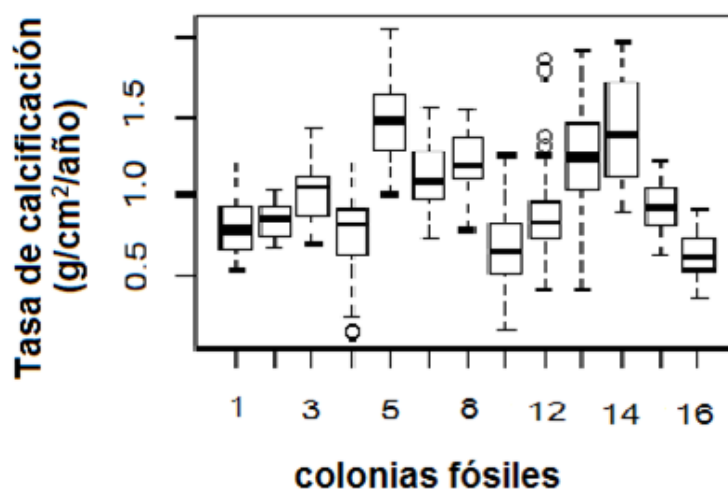
**Fig. 4.25.** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de la densidad ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ) de las colonias de corales fósiles del **Frente arrecifal**. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.

#### **Diferencias en la Tasa de Calcificación ( $\text{g}/\text{cm}^2/\text{año}^{-1}$ )**

Los resultados obtenidos mediante las pruebas estadísticas realizadas para determinar si existían diferencias en los valores promedio de la Tasa de Calcificación entre las colonias fósiles colectadas en el Frente arrecifal: la ANOVA de una vía no mostro diferencias significativas ( $p = 0.087 > 0.05$ ). Con el TEST de normalidad Shapiro, fue posible observar que la mayoría de los residuales de las colonias estaban normalmente distribuidos. Posteriormente, con el TEST leve pudimos determinar que las varianzas no fueron homogéneas ( $p = 0.0002178 < 0.05$ ). Por lo que fue necesario hacer transformaciones ( $\log+$ , raíz cuadrada, transformación inversa  $1/(X + 0.5)$ ). Sin embargo estas transformaciones no funcionaron por lo que fue necesario hacer una prueba no



paramétrica Kruskal-Wallis ( $p < 2.2e-16 < 0.05$ ), el cual mostro que hay diferencias significativas. Posteriormente se realizó el test Tukey para ver entre que colonias había diferencias. Sin embargo el Post Hoc no mostro diferencia significativas debido a que esta prueba es menos ponderosa que el Kruskal Wallis al estar ajustada para hacer comparaciones múltiples. Sin embargo al observar la gráfica no se perciben diferencias entre las colonias.



**Fig. 4.26** Grafica en donde se muestra la dispersión de los grupos de datos de la Tasa de Calcificación ( $\text{g/cm}^2/\text{año}^{-1}$ ) de las colonias de corales fósiles del **Frente arrecifal**. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.

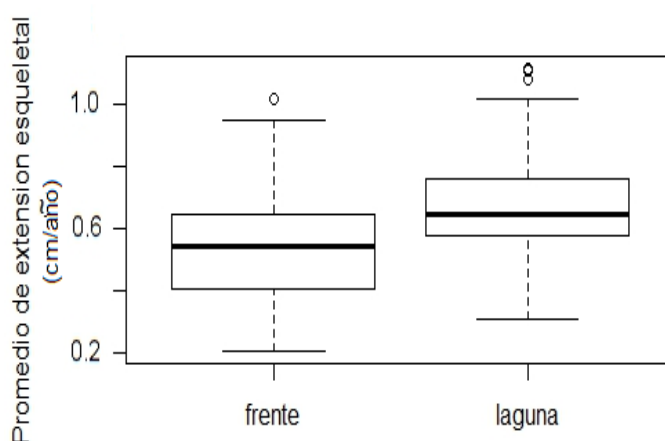
#### 4.4.2 Diferencias en la Tasa de Crecimiento entre los corales Fósiles del FRENTE con los de la LAGUNA ARRECIFAL

##### Diferencias en la Tasa de Extensión Linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ )

Los resultados obtenidos en la prueba t realizada con los datos de Extensión Linear de las colonias de corales del Frente vs los de la Laguna arrecifal, mostraron que hay diferencias significativas en los valores promedio de extensión linear entre el Frente y la Laguna, los cuales son de 0.53 y 0.67, respectivamente ( $p < 2.2e-16$  menor de 0.05). Los resultados del TEST Shapiro-Wilk mostraron que las muestras no tenían distribución normal por lo que se realizaron transformaciones (log+, raíz cuadrada), lo cual no



normalizo los datos de las muestras por lo que se tuvo que realizar una prueba no paramétrica (transformación inversa  $1/(X + 0.5)$ ). Sin embargo, esta transformación tampoco funcionó, por lo cual se realizó un Mann-Whitney U Test, el cual demostró que existen diferencias significativas ( $p = < 2.2e-16$ ) entre el promedio de extensión linear de los corales del Frente con el promedio de la Laguna, **Fig. 4.27**



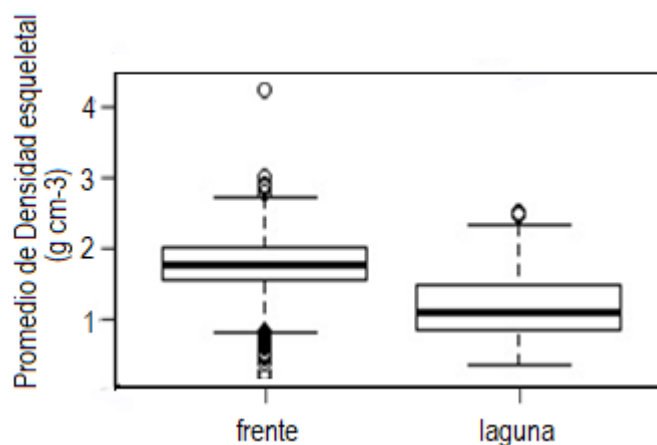
**Fig.4.27.** En la gráfica se observan diferencias significativas en el promedio de la Tasa de extensión Linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ ) entre los corales fósiles del Frente y la Laguna arrecifal ( $p = 2.2e-16 < 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Siendo los corales del Frente los que mostraron valores de densidad promedio menores en comparación con los de la Laguna arrecifal.

### Diferencias en la Densidad ( $\text{g/cm}_3$ )

La prueba de t realizada con los datos de densidad de los corales del Frente vs los de la Laguna, mostro que existen diferencias significativas entre la densidad promedio de los corales del Frente con los de la Laguna arrecifal (1.79 y 1.22 respectivamente) ( $p = < 2.2e-16$  menor de 0.05). Con el TEST Shapiro-Wilk se demostró que las muestras no tenían distribución normal. Sin embargo, ni las transformaciones ( $\log+1$ , raíz cuadrada) ni la prueba no paramétrica (transformación inversa  $1/(X + 0.5)$ ) normalizaron los datos de las muestras, por lo que se aplicó un Mann-Whitney U Test, mostrando diferencias



significativas ( $p= 2.2e-16 < 0.05$ ) entre los valores de densidad promedio de la Laguna con los del Frente. Lo cual se ilustra en la figura.

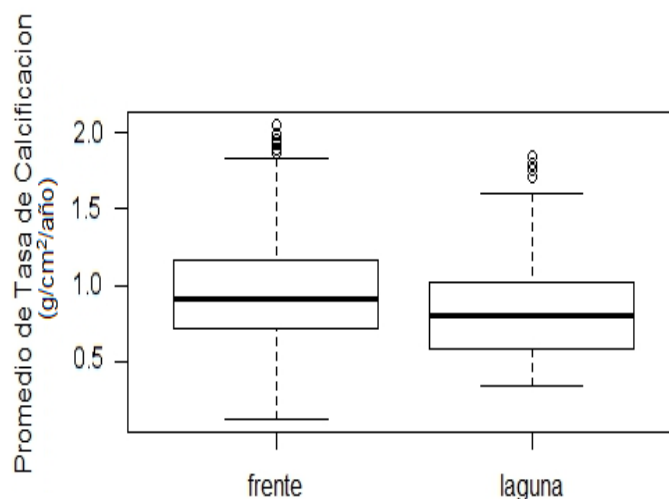


**Fig.4.28.** Se observan diferencias significativas en el promedio de la Densidad ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ) entre los corales del Frente y la laguna arrecifal ( $p= < 2.2e-16$  menor de 0.05, Mann-Whitney U Test). Siendo las colonias de corales del Frente las que mostraron valores de densidad promedio mayores en comparación con los de la Laguna.

### Diferencias en la Tasa de Calcificación ( $\text{g}/\text{cm}^2/\text{año}^{-1}$ )

La prueba de t realizada con los datos de Tasa de calcificación de los corales del Frente vs los de la Laguna arrecifal, mostro que existen diferencias significativas entre sus valores promedio, los cuales fueron de 0.95 y 0.83 respectivamente ( $p= 9.722e-05 < 0.05$ ). Con el TEST Shapiro-Wilk se demostró que las muestras no tenían distribución normal. Sin embargo, ni las transformaciones ( $\log+1$ , raíz cuadrada) ni la prueba no paramétrica normalizaron los datos de las muestras, por lo que se aplicó un Mann-Whitney U Test, mostrando diferencias significativas ( $p= 5.955e-05 < 0.05$ ) entre los valores de Tasa de Calcificación promedio de la Laguna con los del Frente. Lo cual se ilustra en la figura





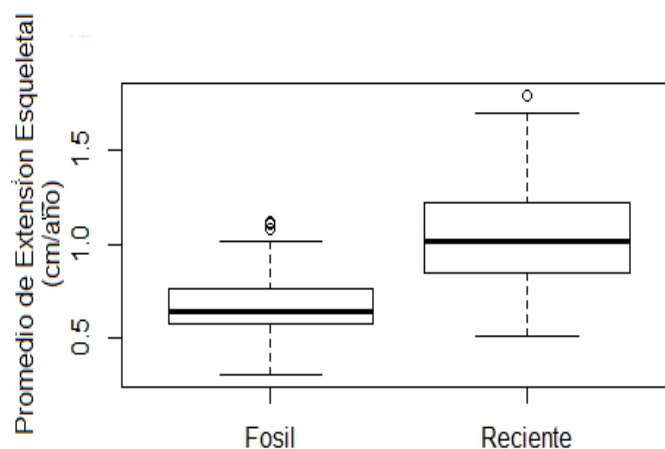
**Fig.4.29** En la gráfica se observan diferencias significativas en el promedio de la Tasa de Calcificación ( $\text{g/cm}^2/\text{año}^{-1}$ ) entre los corales del Frente arrecifal y la Laguna arrecifal ( $p= 5.955\text{e-}05 < 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Siendo las colonias de corales del Frente las que mostraron los valores de calcificación promedio mayores en comparación con los de la Laguna arrecifal.

#### 4.4.3 Comparación de la Tasa de Crecimiento de los corales Fósiles con los Recientes obtenidos de la Laguna arrecifal

##### Extensión Linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ )

Los resultados de la prueba de t, de los datos de Extensión Linear de los corales Fósiles vs los Recientes, mostraron que hay diferencias significativas al comparar sus valores promedio (0.67 y 1.03, respectivamente) ( $p= 9.224\text{e-}06 < 0.05$ ). Posteriormente, se realizó la prueba de normalidad TEST Shapiro-Wilk, observándose normalidad en los datos de corales Recientes pero no en los Fósiles. Por lo que se realizó una transformación ( $\log+$ , raíz cuadrada), lo cual no normalizó los datos de las muestras de los corales Fósiles. Por lo cual se tuvo que realizar una prueba no paramétrica (transformación inversa  $1/(X + 0.5)$ ), la cual normalizó los datos de las muestras. Posteriormente el TEST Levene mostró que las muestras no tenían varianzas homogéneas ( $p= 5.06\text{e-}07 < 0.05$ ). Finalmente, la prueba de t demostró que hay diferencias significativas ( $p= 9.224\text{e-}06 < 0.05$ ) entre el promedio de extensión linear de los corales Recientes con los de los Fósiles, **Fig.6.30**.





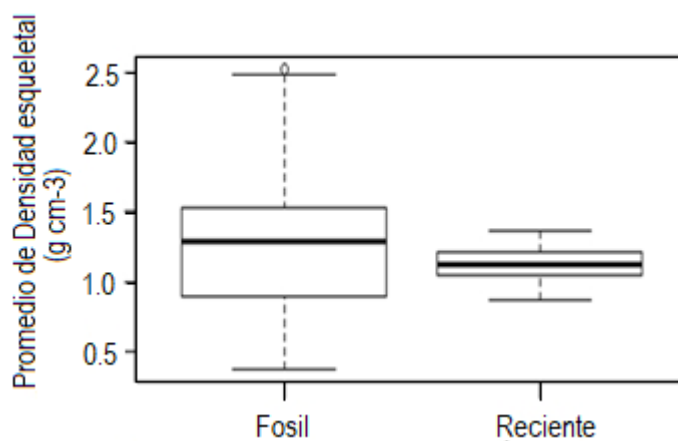
**Fig.4.30.** En la figura se observan diferencias significativas en el promedio de la Tasa de extensión Linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ ) entre los corales Fósiles y Recientes ( $p= 9.224\text{e-}06 < 0.05$ , prueba de t). Siendo los corales Fósiles de la laguna arrecifal los que mostraron valores de Extensión Linear promedio menores en comparación con los Recientes del mismo ambiente arrecifal.

### Densidad ( $\text{g/cm}_3$ )

La prueba de t realizada con los valores de densidad de los corales fósiles vs Recientes, mostro que existen diferencias significativas entre la densidad promedio de los corales Fósiles con los Recientes, cuyos valores fueron de 1.26 y 1.12 respectivamente ( $p= 0.002274 < 0.05$ ). El TEST Shapiro-Wilk mostro que solo los datos de las muestras de corales recientes tenían distribución normal. Sin embargo, las transformaciones (log+1, raíz cuadrada) normalizaron solo las muestras de los corales Recientes. Dado que con la prueba no paramétrica tampoco fue posible normalizar los datos de las muestras de los corales fósiles, se aplicó un Mann-Whitney U Test, el cual mostro que no hay diferencias significativas ( $p= 0.2467 > 0.05$ ) entre los valores de densidad promedio de los corales Fósiles con los Recientes. Lo cual se ilustra en la figura.





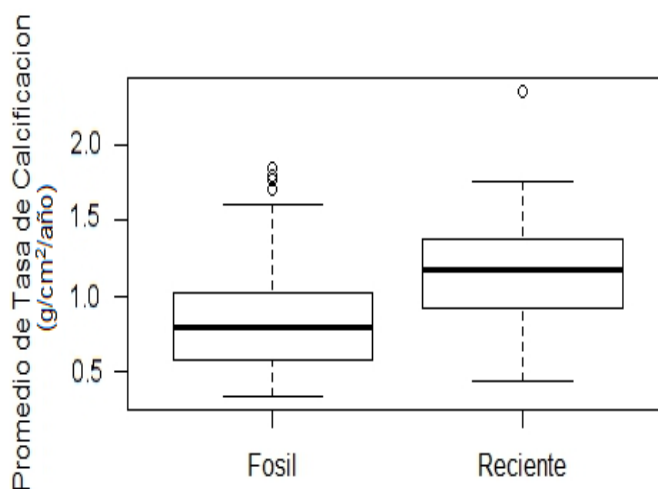


**Fig. 4.31.** En la gráfica no se observa Diferencias significativas en el promedio de la Densidad ( $\text{g/cm}^3$ ) entre los corales Fósiles y los Modernos de la laguna arrecifal ( $p= 0.2467 > 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Sin embargo, los corales Fósiles mostraron valores de densidad promedio ligeramente mayores que los Recientes.

### Calcificación ( $\text{g/cm}^2/\text{año}^{-1}$ )

La prueba de t realizada con los datos de la Tasa de calcificación de los corales Fósiles vs los Recientes, mostro que existen diferencias significativas, presentando valores promedio de 0.83 y 1.16 respectivamente ( $p= 0.0006061 < 0.05$ ). El TEST Shapiro-Wilk mostro que las muestras fósiles no tenían distribución normal. Sin embargo, ni las transformaciones ( $\log+1$ , raíz cuadrada) ni la prueba no paramétrica normalizaron los datos de las muestras Fósiles, por lo que se aplicó un Mann-Whitney U Test, el cual mostro diferencias significativas ( $p= 6.139\text{e-}05 < 0.05$ ) entre los valores de Tasa de calcificación promedio de los corales Fósiles con los Recientes. Lo cual se ilustra en la figura.





**Fig. 4.32.** En la gráfica se observan diferencias en el promedio de la Tasa de Calcificación ( $\text{g}/\text{cm}^2/\text{año}^{-1}$ ) entre los corales Fósiles en comparación con los de Recientes de la Laguna arrecifal ( $p=6.139\text{e-}05 < 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Los corales de Fósiles mostraron valores de calcificación promedio menores que los Recientes.

## ANEXO

**Tabla 4.5.** Determinación del Contenido de Aragonita por medio de la técnica utilizada para teñir minerales de carbonato (solución de Feigl).

COLONIA	AMBIENTE ARRECIFAL	SITIO DE COLECTA	COORDENADAS	ALTURA (PROFUNDIDAD hasta la cabeza del coral (m))	FECHA DE COLECTA	CONTENIDO DE ARAGONITA
1	Laguna	Túnel Jaguares	20°34'44.07" N; 87°07'14.87" W	2.25 m	30/01/2012	Si
2	Laguna	Rio Maya (sitio 1)	20°34'44.32" N; 87°07'17.69" W	0.70 m	10/02/2012	S



3	Laguna	Rio Maya (sitio 2)	" "	0.92 m	02/03/2012	Si
4	Laguna	Rio Maya (sitio 2)	" "	0.93 m	02/03/2012	Si
5	Laguna	Rio Maya (sitio 4)	" "	1.46 m	20/04/2012	Si
6*	Laguna	Túnel Caracol (sitio 3)	20°34'47.23" N; 87°07'11.18" W	1.19	09/02/2013	NO
7	Laguna	Túnel Caracol (sitio 3)	" "	1.33	09/02/2013	Si
8	Laguna	Túnel Caracol (sitio 3)	" "	2.17		Si
1	Frente arrecifal	sitio 1	20°34'40.85" N; 87°07'11.94" W	0.84	01/10/2012	Si
2	Frente arrecifal	sitio 2	20°34'44.73" N; 87°07'04.98" W	1.24	05/10/2012	Si
3	Frente arrecifal	sitio 2	20°34'44.73" N; 87°07'04.98" W	0.55	05/10/2012	Si
4	Frente arrecifal	sitio 2	20°34'44.73" N; 87°07'04.98" W	0.59	05/10/2012	Si
5	Frente arrecifal	sitio 3	20°34'44.53" N; 87°07'04.93" W	0.99	05/10/2012	Si



6	Frente arrecifal	sitio 3	20°34'44.53" N; 87°07'04.93" W	0.83	05/10/2012	Si
7	Frente arrecifal	sitio 3	20°34'44.53" N; 87°07'04.93" W	0.25		Si
8	Frente arrecifal	sitio 4	20°34'44.37" N; 87°07'05.03" W	0.68	05/10/2012	Si
9	Frente arrecifal	sitio 4	20°34'44.37" N; 87°07'05.03" W	34 cm	05/10/2012	NO
10	Frente arrecifal	límite del parque sitio 7	20°34'36.70" N; 87°07'14.54" W	Cerca del nivel del mar (zona intermareal)	05/10/2012	NO
11	Frente arrecifal	límite del parque sitio 7	20°34'36.70" N; 87°07'14.54" W	Cerca del nivel del mar (zona intermareal)	05/10/2012	Si
12	Frente arrecifal	límite del parque sitio 7	20°34'36.70" N; 87°07'14.54" W	Cerca del nivel del mar (zona intermareal)	05/10/2012	Si
13	Frente arrecifal	sitio 1	20°34'40.85" N; 87°07'11.94" W		09/02/13	Si
14	Frente arrecifal	sitio 1	20°34'40.85" N;		09/02/13	Si



			87°07'11.94" W		
15	Frente arrecifal	sito 6	20°34'43.88" N; 87°07'05.42" W	09/02/13	Si
16	Frente arrecifal	sito 5	20°34'44.24" N; 87°07'05.24" W	09/02/13	Si

**Tabla.4.6** Parámetros de crecimiento obtenidos por medio de la técnica de densitometría óptica para las colonias fósiles colectadas en la Laguna arrecifal.

LAJA	SITIO	AMBIENTE ARRECIFAL y COLONIA	Profundidad	TASA DE EXTENSION LINEAR (cm/año <sup>-1</sup> )	DENSIDAD (g/cm <sub>3</sub> )	TASA DE CALCIFICACION (g cm <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )	ESPECIE	TIPO
P2	1 Túnel Jaguares XCARET	Laguna 1	2.25 m	1.31 (1.05-1.66)	0.99 (0.88-1.31)	1.28 (0.97-1.46)	<i>O. annularis</i>	fósil
P5				1.37 (1.19-1.69)	0.88 (0.79-0.96)	1.21 (1.00-1.53)		
P1				1.28 (0.98-1.56)	0.84 (0.75-0.99)	1.08 (0.80-1.28)		
A1	2 Rio Maya XCARET	Laguna 2	0.70 m	0.60 (0.44-0.78)	1.30 (0.91-1.63)	0.77 (0.55-0.95)	<i>O faveolata</i>	fósil
B1				0.76 (0.54-0.95)	1.00 (0.85-1.16)	0.76 (0.58-0.91)		
I				0.56 (0.44-0.71)	0.90 (0.78-1.08)	0.50 (0.45-0.66)		



la	<b>2</b> Rio Maya XCARET	Laguna <b>3</b>	0.92 m	0.69 (0.51-1.11)	0.73 (0.46-0.98)	0.49 (0.34-0.60)	<i>O.</i> <i>faveolata</i>	fósil
lb				0.81 (0.61-1.12)	0.79 (0.51-1.10)	0.62 (0.44-0.82)		
IIa				0.71 (0.54-0.81)	0.79 (0.68-0.94)	0.55 (0.43-0.67)		
IIb				0.73 (0.58-0.91)	0.61 (0.38-0.82)	0.43 (0.34-0.53)		
<b>A1</b>	<b>2</b> Rio Maya XCARET	Laguna <b>4</b>	0.93 m	0.75 (0.61-0.98)	1.09 (0.85-1.30)	0.81 (0.67-1.03)	<i>O.</i> <i>faveolata</i>	fósil
<b>B1</b>				0.78 (0.64-1.08)	0.86 (0.64-1.05)	0.66 (0.52-0.89)		
<b>lb</b>	<b>2</b> Rio Maya XCARET	Laguna <b>5</b>	1.46 m	0.55 (0.44-0.75)	1.39 (1.02-1.67)	0.76 (0.52-0.96)	<i>O.</i> <i>faveolata</i>	fósil
<b>IIa</b>				0.71 (0.61-0.88)	2.04 (1.74-2.48)	1.45 (1.44-1.84)		
<b>III</b>	<b>3</b> Túnel caracol XCARET	Laguna <b>6*</b>		0.62			<i>O.</i> <i>faveolata</i>	fósil
<b>II</b>				0.52				



---

I	<b>3</b> Túnel caracol XCARET	Laguna <b>7</b>	0.55 (0.34-0.68)	1.94 (1.59-2.52)	1.07 (0.57-1.59)	<i>O.</i> <i>faveolata</i>	fósil
II			0.56 (0.37-0.68)	1.93 (1.77-2.06)	1.09 (0.69-1.38)		
I	<b>3</b> Túnel caracol XCARET	Laguna <b>8</b>	0.73 (0.58-0.95)	1.51 (1.34-1.73)	1.10 (0.93-1.38)	<i>O.</i> <i>faveolata</i>	fósil
III			0.72 (0.51-0.85)	1.38 (1.29-1.45)	0.98 (0.75-1.18)		
III. 1			0.90 (0.71-1.08)	1.59 (1.38-1.69)	1.42 (1.11-1.71)		

---



**Tabla.4.7** Parámetros de crecimiento obtenidos por medio de la técnica de densitometría óptica para las colonias fósiles colectadas en el Frente arrecifal.

LAJA	SITIO	AMBIENTE ARRECIFAL Y COLONIA	PROFUNDIDAD (m)	Tasa de Extensión Linear	Densidad	Tasa de Calcificación	Especie	TIPO
I	1 XCARET	Frente 1(1)	0.84	0.49 * (0.30-0.75)	1.68 (1.56-1.76)	0.81 (0.53-1.23)	<i>O. faveolata</i>	fósil
I	1 XCARET	Frente 2(1)	1.24	0.53 (0.41-0.64)	1.61 (1.46-1.71)	0.85 (0.73-1.02)	<i>O. faveolata</i>	fósil
I	1 XCARET	Frente 2(2)	0.55	0.52 (0.34-0.78)	1.94 (1.71-2.19)	1.01 (0.70-1.43)	<i>O. faveolata</i>	fósil
laja 1B	1 XCARET	Frente 2(3)	0.59	0.57 (0.41-0.71)	0.72 (0.21-1.19)	0.41 (0.12-0.81)	<i>O. faveolata</i>	fósil
laja 2B				0.59 (0.51-0.64)	1.43 (1.37-1.57)	0.84 (0.72-0.96)		fósil
laja 5B				0.56 (0.34-0.78)	1.62 (1.33-2.02)	0.89 (0.58-1.23)		
laja I	2 XCARET	Frente 3(1)	0.99	0.72 (0.47-0.88)	2.35 (2.18-2.64)	1.67 (1.25-2.06)	<i>O. faveolata</i>	fósil
laja II				0.73 (0.64-0.85)	1.77 (1.48-2.02)	1.29 (1.01-1.53)		





I	2 XCARET	Frente 4(1)	0.83	0.29 * (0.20-0.44)	2.49 (2.14-3.03)	0.71 (0.53-0.94)	<i>O. faveolata</i>	fósil
laja I	2 XCARET	Frente 4(2)		0.65 (0.51-0.91)	1.81 (1.70-1.92)	1.18 (0.97-1.55)	<i>O. faveolata</i>	fósil
laja II				0.61 (0.37-0.91)	1.85 (1.70-2.09)	1.11 (0.74-1.56)		
Laja IIb	2 XCARET	Frente 5(1)	0.25	0.65 (0.37-0.81)	1.94 (1.81-2.11)	1.15 (0.78-1.54)	<i>coral columnar</i>	fósil
laja IIIb				0.69 (0.54-0.88)	1.67 (1.55-1.76)	1.15 (0.90-1.40)		
Laja Ib	2 XCARET	Frente 7(2)	0.34 cm	0.44 (0.27-0.71)	1.81 (1.70-1.91)	0.80 (0.48-1.26)	<i>O. faveolata</i>	fósil
laja IIIb	2 XCARET			0.49 (0.30-0.68)	1.08 (0.48-1.48)	0.53 (0.15-0.76)		
laja 4A	2 XCARET	7(3)		0.39 (0.20-0.58)	2.12 (1.75-2.14)	0.81 (0.42-1.87)		
laja IB				0.53 (0.34-1.02)	1.98 (1.55-2.31)	1.01 (0.73-1.79)		
laja 2	3 XCARET	Frente 8	Cerca del nivel del mar (zona intermare al)	0.54 (0.44-0.71)	2.59 (2.30-2.92)	1.40 (1.14-1.83)	<i>O. faveolata</i>	fósil
laja 3				0.52 (0.20-0.81)	2.17 (1.79-2.33)	1.12 (0.41-1.93)		



laja 1	3 XCARET	Frente 9	Cerca del nivel del mar (zona intermareal)	0.74 (0.44-1.02)	1.94 (1.76-2.33)	1.44 (0.91-1.99)	<i>O. faveolata</i>	fósil
laja 1	3 XCARET	Frente 10	Cerca del nivel del mar (zona intermareal)	0.60 (0.37-0.75)	1.59 (1.09-1.96)	0.94 (0.63-1.24)	<i>O. faveolata</i>	fósil
laja 3				0.60 (0.41-0.81)	1.55 (1.33-1.69)	0.92 (0.65-1.08)		
laja I	3 XCARET	Frente 11		0.40 (0.27-0.58)	1.39 (1.12-1.49)	0.55 (0.35-0.71)	<i>O. faveolata</i>	fósil
laja II				0.41 (0.24-0.54)	1.75 (1.67-1.91)	0.71 (0.42-0.94)		

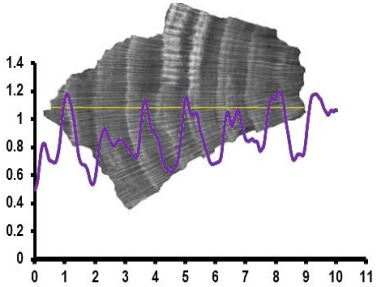
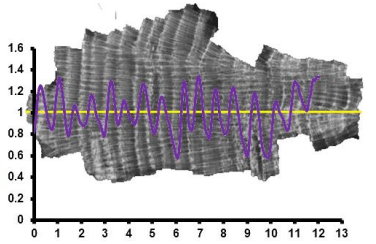
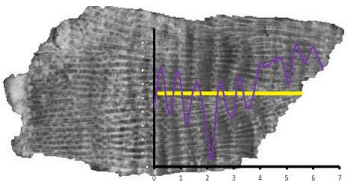


**Tabla.4.8** Parámetros de crecimiento obtenidos por medio de la técnica de densitometría óptica para colonias de corales modernos de la Laguna arrecifal.

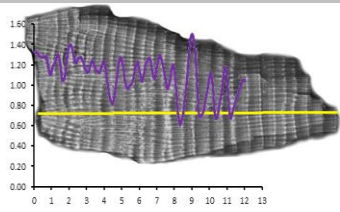
LAJA	SITIO	AMBIENTE Y COLONIA	PROFUNDIDAD (m)	Tasa de Extensión Linear	Densidad	Tasa de Calcificación	Especie	TIPO
<b>A-13</b>	<b>AKUMAL</b>	Laguna Arrecifal 1	0.5-2	1.03 (0.54-1.79)	1.21 (1.07-1.79)	1.24 (0.72-1.55)	<i>O. faveolata</i>	Reciente (Jun 2006)
<b>BC-11</b>	<b>Bahia Chak</b>	Laguna Arrecifal 2	0.5-2	1.04 (0.51-1.69)	0.97 (0.86-1.09)	1.04 (0.44-1.76)	<i>O. faveolata</i>	Reciente (Jun 2006)



**Tabla.4.9.** Se presentan, las lajas de las colonias colectadas en la Laguna arrecifal de Xcaret y la especie de acuerdo al patrón de bandeado observado y los valores de los parámetros de crecimiento obtenidos en este estudio.

LAJA	COLONIA	SITIO	Clasificación de especie de acuerdo al patrón de bandeado	Extension Linear	Densidad	Tasa de Calcificación
	1	Laguna arrecifal	<i>O. annularis</i>	1.32 (0.98-1.69)	0.90 (0.75-1.31)	1.19 (0.80-1.53)
	2	Laguna arrecifal	<i>O. annularis</i>	0.64 (0.44-0.95)	1.07 (0.78-1.63)	0.68 (0.45-0.95)
	3	Laguna arrecifal	<i>O. annularis</i>	0.74 (0.51-1.12)	0.73 (0.38-1.10)	0.52 (0.34-0.82)





4

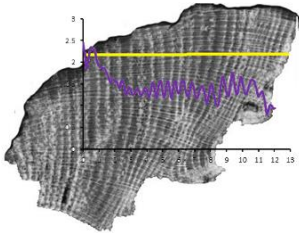
Laguna arrecifal

*O. annularis*

0.77  
(0.61-1.08)

0.98  
(0.64-1.30)

0.74  
(0.52-1.03)



5

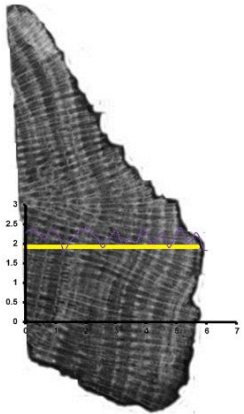
Laguna arrecifal

*Coral columnar*

0.63  
(0.44-0.88)

1.72  
(1.02-2.48)

1.11  
(0.52-1.84)



6

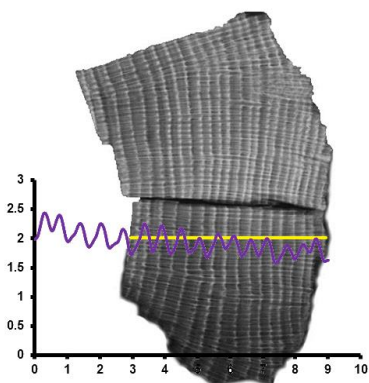
Laguna arrecifal

*O. faveolata*

0.55

\*no fue posible obtener ya que no hubo contenido de aragonita

\*no fue posible calcularla ya que no fue posible obtener la densidad



7

Laguna arrecifal

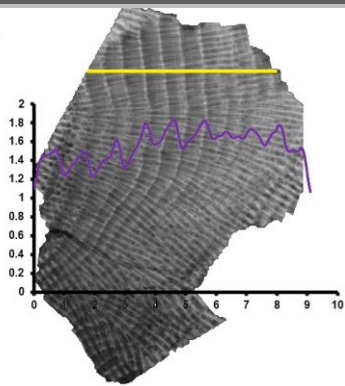
*O. faveolata*

0.56  
(0.34-0.68)

1.94  
(1.59-2.52)

1.08  
(0.57-1.59)

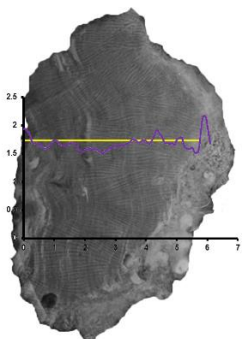




8	Laguna arrecifal	<i>O. faveolata</i>	0.90 (0.51-1.08)	1.59 (1.29-1.73)	1.42 (0.75-1.71)
---	------------------	---------------------	---------------------	---------------------	---------------------

**Tabla.4.10.** Se presentan las lajas de las diferentes colonias colectadas en el Frente arrecifal de Xcaret y la especie de acuerdo al patrón de bandeo observado y los valores de los parámetros de crecimiento obtenidos en este estudio.

LAJA	COLONIA	SITIO	Clasificac <sup>144</sup> especie de acuerdo al patron de bando	Extension Linear	Densidad	Tasa de Calcificacion
------	---------	-------	-----------------------------------------------------------------------------	---------------------	----------	-----------------------------

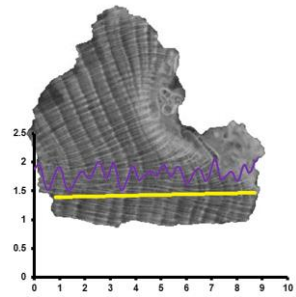


1	Frente arrecifal	<i>O. faveolata</i>	0.49 (0.30-0.75)	1.68 (1.56-1.76)	0.81 (0.53-1.23)
---	------------------	---------------------	---------------------	---------------------	---------------------



	2(1)	Frente arrecifal	<i>O. faveolata</i>	0.53 (0.41-0.64)	1.61 (1.46-1.71)	0.85 (0.73-1.02)
	2(2)	Frente arrecifal	<i>O. faveolata</i>	0.52 (0.34-0.78)	1.94 (1.71-2.19)	1.01 (0.70-1.43)
	2(3)	Frente arrecifal	<i>O. faveolata</i>	0.57 (0.34-0.78)	1.26 (0.21-2.02)	0.71 (0.12-1.23)
	3	Frente arrecifal	<i>O. faveolata</i>	0.73 (0.47-0.88)	2.06 (1.48-2.64)	1.48 (1.01-2.06)
	4(1)	Frente arrecifal	<i>O. faveolata</i>	0.29 (0.20-0.44)	2.49 (2.14-3.03)	0.71 (0.53-0.94)





4(2)

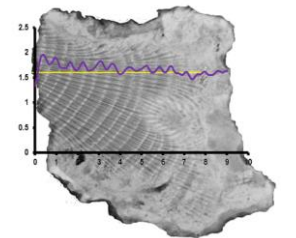
Frente arrecifal

*O. faveolata*

0.63  
(0.37-0.91)

1.83  
(1.70-2.09)

1.15  
(0.74-1.56)



5

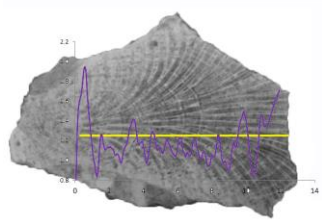
Frente arrecifal

*O. faveolata*

0.67  
(0.37-0.88)

1.81  
(1.76-2.11)

1.15  
(0.78-1.54)



6

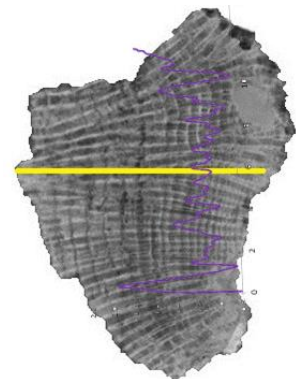
Frente arrecifal

*O. faveolata*

No fue posible calcular

-

-



7(1)

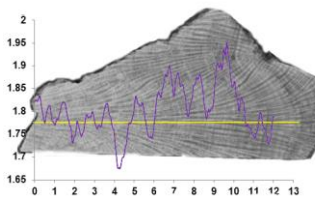
Frente arrecifal

*O. faveolata*

No fue posible calcular

-

-



7(2)

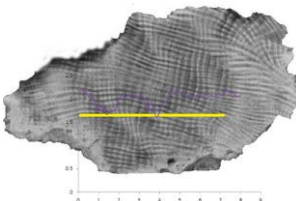
Frente arrecifal

*O. faveolata*

0.47  
(0.27-0.71)

1.45  
(0.48-1.91)

0.67  
(0.15-0.76)



7(3)

Frente arrecifal

*O. faveolata*

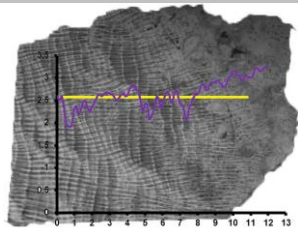
0.46  
(0.20-1.02)

2.05  
(1.55-2.31)

0.91  
(0.42-1.87)







8

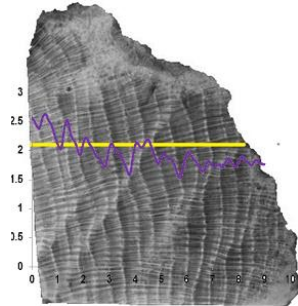
Frente arrecifal

*O. faveolata*

0.53  
(0.20-0.81)

2.38  
(1.79-2.92)

1.26  
(0.41-1.93)



9

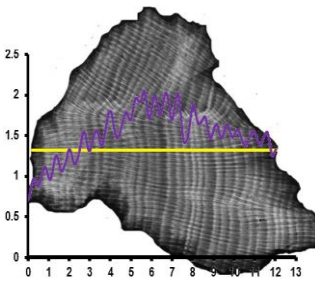
Frente arrecifal

*O. faveolata*

0.74  
(0.44-1.02)

1.94  
(1.76-2.33)

1.44  
(0.91-1.99)



10

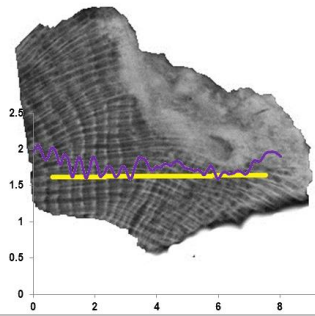
Frente arrecifal

*O. faveolata*

0.60  
(0.37-0.81)

1.57  
(1.09-1.96)

0.93  
(0.63-1.24)



11

Frente arrecifal

*O. faveolata*

0.41  
(0.24-0.58)

1.57  
(1.12-1.91)

0.63  
(0.35-0.94)



# CAPITULO 5

---

## 5.1 DISCUSION

### 5.2 IDENTIFICACION DE ESPECIES DE CORALES FOSILES

Algunas de las estructuras que conforman el esqueleto coralino, como lo son los coralitos tienen características particulares que pueden ser utilizadas como herramienta para la identificación de especies. Por ejemplo, para distinguir a los corales que conforman el complejo *Orbicella annularis* (antes *Montastraea annularis*; *M. annularis*, *M. faveolata* y *M. franksi*) (Tomascik, 1990; Knowlton, *et. al.*, 1992, 1997; van Veghel & Bak 1993, 1994; van Veghel & Kahmann 1994; Weil & Knowlton 1994; van Veghel & Bosscher 1995; van Veghel *et. al.* 1996; Szmant *et. al.* 1997; Hagmann *et. al.* 1998a, b; Manica & Carter 2000; Knowlton & Budd 2001). Los cuales presentan coralitos discretos, forman colonias masivas no polimórficas<sup>8</sup>, lo cual facilita las mediciones de rutina de muchos individuos de cada colonia (Foster, 1979, 1980). Esto también permite distinguir a *Orbicella* de otros géneros (Vaughan, 1919).

Dado que en los corales fósiles colectados en Xcaret, se encontraron coralitos con algunas estructuras bien preservadas, fue posible obtener los siguientes parámetros: el diámetro de los coralitos, la distancia entre los coralitos, el grosor de la pared del coralito, extensión de la costa del septo asociada o costosepto, el grosor de los septos y el empaquetamiento de los coralitos. Los cuales se observaron en dos dimensiones en cortes delgados transversales realizados en cada colonia de coral. La tasa de Extensión Linear y el bandeo observado en

---

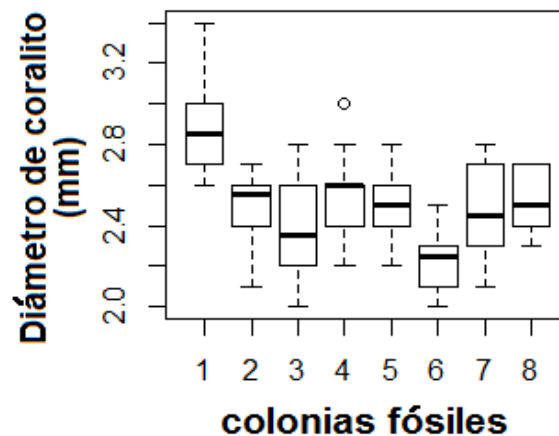
<sup>8</sup> Variación en la secuencia de un lugar determinado del ADN entre los individuos de una población. Aquellos polimorfismos que afectan a la secuencia codificante o reguladora y que producen cambios importantes en la estructura de la proteína o en el mecanismo de regulación de la expresión, pueden traducirse en diferentes fenotipos.



las radiografías de las lajas obtenidas de cada colonia, fueron utilizadas como herramientas adicionales para la identificación de especies. Lo cual se discute más adelante.

### *Medición del diámetro de los coralitas*

Los resultados de las mediciones del diámetro de los coralitas de las diferentes colonias de corales fósiles tanto de la laguna como del frente arrecifal realizadas para este estudio mostraron rangos de tamaño que corresponden con los reportados para la especie *Orbicella faveolata* (2.2-2.7 mm). Excepto en el caso de la colonia 1, colectada en el Túnel de Jaguares de la Laguna arrecifal, la cual mostro valores diferentes al resto de las colonias y había sido identificada como *Orbicella annularis*, de acuerdo a otras características. Sin embargo, los valores del diámetro de los coralitas obtenidos para esta colonia fueron mayores a los reportados en la tabla de identificación de especies (ver ANEXO) para *Orbicella annularis* (2.1-2.6 mm); presentando valores de 2.6-3.4 mm, con un promedio de 2.9 mm, como se observa en la gráfica.



**Fig. 5.1** Se muestra la dispersión de los grupos de datos de los diámetros de los coralitas de las colonias de corales fósiles de la **Laguna arrecifal**. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.



Lo cual tal vez podría explicarse por la zona de la colonia de la cual se obtuvo el fragmento utilizado para estas mediciones. Esto implica una respuesta de las diferentes especies de corales a nivel de colonia a las variables ambientales como lo han descrito diversos autores; Oliver, (1968); Boardman, Cheetham & Cook, (1970), quienes mencionan que los individuos dentro de una colonia generalmente tienen composición genética idéntica, por lo que en los organismos coloniales la variación no ontogenética entre individuos maduros es causada casi exclusivamente por factores ambientales. Lo cual también fue reportado por Budd (1985) en su estudio para observar variación dentro de las colonias en las especies de *Montastraea cavernosa* y el morfo de agua somera de *Orbicella annularis* (especie que presenta dos morfos; el de agua profunda y agua somera).

Budd (1985) al evaluar catorce caracteres en cada coralito, incluyendo el diámetro de los coralitos, en cortes delgados transversales orientados perpendicularmente al eje del coralito en colonias de *M. cavernosa* y *O. annularis*. De tres partes diferentes de la colonia: **1)** Superior (o centro); **2)** Media (o lado); **3)** Base (borde o margen). De muestras tomadas de cuatro sitios a diferentes profundidades, cerca de Discovery Bay, Jamaica: **1)** parche arrecifal (PR), 3m; **2)** laguna (LAG), 16 m; **3)** arrecife (FR), 20 m; **4)** canal de arena (SC), 20 m. Observo que en todas las poblaciones, algunos de los caracteres cambiaron uniformemente de la parte superior de la colonia a la base.

Con respecto a la profundidad también observo que, los valores mayores del diámetro de los coralitos (CD) para *O. annularis*, se presentaron en las colonias colectadas a menor profundidad. Siendo las colonias pertenecientes al ambiente del **parche arrecifal a 3 m** de profundidad (ambiente más somero) las que presentaron los valores mayores: **1)** Parte superior de la colonia; CD, 2.4-2.8 mm ( $\bar{X}= 2.6$  mm); **2)** Parte media, CD, 2.5-2.9 mm ( $\bar{X}= 2.7$  mm); **3)** Base de la colonia, **2.4–3.1 mm** ( $\bar{X}=2.8$  mm). Siendo estos últimos valores, consistentes con los valores obtenidos en este estudio en un fragmento de la colonia 1, colectada a una profundidad correspondiente a **2 m**, en el Túnel de Jaguares de la laguna del arrecife fósil de Xcaret; los cuales varían en diámetro de **2.6-3.4 mm** ( $\bar{X}= 2.9$  mm). Sin embargo, dado que para esta colonia no se disponía de otros fragmentos que tuvieran



estructuras del coralito bien preservadas, no fue posible obtener mediciones de otras partes de la colonia. A pesar de esto, los valores del diámetro de los coralitos obtenidos en este estudio para la colonia 1, corresponden con los reportados para *O. annularis* de ambientes someros y de acuerdo a las observaciones anteriores, estos valores también están relacionados con la posición que este fragmento ocupaba en la colonia, mostrando correspondencia con los valores reportados por Budd (1985) para la base de la colonia. De acuerdo a Budd (1985) una causa posible de la variación dentro de la colonia que ocasiona que los coralitos respondan a la variación ambiental entre colonias y entre poblaciones podría deberse a la “tasa de crecimiento hacia arriba (extensión)” (Foster, 1980). La cual es mayor en la parte superior de la colonia, en *O. annularis* que habita en ambientes someros, con gran aporte de luz, probablemente porque está derivando más energía a partir de productos metabólicos de la zooxantela (cf. Foster, 1980). Estos patrones de variación dentro de la colonia pueden ser población o especie-específico.

Distancia entre los coralitos, grosor de la pared del coralito; extensión de la costa del septo asociada o costosepto; grosor de los septos y empaquetamiento de los coralitos.

Por otra parte, dado que las otras características de los coralitos utilizadas para la identificación de especies en este estudio también mostraron diferencias entre la colonia 1 con respecto a las otras colonias de la Laguna y del Frente arrecifal, se pudo corroborar que la colonia 1 pertenece a la especie *Orbicella annularis*, ya que de acuerdo a las observaciones presenta un coenostelo (tejido entre coralitos adyacentes) mejor desarrollado; una pared del coralito más gruesa; extensión de la costa más allá de la pared es mas larga, mejor desarrollada y mas prominente en comparacion con el resto de las colonias, las cuales presentaron características que corresponden a *O. faveolata*. Por otra parte, todas las colonias presentaron septos delgados y en todas las colonias los coralitos se encuentran empaquetados cercanamente y distribuidos uniformemente, excepto que en la colonia 1 están excertos regularmente y en el resto de las colonias solo excertos algunas veces, lo cual corresponde con la identificación de especies mencionada anteriormente.



## Identificación de especies de acuerdo al patrón de bandeo (Weil & Knowlton, 1994)

El patrón de bandeo observado en las radiografías de rayos-X de las lajas fue otra herramienta útil para la identificación de especies. La colonia colectada en el túnel de Jaguares (colonia 1), presenta un patrón de bandeo que corresponde con la especie *Orbicella annularis*, con bandas anuales claras, muy regulares y los tracks de crecimiento de los coralitos están radiando distalmente. Por su parte, el resto de las colonias correspondientes a la Laguna arrecifal y Frente arrecifal presentaron un patrón de bandeo característico de la especie *O. faveolata*, ya que presentan un crecimiento muy regular, con bandas anuales claras.

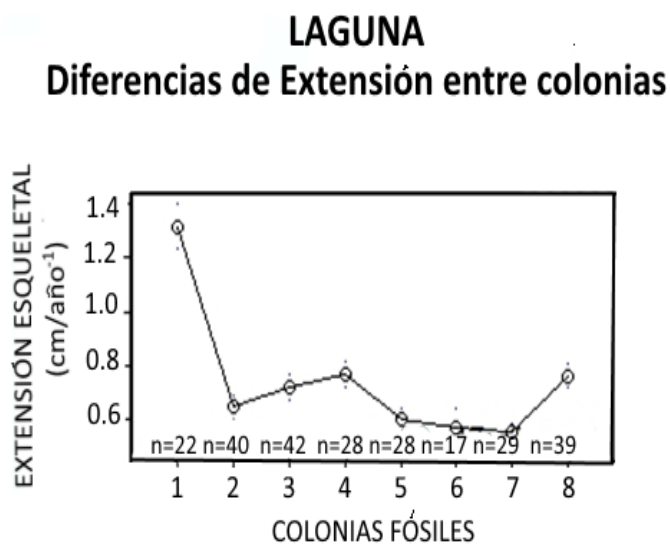
## Identificación de especies de acuerdo a la extensión linear (cm/año<sup>-1</sup>)

De acuerdo a estudios realizados por Tomascik (1990) y Knowlton *et. al.*, (1992), las diferencias en la morfología de las colonias del complejo de especies *Orbicella, annularis* son paralelas a diferencias en la estructura del coralito, y la tasa de crecimiento. Por lo que esta última característica fue una herramienta adicional que nos ayudó en la identificación de especies en este estudio. Ya que, *O. annularis* presenta la mayor tasa de crecimiento en comparación con las otras dos especies que conforman el complejo de especies (*O. faveolata* y *O. franksii*). Las diferencias de distribución que estas especies presentan típicamente y las tasas de crecimiento en función de la profundidad publicadas previamente para este complejo de especies, (Weber *et. al.*, 1976; Graus & Macintyre, 1982) sugieren que *O. franksii* es generalmente la especie que exhibe la tasa de crecimiento más lento (Weil & Knowlton, 1994).

En base a lo reportado por estos autores y a los resultados obtenidos en este estudio al comparar los promedios de la extensión linear entre colonias fósiles de la Laguna arrecifal, la colonia 1, presento el promedio de extensión linear mayor en comparación con el resto de las colonias, con valores que corresponden con los reportados para la especie *O. annularis*



(1.32 cm/año<sup>-1</sup>). Por lo que esta colonia, es la única que pertenece a la especie *O. annularis*, a diferencia del resto de las colonias de la Laguna y del Frente arrecifal, las cuales presentan valores de extensión linear que corresponden a los reportados para la especie *O. faveolata*. Como se observa en la gráfica siguiente. **Fig.5.2**.



**Fig.5.2** Gráfica de las medias obtenidas de los valores de Extensión Linear (cm/año<sup>-1</sup>) de las colonias de la Laguna arrecifal. Se puede observar que la colonia 1 que corresponde a la especie *O. annularis* presenta el valor de Extensión linear promedio más alto en comparación con el resto de las colonias, las cuales corresponden a la especie *O. faveolata*.

### 5.3 OBTENCION DE LOS PARAMETROS DE CRECIMIENTO

Los corales escleractínios constructores de arrecifes tienen el potencial de proporcionar información detallada acerca de las condiciones ambientales del pasado y la respuesta de los arrecifes de coral a los cambios ambientales (Muslic *et. al.*, 2013). Por lo que los estudios realizados sobre las tasas de crecimiento de los corales escleractínios, que incluyen las mediciones de la tasa de extensión linear y calcificación, las cuales son especie-específico (Buddemeier *et. al.*, 1974; Tomascik, 1990; Logan *et. al.*, 1994), y han sido correlacionadas a diferentes factores ambientales como: la estacionalidad, lluvias (Buddemeier *et. al.*, 1974;



Alibert & McCulloch, 1997), El Niño Southern Oscillation (ENSO), ciclo (Alibert & McCulloch, 1997), niveles de luz (Bak, *et. al.*, 2009), localización dentro del arrecife (Cruz-Piñón *et. al.*, 2003), y la temperatura (Shinn, 1966; Carricart-Ganivet, 2004; De'ath *et. al.*, 2009), entre otros. Ha sido importante para entender como estos factores ambientales influyen el crecimiento del coral; así como para evaluar los impactos en corales y ecosistemas de arrecifes de coral (Sander, 1985; Knowlton *et. al.*, 1992; Lough & Barnes, 1997, 2000; Carricart-Ganivet, 2004).

Por lo que los parámetros de crecimiento de los corales han sido utilizados ampliamente como indicadores de la salud de los arrecifes (Buddemeier *et. al.*, 1974; Tomascik, 1990; Logan *et. al.*, 1994; Cuevas *et. al.*, 2009), así como en la recuperación de registros de proxys ambientales como la temperatura del agua en mares tropicales (e.g. Tomascik & Sander, 1985; Knowlton *et. al.*, 1992; Lough & Barnes, 1997, 2000; Carricart-Ganivet, 2004). Estos estudios se han llevado a cabo en diferentes especies de corales hermatípicos incluyendo al complejo de especies *Orbicella annularis* (anteriormente *M. annularis*): *O. annularis*, *O. faveolata* y *O. franksi*, (Knowlton *et. al.*, 1992; Weil & Knowlton, 1994), que es uno de los géneros que contribuyen en mayor medida a la construcción de arrecifes en el Océano Atlántico Oeste y uno de los más comúnmente utilizados en los estudios de esclerocronología (Weil & knowlton, 1994; Buddemeier, 1974; e.g. Dodge & Vaisnys 1975; Flor & Moore, 1977; Hudson, 1981; Dodge & Brass, 1984; Dodge, *et. al.*, 1984; Tomacsik & Sander, 1985; Guzmán & Cortez, 1989; Barnes & Lough, 1993, 1996; Carricart-Ganivet *et. al.*, 2000; Carricart-Ganivet & Merino, 2001; Carricart-Ganivet, 2004, 2007). Por registrar bandas de densidad (observadas por primera vez por Knutson *et. al.* (1972)), utilizadas ampliamente para reconstruir las características ambientales locales y globales en periodos de tiempo largos en las zonas tropicales (e.g., Druffel, 1982; Dodge & Lang, 1983; Barnes & Lough, 1993, 1996), ya que el bandeo anual de densidad proporciona registros de la respuesta de los corales masivos en el espacio (ambiente) y tiempo.

Los corales del género *Orbicella*, forman bandas anuales de alta y baja densidad, que resultan de la relación positiva de la tasa de calcificación del coral con la TSO y los cambios



estacionales posteriores. La tasa de calcificación en *Orbicella*, es mayor en la mitad del verano cuando se presentan las mayores temperaturas, por lo que es cuando se forman las bandas de alta densidad (e.g., Hudson, 1981; Dodge & Brass 1984; Carricart-Ganivet *et. al.*, 1994, 2000), mientras que las bandas de baja densidad son depositadas durante el resto del año, cuando las temperaturas son más bajas. Se ha observado que en las especies *O. annularis* y *O. faveolata* del Caribe Mexicano, las bandas de alta densidad son depositadas entre julio y septiembre (Carricart-Ganivet *et. al.*, 2000; Shinn, 1966; Swart *et. al.*, 2002).

Estos registros han permitido la identificación de los principales controles ambientales en el crecimiento coralino (e.g., Grigg, 1997; Lough & Barnes 2000; Carricart-Ganivet 2004) y la proyección de los posibles efectos en los ecosistemas de arrecifes de coral resultado del incremento de las TSOs, las cuales se ha probado van acompañadas del incremento de la acumulación de gases de efecto invernadero, (e.g., IPCC 2001). Debido a que el forzamiento radiativo de la Tierra ha sido alterado, por la introducción de grandes cantidades de carbono a la atmosfera y los océanos en una escala de siglos, a partir de la utilización antropogénica de las reservas fósiles, formadas a lo largo de milenios (Mackenzie & Lerman, 2006). Por lo que, la tasa de cambio (tanto en la distribución de carbono y la temperatura global) observada en los últimos 40 años podría no tener precedente en el registro geológico (Hansen *et. al.*, 2006).

Sin embargo, todavía no existen los proxys ambientales con suficiente resolución de muestreo para responder esta pregunta. Pero, se ha observado que dado que la mayoría de los organismos vivos actualmente están adaptados al rango de temperaturas experimentado durante el Holoceno, la mejor evidencia del rápido calentamiento global que se vive actualmente, es la respuesta biológica colectiva a ambientes con temperaturas más elevadas, incluyendo cambios en la sincronización y cambios de alcance de las historias de vida, y extinciones locales de especies marinas (Poloczanska *et. al.*, 2013), dulceacuícolas, y terrestres. En todos los continentes y todos los océanos (Parmesan, 2006).



En este sentido, se ha observado que, los arrecifes de coral son ecosistemas especialmente sensibles al incremento de la temperatura del océano. Pues las temperaturas por encima del rango normal son estresantes para los corales, en especial para los constructores de arrecifes debido a la naturaleza estenotérmica<sup>9</sup> de la simbiosis entre los corales y los dinoflagelados (zooxantela) que proporciona hasta 95% de la demanda metabólica del coral (Muscatine, 1990). Esta simbiosis mutualista obligada entre el hospedero heterotrófico y el simbiote foto-trófico es sumamente importante, ya que les permite a los corales prosperar en mares tropicales someros, pobres en nutrientes, y depositar carbonato de calcio en cantidades necesarias para construir arrecifes (Muscatine & Porter, 1977; Falkowski *et al.*, 1984; Barnes & Chalker, 1990; Müller-Parker & D'Elia, 1997). Además de que, los arrecifes de coral están expuestos a variabilidad térmica significativa a través de un rango de escalas temporales y espaciales (Leichter *et al.*, 2006), la superficialidad de las aguas cercanas a la costa los hace sensibles al intercambio de calor a través de la interface aire-agua (Pitts & Smith, 1995)

Por lo que, entender mejor los efectos de los cambios de la Temperatura sobre los ecosistemas de arrecifes de coral en episodios de calentamiento global ocurridos durante periodos geológicos anteriores sin influencia antropogénica, como el ocurrido durante el Último Interglaciario, podrían ayudar a comprender mejor los efectos del calentamiento del interglaciario actual y su evolución futura. En este contexto, los corales escleractínios podrían ayudar a resolver estas preguntas, dada su gran persistencia geológica y por el bandeo anual de densidad que presentan en sus esqueletos, lo cual los convierte en proxy de temperatura importantes (Lough, 2010) en los mares tropicales donde los registros son escasos (Hudson *et al.*, 1991). Por lo que en este estudio se obtuvieron y compararon los parámetros de crecimiento de corales fósiles del Último Interglaciario y recientes de la especie *Orbicella faveolata*, a partir del bandeo de densidad. La densidad de las bandas, fue estimada utilizando la técnica de fotodensitometría óptica descrita por Chalker *et al.*, (1985) en imágenes digitalizadas de radiografías de rayos X de los esqueletos coralinos, utilizando

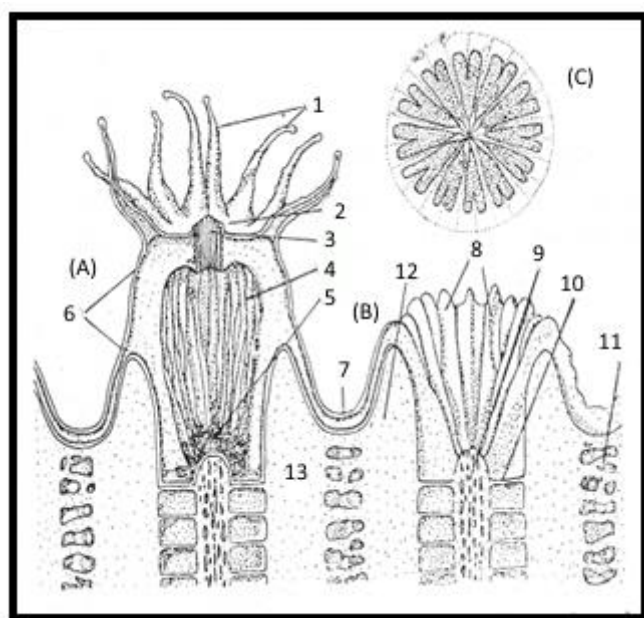
---

<sup>9</sup> Se dice de los animales que solo pueden soportar una variación pequeña de la temperatura ambiental. Son animales que viven en climas muy estables, con escasas variaciones de temperatura.



el programa computacional Image J. Lo cual permitió estimar los parámetros de crecimiento: tasa de extensión linear y tasa de calcificación.

Cabe mencionar que, Carricart-Ganivet (2007; 2011), observo algunos errores al medir la extensión esquelética utilizando esta técnica, los cuales están relacionados con estructuras que conforman el esqueleto coralino denominadas “disepimentos” y a las estrategias de crecimiento del género *Orbicella*, cuyas especies, presentan esqueletos masivos, ya sean planos o en forma de domo, con coralitos dispuestos en forma plocoidal<sup>10</sup> sobre la superficie de la colonia, con septoteca que hace que el esqueleto sea más sólido y con disepimentos individuales que sellan el fondo de los compartimentos y se encuentran separados formados entre las tecas y septos (Verón, 2000), **Fig. 5.3**. Los esqueletos plocoides y sólidos de *Orbicella* no permiten al tejido del coral penetrar y la formación de las bandas de alta densidad en este género es inmediata (Barnes & Lough, 1993).



**Fig. 5.3** Esquema de la morfología de los corales escleractínios.

(A) Pólipo; (B) Copa; (C) Vista superior de un coralito:

1. Tentáculos; 2. Disco oral; 3. Estomodeum; 4. Mesenterio; 5. Filamentos mesentéricos; 6. Columna; 7. Cenozarco; 8. Septos; 9. Columnela; 10. Disepimentos endotecales; 11. Disepimentos extratecales; 12. Pared o teca; 13. Coenosteum. Dibujo tomado de Goreau *et. al.*, (1979). *Sci. Amer.*, 241(2)

<sup>10</sup> Tienen sus propios muros, no fusionados con los coralitos contiguos, pero unidos a éstos por láminas llamadas costa.



Carricart-Ganivet (2011), observo que dado que en el género *Orbicella*, las bandas de máxima densidad se forman cuando se presentan los máximos de TSO, las medidas de la tasa de extensión entre máximos sucesivos de densidad de una serie, podrían ser de un periodo de tiempo que no equivale a un año, si no a la duración del tiempo entre los máximos de la TSO. Por lo que, las tasas de extensión a partir de la distancia entre estos máximos, necesitarían ser ajustados a un valor de tiempo real. Sin embargo, el utilizar múltiples muestras del mismo ambiente en el arrecife coralino, podría ayudar a aclarar tales errores. Por lo que el uso de la técnica de densitometría óptica, resulto ser útil para obtener y comparar los parámetros de crecimiento de corales de la especie *Orbicella faveolata* de ambientes de la laguna y frente del arrecife fósil de Xcaret del Último periodo interglaciario y modernos de ambientes similares de Bahía Chak y la Bahía de Akumal en este estudio. Permitiendo identificar diferencias en los parámetros de crecimiento entre los corales fósiles y recientes, lo cual se describe más adelante. Este tipo de estudios resulta de gran importancia en la actualidad ya que con esta comparación es posible diferenciar entre alteraciones antropogénicas y naturales, y da más pistas sobre cuál será el futuro de los corales modernos bajo el escenario de calentamiento global antropogénico actual.

### 5.3.1 DIFERENCIAS EN LOS PARAMETROS DE CRECIMIENTO ENTRE COLONIAS DE CORALES FOSILES DE LA LAGUNA Y ENTRE COLONIAS DEL FRENTE ARRECIFAL

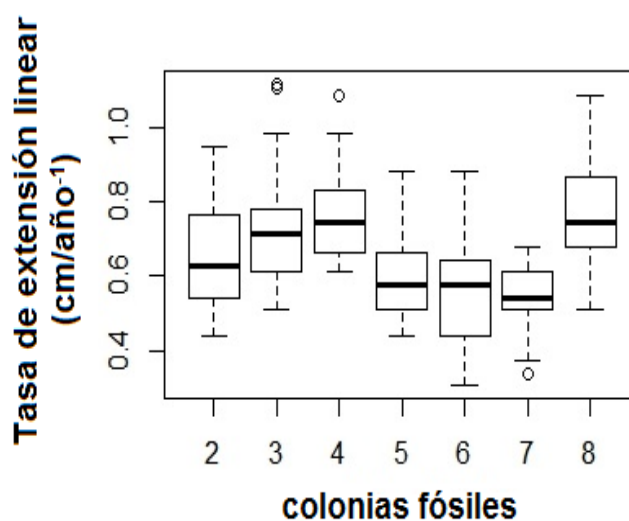
#### Diferencias de la Tasa de Extensión Linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ ) entre las colonias de la Laguna arrecifal

Dado que en los resultados de las pruebas estadísticas de la comparación de la extensión linear entre las colonias de la Laguna arrecifal, la ANOVA de una vía mostro diferencias significativas ( $p=1.54\text{e-}09 < 0.05$ ), siendo la colonia 1 colectada en el Túnel de jaguares la que presento el promedio de extensión linear mayor ( $1.32 \text{ cm/año}^{-1}$ ) que corresponde a los valores reportados para la especie *Orbicella annularis* (antes *Montastraea annularis*) en comparación con las otras colonias que presentaron valores de extensión linear que



corresponden con los reportados para *Orbicella faveolata* (antes *Montastraea faveolata*, reportados para el Caribe (Carricart-Ganivet *et. al.*, 2000) (0.38–0.98 cm/año<sup>-1</sup>). Fue necesario hacer una nueva comparación de este parámetro de crecimiento entre las colonias de la laguna arrecifal eliminando a la colonia 1.

En los resultados de estas pruebas estadísticas la ANOVA de una vía mostro que no existían diferencias significativas ( $p=0.717 > 0.05$ ), entre el resto de las colonias de la laguna arrecifal (colonias 2-8), confirmado que estas colonias corresponden a *Orbicella faveolata*, por presentar valores promedio de extensión linear de (0.55-0.90 cm/año<sup>-1</sup>) **Fig 5.4.**

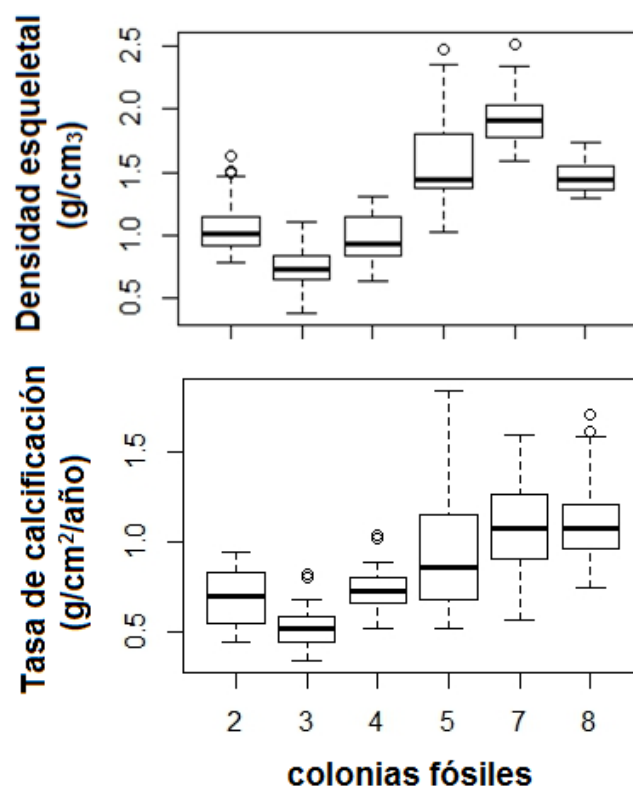


**Fig. 5.4** Se muestra la dispersión de los grupos de datos de la tasa de extensión linear (cm/año<sup>-1</sup>) de las colonias 2-8 de corales fósiles de la **Laguna arrecifal**; sin incluir a la colonia 1 por tratarse de *Orbicella annularis*. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.



## Diferencias en la Densidad ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ) y Tasa de calcificación entre las colonias de la Laguna arrecifal

En las pruebas estadísticas realizadas para la densidad y tasa de calcificación también se eliminó a la colonia 1 de la laguna arrecifal por ser la única colonia que corresponde a la especie *O. annularis*, así como la colonia 6, debido a que esta no presentó contenido de aragonita, por lo que no fue posible estimar su densidad ni tasa de calcificación. En los resultados de las pruebas estadísticas realizadas para comparar la densidad y tasa de calcificación del resto de las colonias de la laguna arrecifal, se observó que la ANOVA de una vía y la prueba Kruskal Wallis mostraron diferencias significativas tanto para la densidad entre colonias como para la tasa de calcificación ( $p = 2e-16 < 0.05$ ). **Fig. 5.5.**



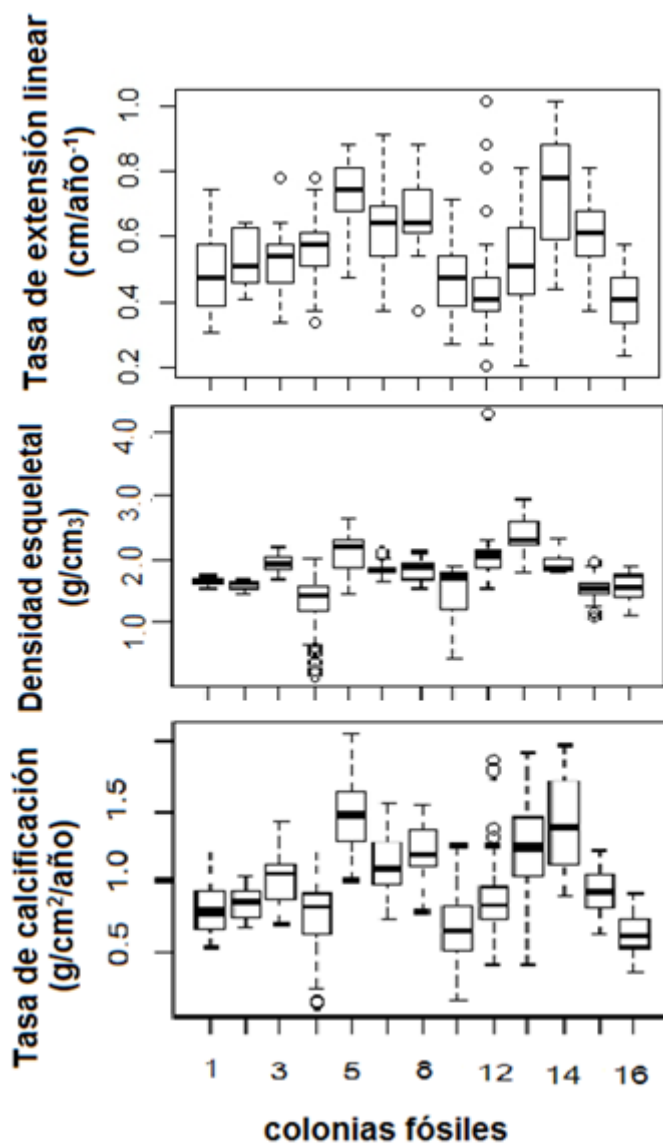
**Fig.5.5** Se muestra la dispersión de los grupos de datos de la Densidad ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ) y la tasa de calcificación ( $\text{g}/\text{cm}^2/\text{año}^{-1}$ ) de las colonias 2-8 de corales fósiles de la **Laguna arrecifal**; sin incluir a la colonia 1 por tratarse de *Orbicella annularis*. En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.



## Diferencias en la Tasa de Extensión Linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ ), Densidad ( $\text{g/cm}^3$ ) y Tasa de calcificación ( $\text{g/cm}^2/\text{año}^{-1}$ ) entre las colonias del Frente arrecifal

Por su parte las pruebas estadísticas realizadas para comparar los tres parámetros de crecimiento entre las colonias del frente arrecifal, también mostraron diferencias: Para la tasa de extensión linear, la ANOVA de una vía y la prueba Kruskal Wallis mostraron valores de ( $p= 0.000147 < 0.05$  y  $p= < 2.2\text{e-}16 < 0.05$ , respectivamente). Mientras que para la densidad la ANOVA de una vía y la prueba Kruskal Wallis mostraron valores de ( $p= 0.0765 > 0.05$  y  $p=< 2.2\text{e-}16 < 0.05$  respectivamente). Finalmente los valores de la ANOVA de una vía y la prueba Kruskal Wallis para la Tasa de calcificación fueron ( $p= 0.087 > 0.05$  y  $p= < 2.2\text{e-}16 < 0.05$ , respectivamente).





**Fig. 5.6** Se muestra la dispersión de los grupos de datos de la tasa de extensión linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ ), densidad ( $\text{g/cm}^3$ ) y tasa de calcificación ( $\text{g/cm}^2/\text{año}$ ) de las colonias de corales fósiles del **Frente arrecifal**; En el Diagrama de Caja-Bigotes, se pueden observar las medianas (línea media de cada caja) y los cuartiles de los datos, así como los valores máximos, mínimos y valores extremos.

A pesar de las diferencias observadas al comparar los parámetros de crecimiento entre las colonias de la laguna y entre las colonias del frente arrecifal, todas presentan valores que





corresponden con los rangos reportados para *O. faveolata*. Sin embargo, las diferencias observadas podrían atribuirse a diferentes respuestas de las colonias a los factores ambientales, las cuales podrían ser ocasionadas por diferencias genéticas entre colonias, dado que además de los factores externos que tienen influencia sobre el crecimiento de los corales, también existen factores genéticos que dan lugar a la variabilidad genotípica, la cual puede afectar la tasa de crecimiento específica de un individuo genético. Ya que cada genotipo o colonia clonal (grupo de individuos genéticamente idénticos) de una especie particular tiene su propio set de genes específicos y por lo tanto responderá de manera diferente a diferentes combinaciones de condiciones ambientales. Por ejemplo; mientras que algunos genotipos invierten más en crecimiento, otros quizá invertirán mejor en resistir exceso de crecimiento y enfermedades (Osinga *et. al.*, 2011). Por lo que los individuos de la misma especie muestran independencia genética; es decir son genéticamente diferentes.

### 5.3.2 Diferencias en la Tasa de Crecimiento entre los corales Fósiles de la LAGUNA Vs del FRETE ARRECIFAL

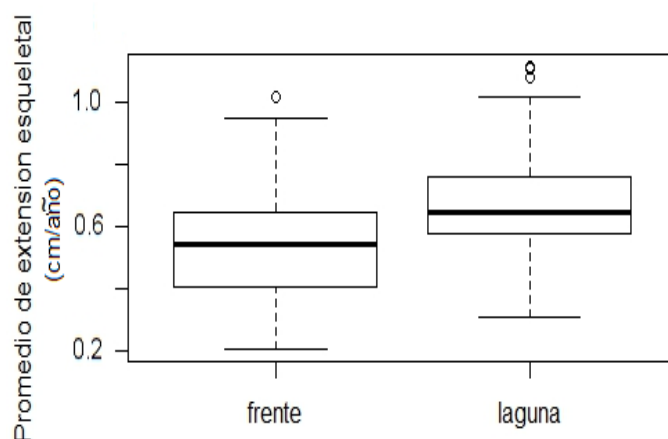
#### Diferencias en la Tasa de Extensión Linear (cm/año<sup>-1</sup>)

Muchos estudios proponen que la TSO es uno de los factores clave que afectan las tasas de extensión linear del coral y una de las principales causas de su variabilidad (Shinn, 1966; Carricart-Ganivet, 2004; De'ath *et. al.*, 2009). En general, se ha observado que la tasa de extensión linear anual en los corales de los trópicos esta correlacionada negativamente con la media anual de TSO, como es el caso del género *Orbicella*, en la cual en general se ha observado que la tasa de extensión linear disminuye, mientras que la densidad y la tasa de calcificación aumentan, al incrementar la TSO (Lough & Barnes, 2000; Cooper *et. al.*, 2008; De'ath *et. al.*, 2009). Ya que estos corales utilizan sus recursos de incremento de calcificación para construir esqueletos más densos, como fue observado por ejemplo en la especie *O. annularis* por Carricart-Ganivet (2004) en diferentes localidades a través del Golfo de México y en el Caribe. Por lo que, esta relación es frecuentemente utilizada para



reconstruir la TSO del pasado (Saenger *et. al.*, 2009; Cantin *et. al.*, 2010; Vásquez-Bedoya *et. al.*, 2012).

De acuerdo a lo anterior y tomando en cuenta el factor temperatura, la cual se supone fue mayor bajo un escenario de calentamiento global como el ocurrido durante el LIG, debido al derretimiento de los casquetes de hielo. Se esperaba que la TSO más elevada, se viera reflejada en una disminución de la tasa de extensión linear de los corales fósiles de ambos ambientes. Sin embargo, en los resultados obtenidos en este estudio, se observó que existen diferencias significativas ( $p= 2.2e-16 < 0.05$ , Mann-Whitney U Test) entre la media de extensión linear de las colonias de la laguna y del frente arrecifal. Siendo las colonias de corales fósiles de la laguna arrecifal las que presentaron medias de extensión linear mayores  $0.70 \text{ cm/año}^{-1}$ , con un valor mínimo y un máximo de;  $0.34$  y  $1.12 \text{ cm/año}^{-1}$  respectivamente, en comparación con las del frente arrecifal; cuyos valores promedio fueron de  $0.55 \text{ cm/año}^{-1}$ , con un valor mínimo y un máximo de;  $0.20$  y  $1.02 \text{ cm/año}^{-1}$  respectivamente.



**Fig. 5.7** En la gráfica se observan diferencias significativas en el promedio de la Tasa de extensión Linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ ) entre los corales fósiles del Frente y la Laguna arrecifal ( $p= 2.2e-16 < 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Siendo los corales del Frente los que mostraron valores de densidad promedio menores en comparación con los de la Laguna arrecifal.



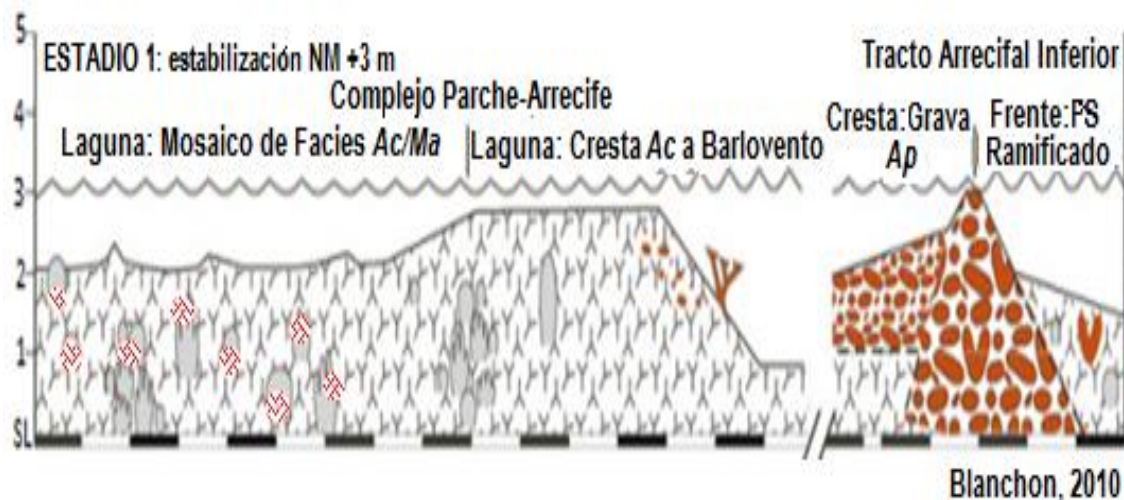
En base a lo anterior, y dado el patrón de crecimiento observado en los *O. faveolata* fósiles de la laguna. Es posible inferir que además de la TSO la cual se supone fue mayor durante el LIG, otros factores ambientales como e.g. profundidad / disponibilidad de luz / sedimentación, enriquecimiento de nutrientes / turbidez, exposición al oleaje (energía del ambiente), hubieran ocasionado condiciones menos favorables en la calidad del agua al ocurrir un incremento de nivel del mar, efecto del derretimiento de los casquetes de hielo y el aumento de volumen del agua, al aumentar la temperatura durante el LIG. Lo cual tuvo efecto sobre la tasa de extensión linear de los corales.

Dado que cada zona del arrecife presenta características fisiográficas particulares, y de acuerdo a su cercanía con la costa (e.g., Edinger *et. al.*, 2000; Carricart-Ganivet & Merino 2001; Cruz-Piñón *et. al.*, 2003), los factores ambientales antes mencionados, también se pudieron haber presentado con diferente intensidad en los diferentes ambientes arrecifales. Debido a que, la laguna es un ambiente somero, de baja energía, con mayor variabilidad térmica y por estar más cercano a la costa. Presenta influencia terrígena con aporte de sedimento y agua dulce (Kennedy, 1999), como se observa en los arrecifes de tipo franja del Caribe mexicano. Por lo que es posible inferir que los efectos ocasionados por diferentes factores durante el incremento del nivel del mar durante el LIG, hubieran sido más intensos en este ambiente. Sin embargo, es importante mencionar que estos factores también pudieran variar adicionalmente de acuerdo a la geomorfología de la laguna (Blanchon, *com. pers.*). Ante estos cambios ambientales, las especies de corales que habitaban los distintos ambientes arrecifales, debieron haber respondido de manera diferente de acuerdo a su fisiología, por lo que algunas presentaron mayor capacidad de recuperarse que otras.

Como se menciona anteriormente, pudieron haber sido distintos factores los que afectaron el crecimiento de los corales, conforme el mar comenzó a subir de nivel y los corales fueron quedando a mayor profundidad, **Fig. 5.8**. Quizá uno de los factores que pudieron haber tenido gran efecto sobre la tasa de extensión esquelética de *O. faveolata* fue la disminución en la cantidad de luz, debido a que este factor es clave para el crecimiento de los corales,



dada su gran dependencia autotrófica. Por lo que, la calidad de este factor es determinante para los procesos fisiológicos del holobionte<sup>11</sup> que mantienen el balance energético y la funcionalidad de la simbiosis, que a su vez determina su distribución espacial en el ambiente marino. En distintos estudios con *Orbicella faveolata* (Dustan, 1975; Baker & Weber, 1975; Hudson, 1981a; Bosscher & Schlager, 1992) y *Porites* (Crabbe, *et. al.*, 2006) modernos, se ha observado una disminución en la tasa de extensión linear al aumentar la profundidad. En base a esto, en este estudio se esperaba observar un patrón de crecimiento similar en los *O. faveolata* fósiles de Xcaret que crecieron durante el LIG, como efecto del incremento del nivel del mar.



**Fig. 5.8 Estadio 1;** se desarrolló durante la elevación de +3m del nivel del mar.

Sin embargo, al comparar los parámetros de crecimiento de *O. faveolata* fósiles de la laguna con los del frente arrecifal, se observó un patrón de crecimiento que es consistente con la respuesta de “stretching modulation of skeletal growth”, descrita por Carricart-Ganivet & Merino (2001) para *O. annularis* en el sur del Golfo de México y observada en otros sitios para los otros miembros del complejo de especies *Orbicella annularis*: como lo reportó Hudson (1981), para *O. annularis* de Key Largo, Florida; Dodge & Brass (1984) en St. Croix,

<sup>11</sup> Término utilizado para designar a los corales (“monstruos maravillosos”, diría el doctor Roberto Iglesias), que son una compleja asociación animal-alga-bacterias.



Virgin Islands, para *O. franksii*; Cook *et. al.*, (2002) en Florida Keys para *O. faveolata*; Cruz-Piñón *et. al.*, (2003) en el Caribe Mexicano para *O. annularis* y *O. faveolata*. En la cual, los corales que crecen en ambientes modernos cercanos a la costa y están expuestos a mayor estrés ambiental como una elevada turbidez, aporte de sedimento, eutrofización, y baja disponibilidad de luz, sacrifican densidad mientras mantienen o incrementan la extensión esquelética, a pesar de tener la más baja tasa de calcificación (Edinger *et. al.*, 2000). Lo cual concuerda con lo reportado por Dustan (1975); Baker & Weber (1975); Hudson 1981; Carricart-Ganivet (2004); Gischler & Hudson (2009), quienes plantean que además de la temperatura superficial del océano (TSO), y la profundidad. Factores ambientales adicionales como la salinidad superficial del océano, el aporte de sedimento, la concentración de nutrientes, y la turbidez, quizá también controlan la tasa de extensión anual en los corales masivos.

Por lo que, muy probablemente durante el primer estadio (+3m) de incremento del nivel del mar, además del aumento de la TSO y de la profundidad, la concentración de nutrientes y el aporte de sedimento tuvieron efecto sobre la tasa de extensión de los *O. faveolata*. Ya que conforme el mar aumento de nivel, ocurrió inundación inicial de la plataforma, lo cual trajo consigo el incremento de estos factores (Davies *et. al.* 1985). Debido a que la capacidad de buffer de los hábitats costeros (Lirman, 2013) como bosques, manglares, y pastos marinos se reduce con la inundación. Por lo que pierden su capacidad de filtrar los sedimentos terrígenos y nutrientes transportados por el escurrimiento de agua dulce antes de alcanzar los arrecifes de coral. Alterando las condiciones oligotróficas que necesitan estos ecosistemas para limitar el sobre crecimiento de algas (Ellison, 2004). Por otra parte, también pudo ocurrir aporte de sedimento proveniente de superficies retrabajadas o erosionadas (Lighty *et. al.* 1978). Por lo que el aporte de sedimento y el aumento de la concentración de nutrientes pudieron haber sido factores adicionales que afectaron de manera significativa la tasa de extensión de *O. faveolata* de Xcaret, cuando el mar aumento de nivel durante el LIG. Los efectos que estos factores pudieron causar sobre los corales se describen a continuación:



**1) Sedimentación;** el gran aporte puede contribuir al incremento de turbidez, provocar sombra, y en consecuencia se presentan niveles reducidos de luz y de la fotosíntesis de las zooxantelas, así como también puede ocurrir entierro y asfixia (Tomascik & Sander, 1985; Tilman *et. al.*, 1994; Te, 1997). Por otra parte, en un ambiente con alto aporte de sedimento, después de cierto límite el crecimiento coralino se reduce como lo reportaron Tomascik & Sander, (1985). Lo cual es consistente con Cortés & Risk (1985); Scoffin *et. al.*, (1992), quienes reportaron que la sedimentación sobre el tejido del coral tiene efectos negativos en la esqueletogénesis; ya que, mientras mayor sea la tasa de sedimentación y mayor la energía hidráulica puede haber mayor abrasión del tejido coralino, lo cual es consistente con Anthony & Fabricius, (2000), quienes observaron que la reducción de la biomasa del tejido coralino ocasiona menor tasa de calcificación. Por otra parte, Abdel-Salam *et. al.*, (1998) reportan que la respiración puede incrementar bajo estas condiciones, lo cual está relacionado con un aumento de la tasa metabólica de los corales, es decir mayor gasto energético bajo estas condiciones. Mientras que Rogers (1990), menciona que este factor puede provocar reducción de la densidad de zooxantelas y consecuente blanqueamiento; y finalmente, mortalidad parcial (Philipp & Fabricius (2003). Aunado a que los nuevos reclutas de coral son más sensibles a la sedimentación y sus tasas de asentamiento son casi nulas bajo dichas condiciones (Fabricius, 2005).

**2) Incremento de nutrientes;** puede ocasionar mayor producción de fitoplancton y en consecuencia de la turbidez del agua y reducir la penetración de luz, provocando también decremento en el rendimiento fotosintético y en consecuencia de la calcificación, crecimiento, y la tasa de fertilización (**Fabricius, 2005**), o favorecer el crecimiento de macroalgas, lo cual resulta en crecimiento excesivo del coral, abrasión y bajo reclutamiento, así como favorecer el aumento de bioerosionadores del arrecife, haciendo más susceptibles a las comunidades arrecifales a disturbios mecánicos como las tormentas (Lirman, 2013). Por lo que, el patrón de extensión linear observado en los *O. faveolata* de la laguna arrecifal, es indicativo de un ambiente más estresante, en comparación con el frente arrecifal.



Ocasionado por los factores descritos anteriormente. Ya que, conforme el mar subía de nivel, se presentaba aporte de sedimento y nutrientes. Sin embargo, tal vez esto no ocurrió de manera continua dado que durante este estadio (+3m) el aumento del nivel del mar fue gradual. Aunado a que en este primer estadio la laguna era estrecha, permitiendo recirculación del agua, favoreciendo la remoción de sedimento y aliviando los efectos de la temperatura (Blanchon, com. pers.), la cual se supone fue más elevada durante el LIG. Lo cual pudo haber dado tiempo a que los *O. faveolata* se recuperaran. Sumado a la ventaja que estos corales presentan de tolerar hasta cierto punto los efectos ocasionados por el aporte de sedimento y el estrés hidrometeorológico (González-Ferrer (2004). Lo cual está relacionado a su asociación con comunidades multiespecíficas de zooxantelas; presentando especies de *Symbiodinium* de los clados **A** y **B**, en las partes altas de la colonia, expuestas a la luz; **C**, generalmente en las partes con más sombra, como los lados, o en aguas más profundas; **D1a** (*S. trenchii*) en colonias expuestas al estrés (Rowan & Knowlton, 1995; Toller *et. al.*, 2001a; Thornhill *et. al.*, 2006b; Kemp *et. al.*, 2008, 2014; LaJeunesse *et. al.*, 2009, 2014).

Estos *Symbiodinium* genéticamente diferentes (Rowan *et. al.*, 1997; Kemp *et. al.*, 2014), presentan diferentes tolerancias térmicas y a la irradianza, lo cual pudo haberle permitido al holobionte responder al estrés que los factores mencionados anteriormente representaron, como lo observaron (Rowan & Knowlton, 1995; Baker, 2003; Iglesias-Prieto *et. al.*, 2004). La gran plasticidad fotoaclimática de *O. faveolata*, se ve reflejada por ejemplo, en el amplio rango de ambientes lumínicos, que ocupa; desde la zona intersticial hasta 80m de profundidad (López-Londoño, 2015), y en su plasticidad morfológica con tendencia a formas planas en ambientes poco iluminados y verticales/foliosas en ambientes altamente irradiados (Hoogenboom *et. al.*, 2008). Por lo que es posible que, esto haya sido una estrategia importante de *O. faveolata* para optimizar el uso de la luz, (Rowan & Knowlton, 1995; Warner *et. al.*, 2006; Green *et. al.*, 2014; Kemp *et. al.* 2014; Bongaerts *et. al.*, 2015; López-Londoño, 2015), conforme la profundidad del agua incrementaba y en un ambiente más turbio por el aporte de sedimento y nutrientes.

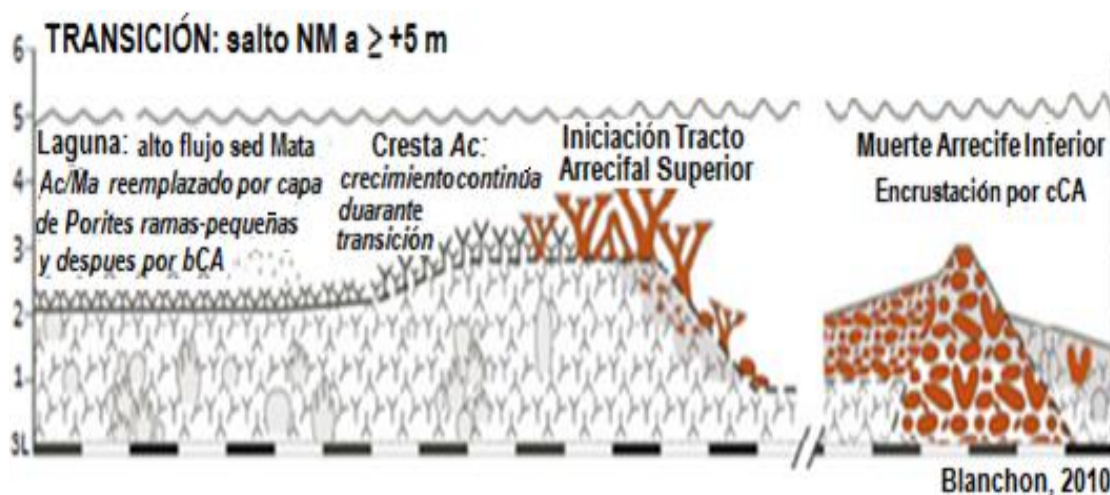


Además de que también pudo haberles conferido cierta tolerancia a los cambios de temperatura, que se pudieron haber presentado durante el primer estadio (+3m de incremento de nivel del mar). Sin embargo, a pesar de la ventaja que pudo haber representado esta plasticidad de su comunidad de *Symbiodinium* en respuesta al ambiente, para *O. faveolata* de la laguna arrecifal durante este estadio. Lo cual probablemente les permitió subsistir en un ambiente estresante. Sin embargo, su patrón de crecimiento indica que su contribución a la formación del arrecife de alcance (Kennedy, 1999) fue menos significativa en comparación con los corales del frente arrecifal, lo cual es un signo de estrés.

Posteriormente, cuando se presentó el salto abrupto del nivel del mar (de 2-3m), este sobrepasó el crecimiento arrecifal y las condiciones de alta energía aumentaron (ambiente de mar abierto) y también el flujo de sedimento, nutrientes y la erosión, fueron mayores (Blanchon, 2010). Conforme la remoción de sedimento fue mayor, y ocurrió erosión en el parche de arrecifes de la laguna, los *O. faveolata* sufrieron mayor deterioro hasta que ya no fueron capaces de recuperarse. Estas condiciones, afectaron eventualmente a todo el arrecife, por lo que llegó un punto cuando este ya no fue capaz de recuperarse. Por lo que, pasó de un modo de alcance a uno de rendimiento, marcando el final del primer estadio de desarrollo arrecifal. Como respuesta, se presentó un retroceso ascendente del arrecife, abandonando las áreas más profundas de crecimiento (Blanchon & Jones, 1995, Locker *et al.*, 1996; Toscano & Lundberg, 1998). Ocasionando que la nueva cresta arrecifal se desarrollara dentro de la antigua laguna, formándose nuevamente un arrecife de alcance (Davies & Montaggioni, 1985; Neumann & Macintyre 1985; Kennedy, 1999), sobre los relictos del antiguo arrecife, marcando el comienzo del segundo estadio de desarrollo arrecifal, como lo observo Blanchon, (2010) en Xcaret. **Fig. 5.10.**



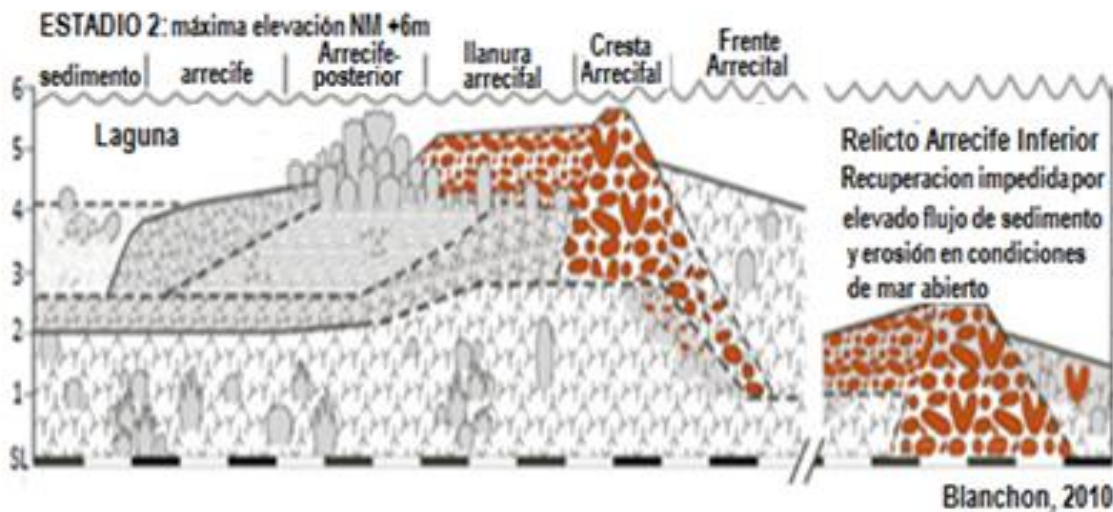




**Fig.5.9** el estadio 1, terminó con el salto (elevación abrupta) del nivel del mar de 2 a 3 m.

Posteriormente, la cresta arrecifal alcanzo la superficie de nivel máximo del mar de hasta +6m, por lo que funciono como barrera, ocasionando que la energía del ambiente disminuyera en la nueva laguna, pero siguió habiendo aporte de sedimento (relleno de la laguna) por el retrabajo que la ola causo del lado del arrecife a barlovento (Kennedy, 1999). Además de que esta vez, la laguna arrecifal que se formo fue mucho más ancha que en el primer estadio (+3m), por lo que hubo menor recirculación, lo cual favoreció un ambiente con temperaturas altas y poca remoción de sedimento (Blanchon, com. pers.). Lo cual ocasiono que en esta etapa, el crecimiento coralino estuviera altamente restringido en la nueva laguna. Estas condiciones adversas, tuvieron gran efecto en el tiempo y tipo de especies que colonizarían esta zona y su crecimiento (Davies *et. al.*, 1985; Lighty *et. al.*, 1978). Por lo que, en este segundo estadio la laguna finalmente fue colonizada por especies tolerantes al sedimento como *Porites* y dominada por algas coralinas ramificadas (Blanchon, 2010). Sin presencia de especies como *Orbicella faveolata*.





**Fig. 5.10;** El retroceso de la cresta, inicio el estadio final de desarrollo del arrecife; el nivel del mar alcanzó hasta 6m.

En resumen, la respuesta de mayor tasa de extensión linear observada en los *O. faveolata* de la laguna arrecifal, durante el primer estadio de desarrollo arrecifal +3m y la presencia solo de especies tolerantes al sedimento en la laguna durante el segundo estadio +6m, se debió a factores que ocasionaron reducción de la calidad del agua en este ambiente, como: incremento de la profundidad, sedimento suspendido, alta concentración de nutrientes, turbidez/disminución en la disponibilidad de luz, alta/poca exposición al oleaje y mayor variabilidad térmica (Shinn, 1966; Hudson, 1982; Lirman & Fong, 2007), conforme el nivel del mar aumento durante el LIG, y a la geomorfología de la laguna y su consecuente desarrollo resultado de estos cambios.

Por otra parte, dado que el frente arrecifal se encuentra en una pendiente, no fue posible determinar a qué estadio de desarrollo arrecifal pertenecían los *O. faveolata* colectados de este ambiente (Blanchon, com. pers.). Sin embargo, son un buen indicador para hacer una comparación de los parámetros de crecimiento entre ambientes. En base a nuestros resultados, llegamos a la conclusión de que las condiciones en el frente por ser de alta energía, pudieron haber sido más favorables para el crecimiento de los *O. faveolata* en comparación con la laguna arrecifal. Dado que las condiciones de mar abierto pudieron haber reducido los efectos causados por factores como la sedimentación y aumento de



nutrientes. Entre ellos y quizá uno de los más importantes; favorecer mayor claridad en la columna de agua, permitiendo una mayor penetración de luz, cuando el nivel del mar aumentaba.

En base a lo anterior, la baja tasa de extensión linear de los *O. faveolata* del frente arrecifal, con valores promedio de  $0.55 \text{ cm/año}^{-1}$ , con mínimos y máximos de  $0.20$  y  $1.02 \text{ cm/año}^{-1}$  respectivamente, los cuales son menores en comparación con los valores de extensión linear obtenidos en este estudio para los *O. faveolata* de la laguna arrecifal tanto fósiles como recientes y corresponden con el rango de valores más bajos reportados para *O. faveolata* en diferentes ambientes modernos del Caribe. **Tabla 5.1.** Podría explicarse como el efecto de una TSO más elevada, ya que también presentan un patrón de crecimiento que concuerda con el observado en corales zooxantelados del Atlántico oeste al presentarse aumento de TSO i.e. en donde la densidad y la tasas de calcificación incrementa mientras que la tasa de extensión linear disminuye al incrementar la TSO, como lo observo Brachert *et. al.*, (2016) en corales fósiles del genero *Solenastrea*, *Porites* y *Orbicella*, de distintos sitios de la plataforma del sur de Florida que datan de hace aproximadamente 3.2, 2.9, 1.8, y 1.2 Ma periodos de tiempo que abarcan del Plioceno medio al Pleistoceno temprano, durante el cuarto interglaciador cuando ocurrió elevación del nivel del mar. Reportando medias de la tasa de extensión linear de  $0.44 \pm 0.19 \text{ cm/año}^{-1}$  (con rangos de  $0.16$  a  $0.86 \text{ cm/año}^{-1}$ ). Lo cual representa un 50% menos de la tasa que presentan los corales arrecifales modernos de ambientes someros. Por lo que estos autores concluyeron que una de las causas de este patrón observado podría deberse a estrés ocasionado por calor relacionado a una TSO globalmente más elevada durante el interglaciador y solo episódicamente moderada por la surgencia intermitente que afectaba la plataforma de Florida.

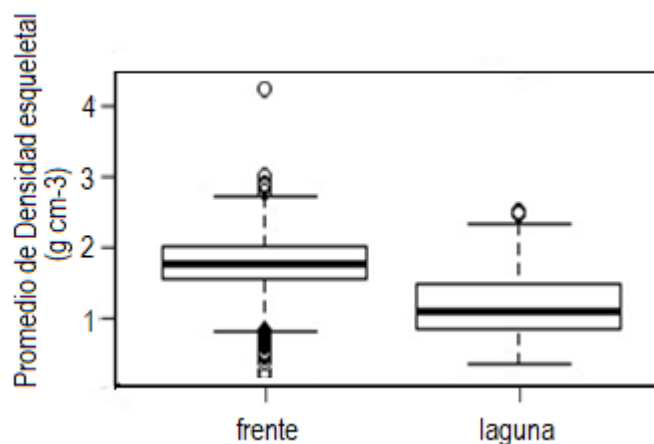
Por otra parte, Vásquez-Bedoya, (2012) por medio de indicadores como la relación Sr/Ca dependiente de la extensión linear anual y de la extensión linear dependiente de la temperatura, y el efecto combinado de la profundidad sobre el coral *Siderastrea siderea*, estimaron que para ambos estadios (+3 y +6m de elevación del nivel del mar), durante el



MIS-5e, la TSO promedio para Xcaret, México fue de  $28.53 \pm 0.46$  y  $28.32 \pm 0.40^\circ\text{C}$  respectivamente, lo cual representa  $\sim 0.4$  y  $0.6^\circ\text{C}$  por encima de la TSO actual preindustrial, industrial y durante el Holoceno. Siendo los mínimos ligeramente más fríos y los máximos más cálidos. Por lo que podemos concluir que los valores de extensión linear obtenidos en este estudio para los *O. faveolata* fósiles del frente arrecifal de Xcaret, fueron efecto principalmente de la temperatura. Concordando con una TSO mayor durante el LIG.

### Diferencias en la Densidad ( $\text{g}/\text{cm}^3$ )

Por su parte, también se observaron diferencias significativas en el promedio de la densidad de las colonias de corales fósiles entre los dos ambientes ( $p = < 2.2e-16 < 0.05$ , Mann-Whitney U Test). En este caso las colonias del frente arrecifal presentaron mayor densidad que las colonias pertenecientes a la laguna arrecifal.



**Fig. 5.11** Se observan diferencias significativas en el promedio de la Densidad ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ) entre los corales del Frente y la laguna arrecifal ( $p = < 2.2e-16$  menor de 0.05, Mann-Whitney U Test). Siendo las colonias de corales del Frente las que mostraron valores de densidad promedio mayores en comparación con los de la Laguna.



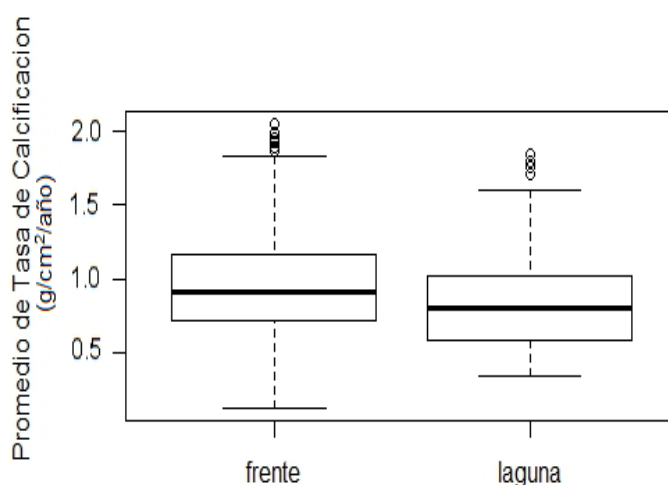
Lo cual es consistente con el patrón observado anteriormente en la tasa de extensión linear, en el cual los corales de la laguna presentaron un promedio mayor en comparación con los corales del frente arrecifal. Dado que, la densidad esquelética es el cociente de variación en la cantidad de acreción esquelética (calcificación) y en la tasa de crecimiento hacia arriba (extensión). Entonces la menor densidad observada en los corales fósiles de la laguna arrecifal, es el resultado del incremento en su tasa de extensión linear en el tiempo. Este patrón observado en los *O. faveolata* fósiles de la laguna de Xcaret y una menor tasa de calcificación (lo cual se describe más adelante), coincide con la respuesta de “stretching modulation of skeletal growth” reportada para *O. annularis* (*M. annularis*) por Carricart-Ganivet & Merino, (2001); Cook *et. al.*, (2002) para *O. faveolata* (*M. faveolata*) de Florida Keys; y Foster (1979), para *O. annularis* (*M. annularis*) de ambientes de la laguna en Jamaica.

Por lo que, la mayor densidad observada en los *O. faveolata* del frente arrecifal, podría explicarse por condiciones ambientales más favorables para el crecimiento; por ejemplo menos aporte de sedimento, por ser un ambiente de mayor energía que la laguna arrecifal. Lo cual es consistente con lo reportado para *Orbicella* (*Montastraea*) que crecen en arrecifes sin influencia terrígena, en donde se ha observado que se presentan los corales de este género con esqueletos más densos (Carricart-Ganivet & Merino, 2001; Cook *et. al.*, 2002; Carricart-Ganivet, 2004). Por otra parte, la claridad del agua también debió haber jugado un papel determinante, permitiendo que los corales recibieran la cantidad de luz necesaria, para construir esqueletos más densos. Esta estrategia de crecimiento ha sido observada en corales modernos del Océano Atlántico, que habitan ambientes con alta disponibilidad de luz (Carricart-Ganivet, 2007).



## Diferencias en la Tasa de Calcificación ( $\text{g}/\text{cm}^2/\text{año}^{-1}$ )

Finalmente, en las pruebas estadísticas se observaron diferencias significativas entre la tasa de calcificación de las colonias de la laguna y del frente arrecifal ( $p= 5.955\text{e-}05 < 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Siendo las colonias de la laguna arrecifal las que mostraron una tasa de calcificación menor, con valores promedio de  $0.92 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  y valores mínimos y máximos de  $0.34$  y  $1.84 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , respectivamente en comparación con las del frente arrecifal, cuyos valores promedio fueron de  $0.98 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , siendo los valores mínimos y máximos de  $0.12$  y  $2.06 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  respectivamente. Lo cual también es consistente con la respuesta de “stretching modulation of skeletal growth”, observada por Carricart-Ganivet & Merino, (2001), en *O. annularis* (antes *M. annularis*), que habitan ambientes estresantes con altas tasas de sedimentación, incremento de nutrientes y baja disponibilidad de luz. En la cual los corales mantienen o incrementan su tasa de extensión linear, mientras que sacrifican densidad, y su tasa de calcificación es más baja.



**Fig. 5.12** En la grafica se observan diferencias significativas en el promedio de la Tasa de Calcificación ( $\text{g}/\text{cm}^2/\text{año}^{-1}$ ) entre los corales del Frente arrecifal y la Laguna arrecifal ( $p= 5.955\text{e-}05 < 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Siendo las colonias de corales del Frente las que mostraron los valores de calcificación promedio mayores en comparación con los de la Laguna arrecifal.



Por lo que, se llegó a la conclusión de que esta respuesta observada en los *O. faveolata* fósiles de la laguna arrecifal de Xcaret pertenecientes al primer estadio (+3m) de incremento de nivel del mar, resultado de un gran derretimiento de los casquetes de hielo y en consecuencia condiciones más cálidas, bajo un escenario de calentamiento global. Lo cual tuvo efecto en el ambiente marino, por lo que los óptimos de factores importantes para el desarrollo de los corales constructores de arrecifes como la cantidad de luz que recibían y la temperatura presentaron variación, lo cual tuvo mayor efecto en el ambiente de la laguna, viéndose reflejado en la tasa de calcificación de los corales de este ambiente, como se describe a continuación:

Dado que el aumento del nivel del mar, trajo consigo efectos como el aporte de sedimento (Tomascik & Sander, 1985; Tilman *et. al.*, 1994; Te, 1997) y nutrientes (Fabricius, 2005), incrementando la turbidez del agua. Estos factores en conjunto provocaron disminución de la cantidad de luz que los corales recibían, teniendo efecto directo sobre su tasa de calcificación (Allemand *et. al.*, 2004; Goreau & Goreau, 1959; Chalker, 1981; Barnes & Chalker, 1990), debido a que sus zooxantelas simbiotas, utilizan este factor para llevar a cabo la fotosíntesis, cuyos productos son indispensables, para la calcificación del coral, ya que mejoran este proceso (Barnes & Chalker, 1990). Por lo que, es posible inferir que los niveles limitados de luz hubieran reducido la actividad fotosintética (Tomascik & Sander, 1985; Lewis, 1997), provocando decremento en la tasa de calcificación (Walker & Ormond, 1982) de los *O. faveolata* de la laguna arrecifal en comparación con los del frente arrecifal.

Por otra parte, dado que otro de los efectos observados en ambientes marinos turbios (Telesnicki & Goldberg 1995), es el incremento en las tasas respiratorias de los corales, lo cual puede desviar grandemente la energía del hospedero del proceso de calcificación y su productividad. Es posible inferir que dado el gran aporte de sedimento que se presentó en la laguna arrecifal cuando el nivel del mar aumentó. Los *O. faveolata* de este ambiente, hubieran presentado una respuesta similar. Lo cual es consistente con lo reportado por Cook *et. al.*, (2002) para *O. faveolata* de Florida Keys, de arrecifes cerca de la costa, que están



expuestos a un mayor aporte de sedimento (Anthony & Fabricius, 2000) en comparación con los de arrecifes lejos de la costa.

Aunado a esto, es posible inferir que los *O. faveolata* hubieran presentado reducción de la densidad de zooxantelas y el consecuente blanqueamiento del coral, como otro de los efectos del aporte de sedimento, como lo observo Rogers (1990). Por lo que, es posible inferir que un efecto similar, hubiera afectado la tasa de calcificación de *O. faveolata* y en casos más graves pudo haber ocasionado mortalidad parcial (Philipp & Fabricius (2003). Adicionalmente, también pudo haber ocurrido disminución de la biomasa del tejido coralino, resultado de la abrasión causada por el efecto combinado del aumento de sedimento y la energía hidráulica del ambiente (Cortés & Risk, 1985; Scoffin *et al.*, 1992). También, es posible que el aporte de nutrientes hubiera favorecido condiciones eutróficas y el consecuente crecimiento de macroalgas, lo cual también pudo haber provocado abrasión del tejido coralino (Lirman, 2013) y en casos más graves pudo haber competido con los corales (Lapointe, 1997; Hughes *et al.*, 1999).

Por otra parte, dado que uno de los efectos más importantes bajo un escenario de calentamiento global, es el incremento de la TSO y una de nuestras hipótesis fue que si hubiera ocurrido un aumento de TSO durante el LIG, esto debió haber quedado registrado en los esqueletos de los corales escleractinios como *O. faveolata* que habitaron en Xcaret durante el primer estadio (+3m) de incremento de nivel del mar. Viéndose reflejado en su tasa de calcificación, la cual puede ser utilizada como un proxy de TSO en los corales escleractinios del genero *Orbicella*, ya que se ha observado que su tasa de calcificación aumenta con el incremento de temperatura, sin embargo con temperaturas por encima de su óptimo de calcificación, la tasa de calcificación comienza a disminuir (Carricart-Ganivet *et al.* 2012).

Por lo que, en este estudio se esperaba observar un patrón similar en este parámetro de crecimiento que nos indicara si ocurrió un incremento de la TSO. Por lo que, los valores





promedio menores de la tasa de calcificación de los *O. faveolata* de la laguna arrecifal en comparación con los del frente arrecifal obtenidos en este estudio, indican una TSO por encima del promedio, durante el primer estadio (+3m) en Xcaret. Lo cual es consistente con lo reportado por Vázquez-Bedoya (2012). Esto apoya la hipótesis propuesta bajo un escenario de calentamiento global, en el cual el nivel del mar era más elevado resultado de un gran derretimiento de los casquetes de hielo y en consecuencia condiciones más cálidas.

Adicionalmente, Vázquez-Bedoya (2012), reporto que durante el MIS-5e, los mínimos de temperatura fueron ligeramente más fríos y los máximos más cálidos que la TSO instrumental registrada de 1950-2009. Observando en general mínimos promedio  $\sim 0.1^{\circ}\text{C}$  por debajo de la TSO instrumental ( $27.53$  a  $28.30^{\circ}\text{C}$ ); mientras que los máximos promedio durante el primer estadio (+3m) estuvieron  $1.2^{\circ}\text{C}$  y durante el segundo estadio (+6m)  $0.5^{\circ}\text{C}$ , por encima de la temperatura instrumental. Siendo la máxima temperatura registrada durante el primer estadio (+3m) de  $29.51^{\circ}\text{C}$  (122.1Ka), y durante el segundo estadio (+6m) de  $29.0^{\circ}\text{C}$  (119.6Ka). Obteniendo, TSO promedio  $1.70^{\circ}\text{C}$  más cálidas que la TSO promedio industrial ( $27.81 \pm 0.22$ ) y  $\sim 5^{\circ}\text{C}$  más cálidas que para el promedio del Holoceno ( $24.37 \pm 0.4$ ) (Lea *et. al.*, 2006).

Por lo que es posible inferir que estos extremos de temperatura hubieran afectado la tasa de calcificación de los *O. faveolata*, ya que se ha observado que las temperaturas extremas máximas (comúnmente  $>30^{\circ}\text{C}$ ) y/o mínimas, por periodos extendidos de tiempo (Lirman, 2013), pueden tener efectos negativos importantes como: afectar el desempeño fotosintético de los simbioses en el tejido coralino (Lesser & Farrel, 2004; Kempt *et. al.*, 2014) y en consecuencia reducir las tasas de calcificación (Marshall & Clode, 2004; Foster *et. al.*, 2014), así como también pueden provocar pérdida dramática de pigmentos fotosintéticos y zooxantelas, lo cual está asociado a eventos masivos de blanqueamiento coralino (Hoegh-Guldberg, 1999; Baker, 2001; Gómez-Campo *et. al.*, 2011), lo cual a su vez, puede tener efectos importantes sobre las tasas de calcificación (Marshall & Clode, 2004; Foster *et. al.*,



2014) y en casos más extremos ocasionar mortalidad significativa de corales (Eakin *et. al.*, 2010).

En casos menos extremos, el blanqueamiento puede ser un proceso reversible, y no siempre provoca la muerte del coral, pero si puede afectar de manera significativa la tasa de calcificación de los corales. Ya que, la pérdida de la zooxantela representa una fuga de energía grave, pues estas microalgas proporcionan al coral hospedero, nutrientes y energía en forma de compuestos de carbono reducidos, que son necesarios para la calcificación (Lirman, 2013). Por lo que es posible inferir que la temperatura hubiera interactuado con los otros factores descritos anteriormente, conforme el nivel del mar aumentaba. Cuyos efectos se sumaron, siendo más intensos en el ambiente de la laguna, y provocando estrés en los *O. faveolata*. Lo cual se vio reflejado en una menor tasa de calcificación en comparación con los corales del frente arrecifal.

Sin embargo, los valores promedio de calcificación obtenidos para los corales de ambos ambientes (laguna y frente arrecifal), se encuentran dentro del rango reportado para *O. faveolata* modernos del Caribe mexicano (ver **Tabla 5.1**). Por lo que, es posible inferir que ciertos mecanismos de adaptación hubieran permitido a los *O. faveolata* persistir en un ambiente estresante durante el primer estadio (+3m) de incremento del nivel del mar en Xcaret. Lo cual pudo estar relacionado con el tipo de zooxantella que estos corales hermatípicos presentan (Helmle *et. al.*, 2011). Ya que, la capacidad de *Orbicella* de cambiar su comunidad de *Symbiodinium* de acuerdo a los factores ambientales antes mencionados, pudo ser una estrategia por ejemplo para recuperarse después de estar sometidas a eventos de estrés como el blanqueamiento, causado por temperaturas extremas (mínimas y/o máximas) como lo observo (Toller *et. al.*, 2001b; Thornhill *et. al.*, 2006b; LaJeunesse *et. al.*, 2009; Kemp *et. al.*, 2014) y por el efecto de otros factores como el aporte de sedimento.

Por otra parte, también es posible que los *O. faveolata* hubieran utilizado estrategias para optimizar el uso de la luz cuando el nivel del mar aumentaba, ya que se ha observado que



las zooxantelas que presentan estos corales, son capaces de aclimatarse individualmente a ambientes con poca luz por cambios en sus sistemas fotosintéticos, lo cual las hace más eficientes para capturar la luz (Parker & Delia, 1997). Lo cual se ve reflejado en una mayor concentración de pigmentos fotosintéticos en el tejido coralino (Falkowski & Dubinsky, 1981; Iglesias-Prieto & Trench, 1994; Langlois & Hoogenboom, 2014). Sin embargo, Cook *et. al.*, (2002) observaron que a pesar de esto, en *O. faveolata* de Florida Keys de sitios cercanos a la costa, los cuales son ambientes más estresantes, la fotosíntesis por unidad de clorofila y su tasa de calcificación fue menor en comparación con la de corales de arrecifes lejos de la costa. Lo cual es consistente con los resultados obtenidos en este estudio, para la tasa de calcificación de los *O. faveolata* de la laguna en comparación con los del frente arrecifal; cuyos valores son de 0.92 y 0.98 g cm<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>, respectivamente. Indicando que la contribución de los *O. faveolata* de la laguna arrecifal a la formación del arrecife de alcance fue menor en comparación con los del frente arrecifal.

Esta plasticidad pudo haber permitido a los *O. faveolata* fósiles mayor tolerancia y/o resiliencia ante los cambios en las variables ambientales ocasionadas por el aumento del nivel del mar y de temperatura. Como resultado, fueron capaces de persistir, ante estos eventos durante el primer estadio (+3m) de incremento de nivel del mar. Por otra parte, es posible inferir que otro de los factores que favorecieron la persistencia de los *O. faveolata* durante este estadio, fue el incremento gradual del nivel del mar, dando tiempo a que los corales se recuperaran. Ya que entre más lento es el aumento de nivel del mar mayor es la habilidad de que el crecimiento de alcance ocurra (Davies & Montaggioni, 1985, Neumann & Macintyre 1985). Posteriormente, en periodos cuando no había incremento de nivel del mar y el arrecife se desarrollaba nuevamente, la cantidad de luz que recibían los corales era mayor. A lo cual, es posible que los *O. faveolata* se hubieran aclimatado utilizando diferentes estrategias en sus sistemas fotosintéticos, como se ha observado en diferentes estudios (Iglesias-Prieto *et. al.*, 2004; Chalker *et. al.*, 1983; Madd *et. al.*, 2007). Permitiéndoles disminuir los efectos adversos sobre el proceso de calcificación en un ambiente con alta insolación (Goreau, 1959; Al-Horani *et. al.*, 2003; Colombo-Palotta *et. al.*, 2010).



Por otra parte, la mayor tasa de calcificación observada en los *O. faveolata* del frente arrecifal, indica condiciones ambientales más favorables. Lo cual podría estar relacionado con la energía del ambiente como se menciono anteriormente, permitiendo mayor recirculación de sedimento y de nutrientes y en consecuencia un ambiente menos turbio. Facilitando la entrada de una mayor cantidad de luz a la columna de agua, y que los corales derivaran más energía a partir de productos metabólicos de la zooxantela, como lo observo Foster (1980). En consecuencia los *O. faveolata* de este ambiente pudieron mantener una mayor tasa de calcificación en comparación con los de la laguna conforme el nivel del mar aumentaba. Por otra parte, si las condiciones ambientales en el frente fueron más favorables para el crecimiento de *O. faveolata* en comparación con la laguna arrecifal. También pudo haberles conferido mayor resiliencia<sup>12</sup> ante los efectos ocasionados por el incremento del nivel del mar y de temperatura que se presentaron durante el primer estadio (+3m) de incremento del nivel del mar.

---

<sup>12</sup> Capacidad de un organismo saludable de resistir y recuperarse rápidamente a los disturbios (Lirman, 2013).



**Tabla 5.1.** Tasa de extensión, densidad y tasa de calcificación de *Orbicella faveolata* para varias localidades del Atlántico tropical. Se incluyen los resultados obtenidos en este estudio con máximos y mínimos de cada parámetro entre paréntesis.

REFERENCIA	LOCALIDAD	PROFUNDIDAD (m)	N	TASA DE EXTENSION LINEAR (cm/año <sup>-1</sup> )	DENSIDAD (g/cm <sub>3</sub> )	TASA DE CALCIFICACION (g cm <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )
Carricart-Ganivet <i>et al.</i> (2000) Dustan (1975); Graus & Macintyre (1982); Tomascik & Sander (1985)	Rango a través del Caribe	–	–	(0.38–0.98)	-	-
Cruz-Piñón <i>et al.</i> , (2003)	Mahahual Cerca de costa (baja energía)	1-2	15	0.6±0.4	-	-
	Banco Chinchorro Lejos de costa (alta energía)			0.5±0.2		
Herrera & Carricart-Ganivet (2011)	Banco Chinchorro	2-3	-	0.75 ± 0.18	-	0.97
Carricart-Ganivet, <i>et al.</i> (2012)	Mahahual	3	-	Mayor que BC-	-	0.96
Carilli <i>et al.</i> (2010)	Turneffe Atoll, Sapodilla Cayes, Utila, Cayos Cochinos) Frente arrecifal	2.5-3	92	0.8	0.98	0.78
Quiroga, (2014)	Península de Yucatán (Puerto Morelos) laguna	2.5	10	0.73 (0.67-0.78)	1.39 (1.25-1.50)	1.00 (0.88-1.15)
Este estudio	Península de Yucatán (Akumal) laguna	0.5-2	1	1.03 (0.54-1.79)	1.21 (1.07-1.79)	1.24 (0.72-1.55)



Este estudio	Península de Yucatán (Bahía Chac) Laguna	0.5-2	1	1.04 (0.51-1.69)	0.97 (0.86-1.09)	1.04 (0.44-1.76)
Este estudio	Península de Yucatán (Xcaret) Frente arrecifal fósil	0-1.24	13	0.55 (0.20-1.02)	1.83 (0.21-2.92)	0.98 (0.12-2.06)
Este estudio	Península de Yucatán (Xcaret) laguna arrecifal fósil	0.7-1.46	6	0.70 (0.34-1.12)	1.34 (0.38-2.06)	0.92 (0.34-1.84)

**Tabla 5.2.** Tasa de extensión, densidad y tasa de calcificación de *Orbicella faveolata* (*Orbicella faveolata*) para Golfo de México y Florida Keys.

REFERENCIA	LOCALIDAD	PROFUNDIDAD (m)	N	TASA DE EXTENSION LINEAR (cm/año <sup>-1</sup> )	DENSIDAD (g/cm <sup>3</sup> )	TASA DE CALCIFICACION (g cm <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )
Kearney (2011)	Flower Garden Banks, Golfo de México			0.88	1.48	1.30
Vaughan, 1915	Florida Keys			0.73	1.43	1.02
Hudson (1981)	Florida Keys Cerca costa Lejos costa			0.2 0.8-0.9	-	-
Cook <i>et. al.</i> (2002)	Florida Keys Long Key Cerca costa Lejos costa	-	96	0.30± 0.86 0.29± 0.95	menor que lejos de la costa	0.77 1.27
Villinski <i>et. al.</i> (2003)	Florida Keys, USA	3 18	14 13	0.61±0.35 0.34±0.36		



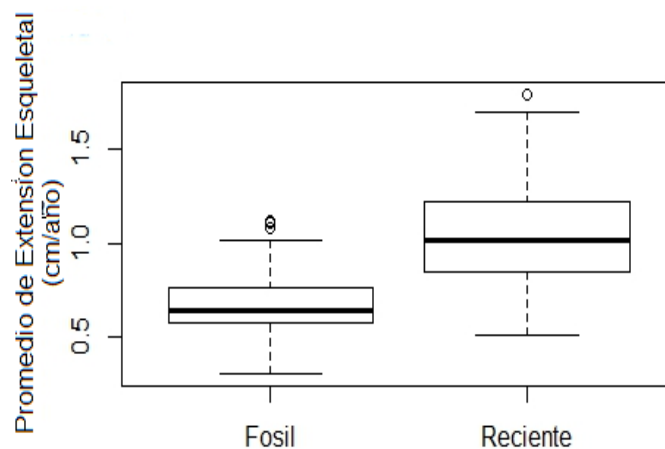
Helme <i>et. al.</i> (2011)	Florida Keys, USA			0.79±0.07	1.18±0.06	0.85-0.97 (0.91±0.06)
Muslic <i>et. al.</i> (2013)	Dry tortugas, Florida (Pulaski Shoal)	3.7 3.4	–	0.67±0.04 0.85±0.07	–	–
Manzello <i>et. al.</i> (2015)	Florida keys Little Conch Reef (>4.5km lejos de costa) bank barrier reef, seaward edge of the shelf ) Cheeca Rocks (<4.5km cerca de costa) parche arrecifal laguna)	5-6	12	0.73±0.029	1.34±0.012	0.97±0.037
		4-5	11	0.97±0.056	1.26±0.031	1.20±0.045

### 5.3.3 DIFERENCIAS EN LA TASA DE CRECIMIENTO DE LOS CORALES FÓSILES VS RECIENTES DE LA LAGUNA ARRECIFAL

#### Tasa de Extensión Linear (cm/año<sup>-1</sup>)

Al comparar la tasa de extensión linear obtenida en este estudio para los corales fósiles contra los recientes, pertenecientes al ambiente de la laguna arrecifal, observamos diferencias significativas ( $p = < 0.05$ , prueba de t). Siendo los *O. faveolata* fósiles, los que presentaron una tasa de extensión linear menor, con valores promedio de 0.70 cm/año<sup>-1</sup>, con mínimos y máximos de 0.34 y 1.12 cm/año<sup>-1</sup>, respectivamente en comparación con las tasas de extensión linear obtenidas para los corales modernos de Akumal, cuyo promedio de extensión linear fue de 1.03 cm/año<sup>-1</sup> con mínimos y máximos 0.54 y 1.79 cm/año<sup>-1</sup>, respectivamente y Bahía Chac, con promedios de 1.04 cm/año<sup>-1</sup>, con mínimos y máximos de 0.51 y 1.69 cm/año<sup>-1</sup>, respectivamente.





**Fig. 5.13** En la figura se observan diferencias significativas en el promedio de la Tasa de extensión Linear ( $\text{cm/año}^{-1}$ ) entre los corales Fósiles y Recientes ( $p= 9.224\text{e-}06 < 0.05$ , prueba de t). Siendo los corales Fósiles de la laguna arrecifal los que mostraron valores de Extensión Linear promedio menores en comparación con los Recientes del mismo ambiente arrecifal.

Este patrón de crecimiento es consistente con lo reportado por Cuevas *et. al.*, (2009), para *O. faveolata* del arrecife de Cañada Honda, Republica Dominicana, al comparar corales fósiles con modernos del Holoceno de ambientes con alto contenido de sedimento. Y con lo reportado por Gischler, (2009) para *Orbicella annularis*, al comparar corales fósiles del Pleistoceno (isotopo marino 5e) en depósitos de Key largo, al sur de Florida y modernos del mismo taxa en la misma área de estudio. Por lo que se llegó a la conclusión de que la menor tasa de extensión linear observada en este estudio para los *O. faveolata* fósiles en comparación con la de corales modernos del ambiente de la laguna arrecifal, indica que una TSO más elevada, en conjunto con otros factores ambientales como el aporte de sedimento y el aumento de nutrientes tuvieron efecto en la tasa de extensión linear de los corales fósiles. Lo cual es consistente con lo reportado por diferentes autores (Dustan, 1975; Baker & Weber, 1975; Hudson, 1981; Cook *et. al.*, 2002; Carricart-Ganivet, 2004; Landon, 1975; Hudson, 1979) en ambientes cercanos a la costa.





Por otra parte, dado que los valores de extensión linear de los *O. faveolata* fósiles de la laguna de Xcaret obtenidos en este estudio (valores promedio de 0.70 cm/año<sup>-1</sup>, con mínimos y máximos de 0.34 y 1.12 cm/año<sup>-1</sup>, respectivamente), se encuentran dentro del rango de valores reportado para corales modernos a través del Caribe (0.38–0.98 cm/año<sup>-1</sup>) (Carricart-Ganivet *et al.*, 2000). Y corresponden con los valores reportados para sitios del Caribe mexicano como Mahahual, 0.6 ± 0.4 cm/año<sup>-1</sup>; Banco Chinchorro, 0.5 ± 0.2 cm/año<sup>-1</sup> (Cruz-Piñón *et al.*, 2003) y 0.75 ± 0.18 cm/año<sup>-1</sup> (Herrera & Carricart-Ganivet, 2011); y Puerto Morelos, 0.73 cm/año<sup>-1</sup>, con mínimos y máximos de 0.67 y 0.78 cm/año<sup>-1</sup>, respectivamente (Quiroga, 2014).

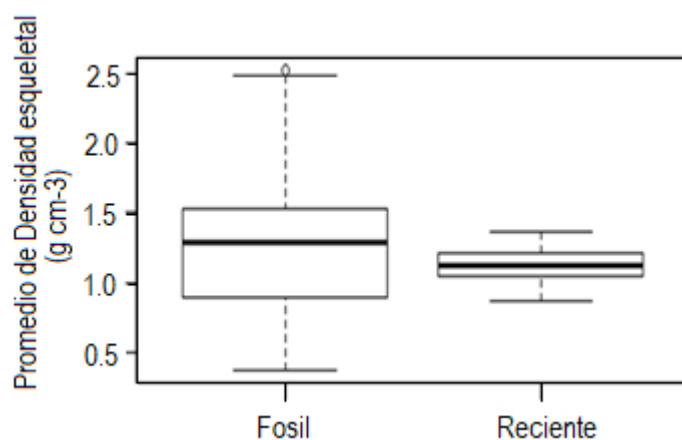
Es probable que los *O. faveolata* fósiles de la laguna arrecifal de Xcaret hubieran tenido tiempo de recuperarse a los efectos de los factores ambientales que se presentaron durante el primer estadio (+3m) de incremento del nivel del mar, ya que como se describió anteriormente estos factores tal vez no se presentaron de manera continua, dando tiempo a que los corales se recuperaran. Lo cual es consistente con Cuevas *et al.* (2009), quienes plantearon que los *O. faveolata* fósiles del arrecife de Cañada Honda, Republica Dominicana lograron sobrevivir en un ambiente con gran aporte de sedimento, debido a que este factor se pudo haber presentado esporádicamente, dando tiempo a que los corales crecieran nuevamente, siendo capaces de sobrellevar la sedimentación y la elevación del nivel del mar. Además, la geomorfología de laguna estrecha pudo haber permitido mayor recirculación del agua, y con ello favorecido la remoción de sedimento, nutrientes, y una temperatura menos elevada. Finalmente, la plasticidad que las zooxantelas de estos corales presentan cuando los factores mencionados anteriormente son estresantes, también pudo haber representado una ventaja.

### Densidad (g/cm<sup>3</sup>)

A pesar de que en el caso de la densidad no se observaron diferencias significativas entre las colonias Fósiles con respecto a las Recientes ( $p = > 0.05$ , Mann-Whitney U Test). En la



grafica podemos observar una diferencia, siendo las colonias de corales fósiles las que presentan una media de densidad un poco mayor en comparación con los corales recientes. Lo cual es consistente con el parámetro de crecimiento observado anteriormente y con el patrón reportado por Carricart-Ganivet (2004) en el Golfo de México y el Caribe para *Orbicella annularis*, al incrementar la TSO, i.e. en el cual la densidad esquelética incrementa, mientras que la extensión decrece. Por su parte, Carricart-Ganivet & Merino (2001), Cook *et al.* (2002) y Carricart-Ganivet (2004), observaron que los esqueletos más densos de *Orbicella* son construidos en donde la TSO es mayor, pero también en arrecifes sin influencia terrígena. Esto último sugiere que el aporte de sedimento en la laguna arrecifal de Xcaret no se presentó continuamente en el periodo de tiempo cuando el mar aumento de nivel hasta +3m, dando tiempo a que los *O. faveolata* se recuperaran.



**Fig. 5.14** En la grafica no se observa Diferencias significativas en el promedio de la Densidad ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ) entre los corales Fósiles y los Modernos de la laguna arrecifal ( $p= 0.2467 > 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Sin embargo, los corales Fósiles mostraron valores de densidad promedio ligeramente mayores que los Recientes.



## Calcificación ( $\text{g/cm}^2/\text{año}^{-1}$ )

Dado que se ha planteado, que el incremento proyectado de temperaturas asociado con el calentamiento global parece conducir a los corales mas allá de sus límites térmicos Hayes & Goreau (1991). Se han realizado estudios que tratan de responder esta pregunta, por medio de la obtención de la tasa de calcificación en corales escleractinios que son los principales constructores de arrecifes tanto fósiles como modernos. Dado que la tasa de calcificación de corales es un indicador de la temperatura del agua en mares tropicales (Lough & Barnes 1997, 2000; Carricart-Ganivet, 2004). Para estimar este parámetro, muchos de estos estudios han utilizado el bandeo de densidad que presentan los corales escleractinios y utilizado la técnica de densitometria. Encontrándose evidencia de una reducción de la tasa de calcificación en corales escleractinios tanto fósiles como modernos en diferentes sitios, debido a estrés térmico por el aumento de la TSO efecto del calentamiento global, ocurrido durante el Último periodo interglaciario y el que se vive actualmente, con influencia antropogénica. En base a estos estudios se han desarrollado modelos que predicen mayores reducciones en la media anual de la tasa de calcificación de los corales zooxantelados modernos con el incremento lineal de  $2.5^{\circ}\text{C}$  de la temperatura media anual del océano que predicen la mayoría de modelos de cambio climático para los océanos tropicales al final de este siglo (IPCC, 2001)).

e.g. Wórum *et. al.*, (2007), quienes observaron un doblete anual, el cual consiste de dos bandas delgadas de alta densidad, y un decremento en la tasa de calcificación media anual, incluso sin blanqueamiento coralino en *Orbicella faveolata* y *O. franksi* que crecen en aguas someras en sitios del Caribe Mexicano como Puerto Morelos, Bahía Chac, Akumal, Xcabel, Punta Ojo de agua y Mahahual. Efecto de un aumento de la TSO de 1985 a 2004, la cual oscilo alrededor de la temperatura optima para la máxima calcificación de *Orbicella* ( $<29^{\circ}\text{C}$  cuando se forman las bandas de alta densidad (HDB), durante los meses más cálidos del año). Identificándolo como un primer signo de estrés térmico claro de que las especies de



coral no se están adaptando rápidamente al incremento de TSO como ha sido sugerido por algunos autores (e.g. Edmunds, 2005).

Por otra parte, Carricart-Ganivet *et. al.*, (2012) encontraron evidencia de reducción en la tasa de calcificación con diferencias entre los géneros de corales masivos modernos *Porites ssp.* que crece en la Gran Barrera Arrecifal (GBR) en Australia y *P. astreoides*, *Orbicella faveolata* y *O. franksi* que crecen en la Barrera Arrecifal Mesoamericana (MBR), específicamente en el Caribe Mexicano, por cada 1°C de incremento de temperatura. Bajo un patrón de calentamiento similar, hicieron predicciones de que las tasas de calcificación serán cercanas a cero en *Porites spp.* (Cuya tasa de calcificación se detiene a 30°C) y se reducirán en un 40% en *Orbicella spp.* (Cuya tasa de calcificación se detiene a 35°C), para el año 2100. Aunque estos últimos no mostraron tener un efecto en su tasa de calcificación relacionado con cambios en la saturación de aragonita ( $\Omega_{ar}$ ) del océano.

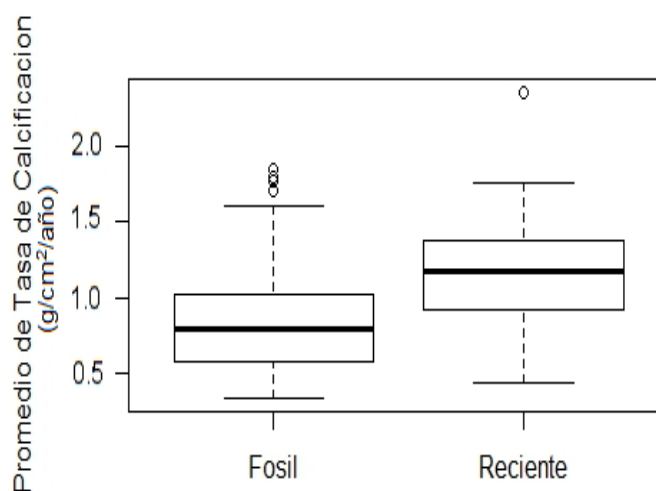
Con respecto al registro fósil, recientemente se encontró evidencia por Brachert *et. al.*, (2016), de una reducción de un 50% en las tasas de calcificación en corales masivos de los géneros *Solenastrea*, *Porites* y *Orbicella* fósiles que crecieron durante el LIG en diferentes sitios del sur de Florida; los cuales presentan valores promedio  $0.38 \pm 0.16 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  con mínimos y máximos de 0.18 y  $0.82 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  respectivamente, asociándolo principalmente al estrés térmico relacionado a las elevadas TSO globales que se presentaron durante el LIG, ya que al parecer el  $\text{pCO}_2$  atmosférico durante el Plio-Pleistoceno tuvo concentraciones similares a las actuales. En base a esto, también sugieren que los sistemas arrecifales modernos podrían estar amenazados por el calentamiento global futuro.

Sin embargo, es necesario realizar más estudios que nos ayuden a responder cual será el futuro de los corales constructores de arrecifes bajo este escenario. Por lo que el objetivo de este estudio, se centro en estimar la tasa de calcificación de uno de los principales constructores de arrecifes del atlántico como lo es *Orbicella faveolata*. Este parámetro se estimo tanto en fósiles de Xcaret que crecieron durante el LIG cómo en corales modernos de la misma especie que crecen en Bahía de Akumal y Bahía Chac y se compararon entre si y



también con tasas de calcificación reportadas para *Orbicella faveolata* modernos en otros sitios del Caribe Mexicano.

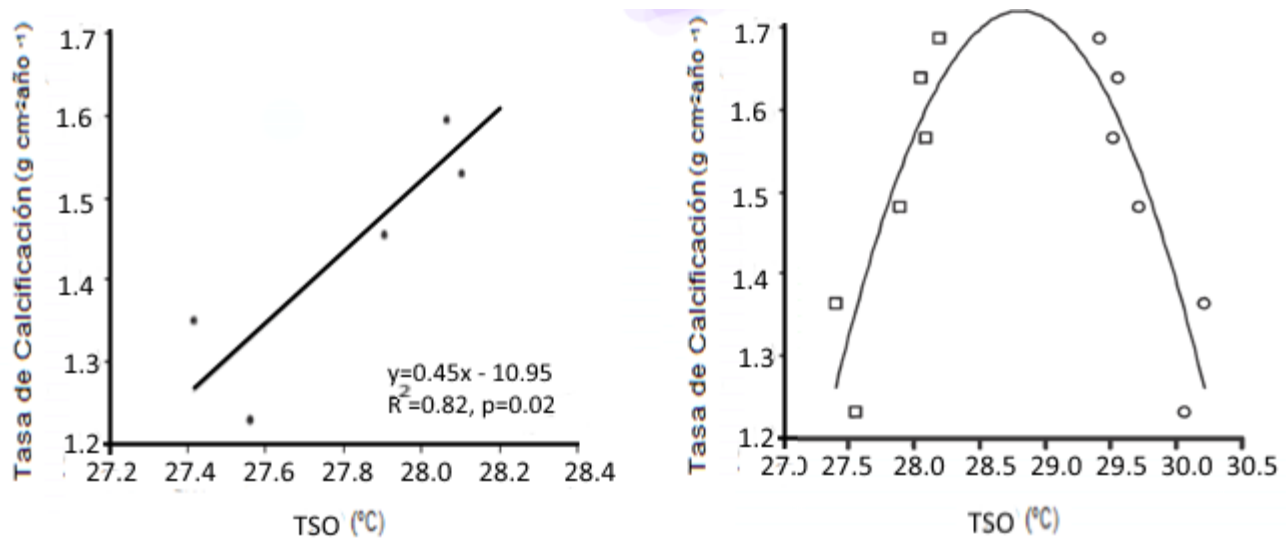
En los resultados obtenidos en este estudio, observamos diferencias significativas en la tasa de calcificación entre los corales fósiles y recientes ( $p = < 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Siendo los corales fósiles de Xcaret de la laguna arrecifal los que presentaron una media en la Tasa de Calcificación menor con valores promedio de  $0.92 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  con mínimos y máximos de  $0.34$  y  $1.84 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  respectivamente al compararlos tanto con los *O. faveolata* fósiles del frente arrecifal de Xcaret, los cuales presentan valores promedio de  $0.98 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  con mínimos y máximos de  $0.12$  y  $2.06 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  respectivamente **Fig. 5.14**. Como con los corales recientes de la laguna arrecifal de la Bahía de Akumal; cuyos valores promedio son de  $1.24 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  con mínimos y máximos de  $0.72$  y  $1.55 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , respectivamente y Bahía Chack; con valores promedio de  $1.04 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  con mínimos y máximos de  $0.44$  y  $1.76 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  respectivamente **Fig. 5.16**. Estos últimos valores son consistentes con los reportados para el Caribe Mexicano por diferentes autores **Tabla 5.1**.



**Fig. 5.15** En la gráfica se observan diferencias en el promedio de la Tasa de Calcificación ( $\text{g/cm}^2/\text{año}^{-1}$ ) entre los corales Fósiles en comparación con los de Recientes de la Laguna arrecifal ( $p = 6.139\text{e-}05 < 0.05$ , Mann-Whitney U Test). Los corales de Fósiles mostraron valores de calcificación promedio menores que los Recientes



Por lo que bajo la premisa de que en los corales constructores de arrecifes como *Orbicella*, conforme aumenta la temperatura la tasa de calcificación aumenta, hasta alcanzar un máximo cuando la oscilación de TSO no excede 28.8°C en el Caribe Mexicano (Hudson 1981; Carricart-Ganivet et. al. 1994, 2000; Wórum et. al., 2007), después del cual en general el crecimiento y las tasas de calcificación se reducen como signo de estrés en condiciones térmicas subóptimas (Carricart-Ganivet et. al., 2012) Fig. Lo cual también los hace más susceptibles a otro tipo de estresores (Goreau & MacFarlane, 1990; Marshall & Clode 2004).



**Fig.5.16** A la izquierda se muestran los datos de la tasa de calcificación para *O. annularis* y *O. faveolata* obtenidos por Carricart-Ganivet (2004) creciendo en un gradiente espacial (promedio anual) de TSO en el mar Caribe. La curva de ajuste está dada por: tasa de calcificación =  $0.51 \text{ SST} - 12.85$  ( $r^2 = 0.82$ ,  $P < 0.002$ ). A la derecha se muestra la Curva Gaussiana de distribución teórica para estos mismos datos. Los cuadros muestran los datos obtenidos por Carricart-Ganivet (2004) y los círculos son sus correspondientes valores simétricos (i.e. imagen de espejo), asumiendo que la máxima tasa de calcificación ocurre a 28.8°C. La ecuación para la curva de calcificación es: tasa de calcificación =  $-0.21T^2 + 12.26T - 174.86$ , en donde la temperatura (T) está en grados Celsius. Tomado de Wórum et. al., 2007.



Se llegó a la conclusión de que los valores menores de la tasa de calcificación obtenidos en este estudio, para los *O. faveolata* fósiles de la laguna arrecifal de Xcaret que crecieron durante el primer estadio (+3m) de incremento de nivel del mar (promedio de  $0.92 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  con mínimos y máximos de  $0.34$  y  $1.84 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$  respectivamente). En comparación con los modernos de Akumal y Bahía Chac, de la laguna arrecifal, podrían estar reflejando estrés térmico relacionado al incremento de TSO que se presentó bajo el escenario de calentamiento global que ocurrió durante el LIG. En donde de acuerdo a Vázquez-Bedoya, (2012) la TSO en Xcaret fue de  $28.50 \pm 0.45 \text{ }^\circ\text{C}$ , lo cual representa  $\sim 0.6^\circ\text{C}$  por encima de la actual. Siendo consistente con los estudios que reportan medias anuales de calcificación reducidas y que proyectan mayores reducciones en un futuro para los corales masivos de ambientes someros que son los principales constructores de arrecifes del atlántico. Principalmente por estrés térmico ocasionado por TSO elevadas efecto del calentamiento global que se presenta actualmente y que incrementa de manera acelerada. e.g. Carricart-Ganivet *et. al.*, (2012), quienes reportaron, una reducción significativa histórica de aproximadamente 20% en la tasa de calcificación (valores promedio de  $0.97 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) de *O. faveolata* modernos que crecen en Banco Chichorro en el Caribe Mexicano, en un intervalo de 24 años (1985 a 2009). Debido a estrés térmico por un incremento de  $0.6^\circ\text{C}$  (equivalente a  $2.4^\circ\text{C}$  por siglo) en la TSO en este sitio.

Por otra parte, es posible inferir que además de la temperatura, la luz haya sido otro factor que afectó la tasa de calcificación de *O. faveolata* fósiles de la laguna arrecifal de Xcaret. Debido a que la cantidad de luz que penetra la columna de agua y pudo ser aprovechada por los corales en el proceso de calcificación, se redujo al aumentar la turbidez por el aporte de sedimento, nutrientes y la profundidad. Limitando la capacidad fotosintética de la zooxantela, y afectando la tasa de calcificación de *O. faveolata* conforme el nivel del mar aumentó. Dichos efectos pudieron estar moderados episódicamente, por un incremento de nivel del mar gradual, y la geomorfología de la laguna que pudo propiciar un ambiente relativamente benigno, lo cual les permitió a los corales persistir durante este estadio. Pero con signos de estrés significativo, ocasionado principalmente por el aumento de TSO, lo cual se vio reflejado en una reducción de su tasa de calcificación.



Ya que, aunque la comunidad del arrecife en condiciones saludables (estructura trófica intacta, alta diversidad de organismos, y buena calidad del agua), tiene la capacidad de recuperarse (resiliencia) a los disturbios. Sin embargo, cuando múltiples factores estresantes se suman o cuando los umbrales del disturbio son excedidos, los arrecifes de coral pueden entrar en un estado alternativo de degradación a partir del cual es cada vez más difícil de recuperarse (Lirman, 2013). En base a lo anterior es posible que durante el primer estadio (+3m) de incremento del nivel del mar. Tal vez los *O. faveolata* de la laguna arrecifal hubieran sido capaces de recuperarse hasta cierto grado pero conforme los efectos de los factores estresantes se fueron sumando, les fue cada vez más difícil recuperarse. Ya para el segundo estadio (+6m) de incremento de nivel del mar, los corales no se encontraban en un estado óptimo, por lo que conforme los factores estresantes y la rapidez con que estos se presentaron aumentaron, llegó un punto cuando los corales no fueron capaces de recuperarse. Finalmente cuando ocurrió retroceso de la cresta arrecifal en la antigua laguna y el arrecife comenzó a crecer nuevamente, la nueva laguna arrecifal que se formó fue más ancha, favoreciendo un ambiente con poca recirculación, y en consecuencia gran aporte de sedimento y temperaturas más elevadas, en donde prosperaron especies tolerantes al sedimento, sin la presencia de especies masivas como *O. faveolata*. Por lo que se llegó a la conclusión de que la capacidad de recuperarse de los *O. faveolata* fósiles de Xcaret, durante el LIG, estuvo fuertemente relacionada al tipo de ambiente arrecifal en el cual crecieron los corales así como a la rapidez con la que ocurrieron los cambios ambientales.

Aunque se ha observado que los corales hermatípicos son organismos resilientes dada su persistencia geológica, por la habilidad de adaptación y aclimatación que han desarrollado a través del tiempo ante condiciones ambientales cambiantes. Lo cual se debe principalmente a su asociación simbiótica con sus zooxantelas, e.g. los corales escleractinios y sus zooxantelas presentan diferente tolerancia a la temperatura de acuerdo a la región geográfica en la que se encuentran (Coles *et. al.*, 1976). Y en el caso particular de *O. faveolata*, estos presentan la ventaja de tolerar factores estresantes como la temperatura y la luz, dada la plasticidad de su asociación simbiótica con diferentes tipos de zooxantelas. Sin embargo, bajo el escenario de calentamiento global antropogénico actual, durante el cual en los últimos





20 años se han registrado rápidos incrementos en la temperatura oceánica; viéndose reflejado en un aumento del efecto de blanqueamiento, a través de los arrecifes a nivel global en las últimas décadas, lo cual sugiere que los corales no se han aclimatado o adaptado a estos cambios, debido a alguna de estas posibilidades: (a) La naturaleza estacional y esporádica del estrés térmico es tal que los cambios aclimatatorios no ocurren al mismo grado o magnitud que el estrés térmico; (b) el rango de variación ambiental al cual los corales y sus zooxantelas pueden aclimatarse ha sido excedido y/o; (c) las tasas de cambio en la temperatura del mar son demasiado rápidas para que la adaptación ocurra a tiempo (Hoegh-Guldberg, 1999).

En base a lo anterior, y dado que la habilidad de los corales y sus zooxantelas simbiotes para adaptarse o aclimatarse a dichas condiciones (Berkelmans & Van Oppen, 2006; Bijlsma *et al.*, 1995) dependerá en gran medida de la escala de tiempo a la cual ocurran estos cambios (Hoegh-Guldberg, 1999). Aunado al estado de salud de los corales, los cuales en la actualidad se ven cada vez más deteriorados, principalmente por los efectos del cambio climático; que ha ocasionado un rápido incremento de la temperatura principalmente por el aumento de gases de efecto invernadero como el CO<sub>2</sub> efecto de la actividad antropogénica. Causando, incremento en la TSO, elevación del nivel del mar incremento en la actividad de las tormentas (NOAA, 2016). Además el incremento del CO<sub>2</sub> en la atmosfera cambia la química del océano, ocasionando decremento en el estado de saturación de aragonita en el agua de mar y cambios de acidez al incrementar  $p\text{CO}_2$  (Kleypas *et al.*, 1999). Lo cual se ha planteado como una amenaza potencial para los corales constructores de arrecifes, ya que junto con el incremento de TSO que ha ocasionado eventos de blanqueamiento cada vez más frecuentes, también se ha observado un decremento importante de la tasa de calcificación.

Además se deben tomar en cuenta otros factores como la sobrepesca y la contaminación proveniente de los contenedores, el desarrollo costero y escurrimiento por la agricultura, daño por embarcaciones, desechos marinos y especies invasoras (NOAA, 2016). Este conjunto de factores, tienen efectos negativos en el crecimiento coralino y la reproducción, pueden causar enfermedades y en casos más graves mortalidad de corales. Afectando la función ecológica



del ecosistema arrecifal. Por lo que los ambientes arrecifales en la actualidad se enfrentan a mayores retos que los del pasado, limitando su capacidad de recuperarse a los efectos del calentamiento global que causan principalmente TSO más elevadas y elevación del nivel del mar. Por lo que se ha proyectado que si los corales no se aclimatan o adaptan eficazmente a este aumento de temperaturas en las próximas décadas, se enfrentarían a una muerte masiva (Ware, 1997; Hoegh-Guldberg, 1999; Done *et. al.*, 2003; Berkelmans *et. al.*, 2004).

#### 5.4. CONCLUSIONES

- **Variables que afectaron la Tasa de Crecimiento de *O. faveolata* en la laguna y el frente arrecifal de Xcaret en el primer estadio +3m de incremento del nivel del mar durante el Último Interglaciario.**

Diversas variables ambientales como la luz, el estado de saturación de carbonatos, turbidez del agua, exposición al oleaje y tasa de reproducción, afectan la tasa de crecimiento (tasa de extensión linear, densidad y calcificación) de los corales. Sin embargo, la temperatura ha mostrado ser particularmente importante. En el género *Orbicella* se ha observado que en general al aumentar la temperatura, "la tasa de extensión linear disminuye, mientras que la densidad y la tasa de calcificación aumentan". Sin embargo si la temperatura media anual excede el límite normal para la máxima calcificación que ocurre durante los meses más cálidos del año en el Caribe Mexicano, la tasa de calcificación disminuye como signo de estrés. Por lo que esta correlación fue utilizada en este estudio al obtener la tasa de crecimiento de los corales escleractinios *Orbicella faveolata* fósiles, utilizados como proxy para reconstruir la TSO durante el primer estadio de desarrollo arrecifal en Xcaret cuando el mar aumento de nivel +3m bajo el escenario de calentamiento global que se presento durante el LIG. En el que se ha planteado que los promedios de temperatura fueron mayores que los actuales, efecto del derretimiento de los casquetes de hielo.

Al estimar y comparar los parámetros de crecimiento de *O. faveolata* fósiles de la laguna y del frente arrecifal de Xcaret, se encontró que los corales fósiles de la laguna, presentaron un patrón de crecimiento que corresponde con el denominado "stretching



modulation of skeletal growth”, en el cual la tasa de extensión linear aumenta mientras que la densidad y la tasas de calcificación disminuyen. Patrón que se ha observado en corales del genero *Orbicella* que viven en ambientes con factores estresantes. Por lo que se llego a la conclusión de que además de la temperatura, factores adicionales como el aporte de sedimento, nutrientes, la energía del ambiente, la profundidad, efecto del aumento del nivel del mar. También afectaron la tasa de crecimiento de los *O. faveolata*, teniendo mayor efecto en el ambiente de la laguna arrecifal.

Sin embargo los valores de la tasa de calcificación observados en los *O. faveolata* de la laguna arrecifal, a pesar de ser menores que los del frente arrecifal, se encuentran dentro del rango reportado para *O. faveolata* modernos del mismo ambiente arrecifal en el Caribe Mexicano. Por lo que fue posible inferir que los corales de la laguna arrecifal de Xcaret fueron capaces de sobrellevar los factores estresantes hasta cierto grado; lo cual pudo estar asociado principalmente a tres factores: 1) La plasticidad que presenta *O. faveolata* ante factores estresantes como la temperatura y la luz, la cual esta conferida por presentar distintos tipos de zooxantelas. 2) Incremento gradual del nivel del mar (+3m) durante el primer estadio de desarrollo arrecifal; permitiendo que los factores estresantes no ocurrieran de manera continua, dando tiempo a que los corales se recuperaran. 3) La morfología de la laguna arrecifal; laguna angosta con recirculación de agua, favoreciendo la remoción de sedimento y aliviando los efectos de la temperatura. Estos factores en conjunto favorecieron las condiciones para la persistencia de ciertas especies como los corales masivos *O. faveolata*, en el ambiente de la laguna arrecifal de Xcaret, durante el primer estadio de desarrollo arrecifal, los cuales sin embargo tuvieron una contribución a la formación del arrecife de alcance menor que los *O. faveolata* del frente arrecifal, lo cual se vio reflejado en su menor tasas de calcificación, lo cual es un signo de estrés.



Por otra parte, en los *O. faveolata* del frente arrecifal de Xcaret, se observó un patrón de crecimiento como el que generalmente presenta *Orbicella* al aumentar la temperatura, en el cual la tasa de extensión linear disminuye, mientras que la densidad y la tasa de calcificación aumentan”. Presentando valores de extensión linear menores que los de *O. faveolata* fósiles de Xcaret y modernos de Akumal y Bahía Chac que vivieron en el ambiente de la laguna arrecifal y corresponden con los más bajos reportados para *O. faveolata* modernos de diferentes sitios del Caribe mexicano. Lo cual refleja una TSO más elevada en Xcaret, concordando con un escenario de calentamiento global en el cual las temperaturas fueron más elevadas durante el LIG.

Por otra parte, la tasa de calcificación más elevada de los *O. faveolata* fósiles del frente en comparación con los de la laguna arrecifal de Xcaret, reflejan que los factores estresantes mencionados anteriormente como el aporte de sedimento y el aumento de la concentración de nutrientes, tuvieron menor efecto en este ambiente en comparación con la laguna arrecifal. Permitiendo condiciones más favorables para el crecimiento de *O. faveolata*, lo cual estuvo determinado principalmente por: 1) la energía del ambiente; la cual fue mayor en comparación con la laguna, permitiendo un ambiente con mayor claridad del agua, que favoreció la tasa de calcificación de los *O. faveolata*, y les confirió mayor resiliencia. 2) Incremento gradual del nivel del mar (+3m) durante el primer estadio de desarrollo arrecifal; permitiendo que los factores estresantes no ocurrieran de manera continua, dando tiempo a que los corales se recuperaran, por lo que contribuyeron a la formación del arrecife de alcance en mayor magnitud que los *O. faveolata* de la laguna arrecifal.

Por otra parte, al comparar la tasa de crecimiento de los *O. faveolata* fósiles de la laguna arrecifal de Xcaret con los corales modernos de la misma especie y del mismo ambiente de Bahía Chac y Akumal obtenidas en este estudio y con la reportada para otros sitios del Caribe Mexicano. Observamos que la tasa de extensión linear y de calcificación de



los corales fósiles fue menor, indicando una TSO más elevada. Lo cual concuerda con un escenario de calentamiento global durante el LIG.

- **Que causo que los corales no se recuperaran y finalmente sucumbieran dando lugar a un arrecife de rendimiento?**

Probablemente el estrés térmico fue el factor que en primera instancia tuvo efecto sobre la tasa de crecimiento de los corales, y posteriormente se combinara con otros factores estresantes, conforme el nivel del mar incremento durante el primer estadio (+3m). Cuando se conjugan múltiples estresores, se compromete la capacidad de recuperación de los organismos del arrecife, lo cual puede ocasionar un estado alternativo de degradación del arrecife, a partir del cual es cada vez más difícil de recuperarse. Por lo que es posible que cuando finalmente ocurrió un salto abrupto del nivel del mar de 2-3m, y el mar alcanzo +6m sobre su nivel actual en Xcaret, marcando el inicio del segundo estadio de desarrollo arrecifal; los *O. faveolata* y las otras especies que conformaban el arrecife no fueron capaces de retornar a su estado inicial saludable y recuperarse, provocando un arrecife de rendimiento, seguido por un retroceso de la cresta arrecifal en la antigua laguna. Por lo que durante el segundo estadio de desarrollo arrecifal los factores que provocaron que especies de corales como *O. faveolata* no se recuperaran en el ambiente de la laguna arrecifal fueron: 1) El gran aporte de sedimento; en donde prosperaron especies ramificadas tolerantes al sedimento y algas coralinas, sin presencia de especies masivas como *O. faveolata* 2) la geomorfología de la laguna; laguna más ancha que en el primer estadio, promoviendo un ambiente con poca recirculación, gran aporte de sedimento y temperaturas más elevadas.



- ***Orbicella faveolata* fósiles de Xcaret del Último Interglaciario como proxy ambiental que puede dar pistas sobre el futuro de *O. faveolata* que vive en el Caribe Mexicano en el Interglaciario Actual, bajo el escenario de calentamiento global antropogénico.**

Los corales escleractinios como los *O. faveolata* que crecieron durante el periodo preindustrial, vivieron en un ambiente pristino a diferencia de los actuales afectados por la influencia antropogénica. Sin embargo, bajo un escenario de calentamiento global como el que se presentó durante el LIG, que ocasionó principalmente aumento de TSO y del nivel del mar. Como se observó en Xcaret, en donde se presentaron dos estadios de incremento del nivel del mar (+3 y +6m), durante los cuales el ecosistema arrecifal se vio sometido a factores estresantes, los cuales tuvieron consecuencias negativas sobre la tasa de crecimiento de los corales, como se observó en este estudio en los corales escleractinios *O. faveolata* de la laguna y frente arrecifal, que crecieron durante el primer estadio de incremento de nivel del mar, los cuales presentaron una tasa de calcificación reducida. Siendo consistente con el estudio de Brachert *et. al.*, (2016), quienes reportaron decrementos de un 50% en las tasas de calcificación en corales masivos fósiles del LIG de los géneros *Solenastrea*, *Porites* y *Orbicella* de diferentes sitios del sur de Florida, principalmente como consecuencia de temperaturas elevadas, relacionadas con el calentamiento global.

De acuerdo a lo mencionado anteriormente es posible inferir que bajo el escenario de calentamiento global antropogénico actual, los corales escleractinios podrían verse seriamente amenazados en un futuro. Ya que desde 1970 a gran escala en el Atlántico se comenzó a observar una reducción de 40%, en las tasas de calcificación de corales escleractinios de diferentes géneros incluyendo a *Orbicella*, debido a estrés térmico y al incremento en la frecuencia de eventos masivos de blanqueamiento. Ocasionado principalmente por la rápida elevación de la temperatura media en superficie en casi la totalidad del planeta, por el aumento acelerado de los gases de efecto invernadero efecto de la utilización de combustibles fósiles desde la época industrial. Observándose un aumento progresivo en la temperatura de la superficie terrestre en cada una de las



últimas tres décadas, mayor que en cualquier década precedente desde 1850, el cual ha sido más marcado en las regiones polares septentrionales. Con un registro de hasta 0.85°C durante el periodo de 1880 y 2012. De la cual más del 60% se almacena en la capa superior del océano (0-700m) y aproximadamente el 30% por debajo de 700m; Por lo que se ha registrado un calentamiento de alrededor de 0.11°C en los 75 metros superiores (TSO) por decenio entre 1971 y 2010. En base a estos registros se han desarrollado modelos que proyectan que bajo un escenario con aumento de emisiones de gases de efecto invernadero relativamente limitado, la temperatura media en superficie para finales del siglo XXI (2081-2100) en relación con 1986-2005. Aumentara de 0.3 a 1.7°C mientras que bajo un escenario con emisiones muy altas, se proyecta un aumento de 2.6 a 4.8°C, en comparación con la era preindustrial (IPCC, 2013).

Por otra parte, se ha observado una acelerada redistribución de carbono de la Tierra, por el gran aumento en la concentración de CO<sub>2</sub>, el gas de efecto invernadero que ha ocasionando cambios en la química del océano, al ser absorbido en una proporción de alrededor de 30%. Por lo que se ha observado un aumento de pCO<sub>2</sub> y la consecuente acidificación del océano, registrándose una disminución de 0.1 en el pH del agua del océano superficial desde finales de 1980. Reflejándose en la reducción del estado de saturación de aragonita del océano ( $\Omega_{ar}$ ) (IPCC, 2013). Por lo que se ha planteado que esto también podría tener repercusiones en la tasa de calcificación de los corales. Sin embargo, se espera que la acidificación del océano cause solo decrementos sub-letales, ya que incluso sin acidificación, como ocurrió durante el LIG, en donde existe evidencia de que la saturación de aragonita fue similar a la actual. Se observo que el estrés ocasionado por las agudas temperaturas relacionadas con el calentamiento global fue el factor principal que causo decrementos en las tasas de calcificación de los corales escleractinios Brachert *et. al.*, (2016). Por lo que es posible inferir que en un futuro la temperatura será el factor principal que afectara las tasas de calcificación de los corales.



Por lo que es probable que las tasas de calcificación reducidas en los corales escleractinios principales formadores de arrecifes en el Atlántico, asociadas con el calentamiento global antropogénico, que ya se observan en la actualidad e.g. Carricart-Ganivet *et. al.*, (2012), quienes encontraron evidencia de reducción en la tasa de calcificación con diferencias entre los géneros de corales masivos modernos *Porites ssp.* que crecen en la Gran Barrera Arrecifal (GBR) en Australia y *P. astreoides*, *Orbicella faveolata* y *O. franksi* que crecen en la Barrera Arrecifal Mesoamericana (MBR), específicamente en el Caribe Mexicano. Los hará más vulnerables, lo cual tendrá repercusiones a gran escala. En el caso de *Orbicella spp.*, cuya forma de crecimiento implica que inviertan sus recursos de incremento de calcificación para construir esqueletos más densos, cuando sus tasas de calcificación se reducen, su contribución a la formación de la estructura arrecifal se ve limitada. Además de que son más vulnerables a erosión física y biológica. Lo cual podría tener serias consecuencias para la persistencia de la estructura arrecifal, sobre todo porque ya se han observado reducciones de la tasa de calcificación de otras especies principales formadoras de arrecifes como *Siderastrea*.

Particularmente porque durante el Holoceno no se ha observado una importante acreción arrecifal, y desde mediados de 1980 se ha observado un amplio decremento de los corales escleractinios ramificados que presentan rápidas tasas de crecimiento como *A. palmata* y *A. cervicornis*, los cuales forman la estructura primaria del arrecife. Lo cual ha traído como consecuencia el aplanamiento de los arrecifes en el Caribe. Por lo tanto, cualquier cosa que impacte en las estrategias de crecimiento de otras especies principales formadoras de arrecifes a nivel de género, como son los efectos negativos que conlleva el Calentamiento Global Antropogénico (AGW): blanqueamiento, enfermedades, incremento en la intensidad de huracanes, acidificación y el impacto deletéreo del calentamiento oceánico que ya ha ocasionado disminución de sus tasas de calcificación. Podría potencialmente romper la estructura de la diversa comunidad que conforma los sistemas arrecifales del Atlántico (Carricart-Ganivet *et. al.*, 2012). Tal vez





las comunidades de fondo duro con pequeñas, dispersas cabezas aisladas de coral persistan, dominadas por especies que son más resistentes que otras a los efectos del AGW, pero la persistencia de la estructura arrecifal en el futuro cercano es incierta.

Por otra parte, no se descarta la posibilidad de que en el futuro cercano, se presentara un escenario similar al ocurrido durante el LIG, en Xcaret cuando se presentó un rápido incremento catastrófico del nivel del mar de  $> 45$  mm/año en 150-300 años (Blanchon & Shaw 1995), que pudo sobrepasar el crecimiento arrecifal causando un arrecife de rendimiento y como respuesta de los arrecifes, un retroceso ascendente de la cresta arrecifal, abandonando las áreas más profundas de crecimiento (Blanchon & Jones 1995, Locker *et. al.*, 1996. Toscano & Lundberg 1998), como se observó en Xcaret (Blanchon, 2010). Ya que se ha observado que la tasa de elevación media del nivel del mar desde mediados del siglo XIX ha sido mayor que la tasa media registrada durante los últimos dos milenios. Durante el último siglo el nivel medio global del mar se elevó 0.19m debido principalmente a expansión térmica del agua del mar y la transferencia de hielo de glaciares y casquetes de hielo hacia el agua de los océanos, que son resultado del calentamiento global (Church *et. al.*, 2001; IPCC, 2001a; Holgate & Woodworth, 2004)). De acuerdo a proyecciones globales, se espera que el incremento del nivel del mar se acelere en las próximas décadas (IPCC, 2001a), el cual será mayor hacia el año 2100, proyectándose una elevación de 0.88m (IPCC, 2013).

En conclusión, el AGW, tiende a ser negativo en casi todos los aspectos, por lo que continúa en el grupo de eventos que han ocurrido en las décadas pasadas que tal vez evitaran la recuperación de los arrecifes en el futuro cercano ya que este sistema se encuentra muy finamente sincronizado con el contexto ambiental predominante durante los últimos cientos de miles de años (Pandolfi & Jackson, 2006). Por lo que algunos investigadores predicen consecuencias para los ecosistemas de arrecifes de coral a escala global, con una pérdida casi completa de los arrecifes y sus servicios para mediados del siglo XXI (Hoegh-Guldberg *et. al.* 2007) en los trópicos. Existiendo la



posibilidad de que estos ecosistemas migren a mayores latitudes. De aquí la importancia de realizar más estudios con alta precisión utilizando como proxys de temperatura y otras variables ambientales a los corales escleractínios fósiles que vivieron en periodos interglaciares pasados y compararlos con los modernos

- **Importancia de este estudio**

Es el primer estudio que utiliza como proxy ambiental de temperatura la tasa de calcificación del coral escleractinio *O. faveolata* fósiles de Xcaret del LIG, y hace una comparación con corales modernos de la misma especie que viven en otros sitios el Caribe mexicano. Lo cual podría dar más pistas sobre el futuro de esta especie de coral y su efecto sobre la persistencia de los arrecifes del Caribe Mexicano bajo el escenario de calentamiento global antropogénico actual, el cual ocurre a escala acelerada.

## Retos y Dificultades

La principal dificultad para la realización de este estudio fue la identificación de especies, dado que la especie *O. faveolata* corresponde al complejo de especies *Orbicella annularis* (antes *Montastraea annularis*, el cual incluye 3 especies diferentes: *M. annularis*, *M. faveolata* y *M. franksi*). Además por tratarse de una especie de coral fósil del Último Interglaciador, ya que en ese periodo de tiempo había otras especies de coral que en la actualidad ya están extintas. Debido a que cada especie de coral tiene características diferentes, que son difíciles de identificar a simple vista, fue necesario observar estructuras esqueléticas a nivel microscópico y su patrón de bandeo típico por medio de radiografías así como la estimación de su tasa de crecimiento, ya que cada especie de coral del complejo *Orbicella annularis* presentan valores diferentes, por lo que es una herramienta adicional que nos ayudó en la identificación de especies.



La segunda dificultad fue valorar si los esqueletos de corales fósiles contenían aragonita, ya que esta puede transformarse a calcita por procesos diagenéticos .que ocurren a través del tiempo. Cuando esto ocurre no es posible calcular la densidad del esqueleto coralino y en consecuencia tampoco su tasa de calcificación. Por lo que este era uno de los factores determinantes para el seguimiento de este estudio.

## LITERATURA

- Anthony & Fabricius, 2000 Anthony KRN, Fabricius KE.. Shifting roles of heterotrophy and autotrophy in coral energetics under varying turbidity. *J Exp Mar Biol Ecol* 252: 221-253
- Alley, R.B. & Bender, M.L. 1998 "Testigos de hielo de Groenlandia", Investigación y Ciencia, 259. Barcelona, pp. 60-65.
- Allemand, D. *et. al.*, 2004. Biomineralisation in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. *C. R. Palevol* 3: 453–467.
- Álvarez G.C., y Herrera-Silveira, J.A. 2006. Variations of phytoplankton community structure related to water quality trends in a tropical karstic coastal zone. *Marine Pollution Bulletin* 52: 48–60.
- Alva-Basurto, J.C. 2007. Distribución y Abundancia de las Especies de Peces Típicas en el Sistema Arrecifal de Akumal, Caribe Mexicano: Relaciones Peces-Hábitat. Tesis de Maestría. UAM, Iztapalapa.pp.138.
- Ardisson, P.L., May-Ku, M.A., 2011. Herrera-Dorantes, M.T., Arellano-Guillermo, A. El sistema Arrecifal Mesoamericano-México; consideraciones para su designación como Zona Marítima Especialmente Sensible. *Hidrobiología* 21(3): 261-280
- Baker P.A., Weber J.N. 1975. Coral growth rate: variation whit deep. *Earth Planet Sci Lett* 27: 57-61
- Baker, A.C. 2003. Flexibility and specificity in coral-algal symbiosis: Diversity, ecology and biogeography of *Symbiodinium*. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 34: 661-689.
- Barnes, D.J., & Chalker, B.E., 1990. Calcification and photosynthesis in reef-building coral and algae. In: Dubinsky, Z. (Ed.), *Ecosystems of the world. : Coral Reefs*, 25. Elsevier, New York, pp. 109–131.
- Barnes, D.J., Lough, J.M. (1993). On the nature and causes of density banding on massive coral skeletons. *J Exp Mar Biol Ecol* 167: 91-108.
- Barnes, D.J., Lough, J.M. (1996).Coral skeletons: storage and recovery of environmental information. *Global Change Biol* 2: 569-582.



- Beltrán-Torres, A.U., Carricart-Ganivet, J. P.** 1999. Lista revisada y clave para los corales pétreos zooxantelados (Hydrozoa: Milleporina; Anthozoa: Scleractinia) del Atlántico mexicano. *Rev. Biol. Trop.*, 47 (4): 813-829.
- Bernal G.R., & Carriquiry J.D.** 2001. Stable Isotope Paleoenvironmental Record of a Coral From Cabo Pulmo, Entrance to the Gulf of California, Mexico. *Ciencias Marinas* 27(2):155-174.
- Benkelman, R. & Van Oppen, M. H.J.** 2006. The role of zooxanthellae in the thermal tolerance of corals: a 'nugget of hope' for coral reefs in an era of climate change. *Proc. R. Soc. B*, 73: 2305-2312.
- Bijlsma, L., et. al.,** 1995. Coastal zones and small islands. In *Climate Change 1995. Impacts, adaptations and mitigations of climate change: scientific. Technical analyses: the second assessment report of the Inter-Governmental Panel on Climate Change.* (Eds R. T. Watson, M. C. Zinyowera and R. H. Moss.) pp. 6.12 (Cambridge University Press: New York).
- Blanchon, P., Shaw, J.**(1995). Reef drowning during the last deglaciation: Evidence for catastrophic sea-level rise and ice-sheet collapse. *Geology*, 23; 4-8.
- Blanchon, P., Eisenhauer A., Fietzke, J., Liebetrau, V.** 2009. Rapid sea-level rise and reef back-stepping at the close of the last interglacial highstand. *Nature* 458, 881-893.
- Blanchon, P.** 2010. Reef demise and back-stepping during the last interglacial, northeast Yucatan. DOI 10.1007/s00338-010-0599-0. *Coral Reef*, 29:481-498.
- Blainville, H.M.**1830. Zoophytes. In: *Dictionary of Natural Sciences, in which methodically treated of different beings of nature, considered either in themselves according to the present state of our knowledge, or in relation has the utility that can remove the medicine, the agriculture, commerce and the arts.* Edited by F. G. Levrault. Tome 60. Paris, Le Normat. Pp. 548, pls. 68.
- Bosscher, H. y Schlager, W.** 1992. Computer simulation of reef growth. *Sedimentology*. 39 (3): 503-512.
- Brachert et. al.,** 2016. Thomas C. Brachert<sup>1</sup>, Markus Reuter<sup>2</sup>, Stefan Krüger<sup>1</sup>, James S. Klaus<sup>3</sup>, Kevin Helmle<sup>4</sup>, and Janice M. Lough<sup>5</sup> Low Florida coral calcification rates in the Plio-Pleistocene *Biogeosciences*, 13, 4513–4532, doi:10.5194/bg-13-4513-2016
- Boardman, R.S., Cheetham, A.H., Cook, P.L.**1970 Intracolony variation and the genus concept in Bryozoa. *Proceedings of the North American Paleontological Convention* 294-320
- Broecker, W.S., et. al.,** 1968. "Milancovitch hypothesis supported by precise dating of coral reef and deep-sea sediments" *Science*, 159: 297



- Brown, B.E., 1997b. Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reefs* 16, 129–138.
- Budd, F., 1985. Variation within Coral Colonies and its Importance for Interpreting Fossil Species. *Journal of Paleontology*. 59 (6): 1359-1381.
- Budd, A.F., 2000. Diversity and extinction in the Cenozoic history of Caribbean reefs: *Coral Reefs*, v. 19: 25–35
- Budd, A.F., & Klaus, J.S. 2001. The origin and early evolution of the *Montastraea* “annularis” species complex (Anthozoa: Scleractinia). *J. Paleont.*, 75(3), 2001, pp. 527–545
- Buddemeier, R.W., Maragos J. E. 1974. Radiographic studies of reef coral exoskeletons: rates and patterns of coral growth. *J. eq. Mar. Biol. Ecol.*, 1974, Vol. 14, pp. 179-200.
- Buddemeier, R.W., & Kenzie, R.A. 1976. Coral growth. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann Rev.*, 14, 183-225.
- Cabadas –Báez, H. *et al.*, 2010 Pedosediments of karstic sinkholes in the eolianites of NE Yucatán: A record of Late Quaternary soil development, geomorphic processes and landscape stability: *Geomorphology*, 122, 323-337.
- Carricart-Ganivet, J.P., Horta-Puga, G., 1993. Arrecifes de Coral en México. Pp81-92 In *Biodiversidad Marina y Costera de México*. S.I. Salazar- Vallejo y N.E. González (eds.). Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO México, 865 pp.
- Carricart-Ganivet, J.P. *et al.*, 1994. Tasas retrospectivas de crecimiento del coral hermatípico *Montastraea annularis* (Scleractinia: Faviidae) en arrecifes del sur al Golfo de México. *Rev. Biol. Trop.*, 42 (3): 515-521.
- Carricart-Ganivet J.P. *et al.* 2000. Skeletal extension, density and calcification rate building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) in the Mexican Caribbean. *Bull Mar Sci* 66: 215-224.
- Carricart-Ganivet., J.P., Merino, M. 2001. Growth responses of the reef-building coral *Montastraea annularis* along a gradient of continental influence in the Southern Gulf of Mexico. *Bull Mar Sci* 68:133-146.
- Carricart-Ganivet., J.P. 2004. Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *J Exp Mar Biol Ecol* 320:249-260.
- Carricart-Ganivet JP. 2007. Annual density banding in massive coral skeletons: Result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers’ activity? *Mar. Biol.* 153: 1–5.
- Carricart-Ganivet, J.P., & González-Díaz, P. 2009. Growth characteristics of skeletons of *Montastraea annularis* (Cnidaria: Scleractinia) from the northwest coast of Cuba. *Ciencias Marinas* (2 35(2): 237–243.



- Carricart-Ganivet., J.P. 2011. Coral skeletal extension rate: An environmental signal or a subject to inaccuracies? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 405: 73-79
- Carricart-Ganivet, J. P., et. al., P. 2012: Sensitivity of calcification to thermal stress varies among genera of massive reef-building corals, *PLoS ONE*, 7 (3), 1–8, e32859
- Cantin, N.E., Cohen, A.L., Karnauskas, K.B., Tarrant, A.M., McCorkle, D.C., 2010. Ocean warming slows coral growth in the central Red Sea. *Science* 329, 322–325.
- Carilli, J.E., Norris R.D., Black B., Walsh S.M., McField M. 2010. Century-scale records of coral growth rates indicate that local stressors reduce coral thermal tolerance threshold. *Global Change Biology*, 16, 1247-1257.
- Carrquiry, J., Risk, M., & Schwarz, H.P. 1994. Stable isotope geochemistry of corals from Costa Rica as proxy indicator of the El Niño/Southern Oscillation (ENSO). *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 58: 335-351
- Chávez-Hidalgo, A. 2009. Conectividad de lo Arrecifes Coralinos del Golfo de México. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. PP. 167.
- Chalker, B.E., Carr, K., & Gill, E. 1985. Measurement of primary production and calcification in-situ on coral reefs using electrode techniques, p. 167–172. *Proc. 5th Int. Coral Reefs Congr1985*
- Chalker, B.E., Barnes, D.J., Dunlap, W.C., Jokiel, P.L. 1988. Light and Reef-Building Corals. *Interdisciplinary Science Reviews*13 (3), 222.37.
- Church et. al., 2001. Chapter 11. Changes in Sea Level. Pp. 639-693 IN Houghton, J., Y, Ding, D. Griggs, M. Noguera, P. van der Linden, X. Dai, K. Maskell, C. Johnson, eds. *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Published for the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, and New York, NY, USA, 881 pp. Climate Change Secretariat. 2004. *The United Nations Framework Convention on Climate Change and its Secretariat*. United Nations Framework Convention on Climate Change: Bonn, Germany.
- Clausen, C.D., & Roth, A.A., 1975. Effect of temperature and temperature adaptation on calcification rate in the hermatypic coral *Pocillopora damicornis*. *Mar. Biol.* 33, 93–100.
- Coles, S.L., & Jokiel, P.L., 1978. Synergistic effects of temperature, salinity and light on the hermatypic coral *Montipora verrucosa*. *Mar. Biol.* 49, 187–195.
- Colombo-Pallotta, M.F., Rodríguez-Román, A., Iglesias-Prieto, R., 2010. Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glycerol. *Coral Reefs* 29, 899–907.



- Cook, C.B. *et al.*, (2002). The influence of nearshore waters on corals of the Florida Reef Track, In: Porter, J. W. (Eds) the everglades, Florida Bay and Coral Reefs of the Florida Keys: an ecosystem sourcebook. CRC, Boca Raton, Fla., pp. 771-778.
- Cortés, J., Risk, M.J., 1985. A reef under siltation stress Cahuita, Costa Rica. *Bulletin of Marine Science* 36 (2), 339–356.
- Coles, S. L., Jokiel, P. L., & Lewis, C. R. (1976). Thermal tolerance in tropical versus subtropical Pacific reef corals. *Pacific Science* 30:159-166.
- Crabbe, M.J.C., 2008. Climate change, global warming and coral reefs: Modelling the effects of temperature. *ELSEVIER. Computational Biology and Chemistry* 32, 311–314.
- Crabbe, M.J.C., Walker, E.L.L., Stephenson, D.B., 2008a. The impact of weather and climate extremes on coral growth. In: Diaz, H., Murnane, R. (Eds.), *Climate Extremes and Society*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 165– 188.
- Cronin, T.M. 1999. *Principles of Paleoclimatology: Perspectives in Paleobiology and Earth History*. Columbia University Press, New York. 560 pp.
- Crowley, T.M. 1990. Are There Any Satisfactory Geologic Analogs for a Future Greenhouse Warming?. *J. Climate*, **3**, 1282–1292.  
doi: [http://dx.doi.org/10.1175/1520-0442\(1990\)003<1282:ATASGA>2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1175/1520-0442(1990)003<1282:ATASGA>2.0.CO;2)
- Cruz-Pinon, J., Carricart-Ganivet, J.P., Espinoza, A.J.,(2003). Monthly Skeletal extension rates of the hermatypic corals *Montastraea annularis* y *Montastraea faveolata*: biological and environmental controls. *Marine Biology*, 143: 491-500
- Cook, C.B. *et al.*, (2002). The influence of nearshore waters on corals of the Florida Reef Track, In: Porter, J. W. (eds) the everglades, Florida Bay and Coral Reefs of the Florida Keys: an ecosystem sourcebook. CRC, Boca Raton, Fla., pp 771-778
- Cuevas, D. N., *et al.*, 2009. Coral growth rates from the Holocene Cañada Honda fossil reef, Southwestern Dominican Republic: Comparisons with modern counterparts in high sedimentation settings. *Caribbean Journal of Science*, 45 (1): 94-109.
- Cuffey, K.M. & Marshall, S.J. 2000. Substantial contribution to sea-level rise during the last interglacial from the Greenland ice sheet. *Nature*, 404: 591-594.
- Dodge, R.E., Vaisnys, J.R. 1975. Hermatypic coral growth banding as environmental recorder. *Nature*, 258:706-708.
- Dávalos-Dehullu, E., Hernández-Arana H, Carricart-Ganivet JP. 2008. On the causes of density banding in skeletons of corals of the genus *Montastraea*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 365: 142–147.
- De'ath *et al.*, 2009 De'ath G, Lough JM, Fabricius KE (2009) Declining coral calcification on the Great Barrier Reef. *Science* 323:116–119



- Dodge, R. E. & Vaisnys, J.R. (1975). Hermatypic coral growth banding as environmental recorder. *Nature*, 258:706-708.
- Dodge, R.E., Vaisnys, J.R. 1980. Skeletal Growth Chronologies of recent and fossil corals. In: ID .L. Rhodes and R.A Lutz (eds) *Skeletal Growth of Aquatic Organisms: Biological records of environmental change*. Plenum Press, New York, pp. 493-596.
- Dodge, R.E., Lang, and J.C. 1983. Environmental Correlates of Hermatypic Coral (*Montastraea annularis*) Growth on the East Flower Gardens Bank, Northwest Gulf of Mexico. *Limnology and Oceanography*, 28 (2), 228-240.
- Dodge, R.E., Brass, G. W., 1984. Skeletal extension density and calcification of the reef coral, *Montastraea annularis*: St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Bull Mar Sci* 34: 288-307.
- Done, T. *et. al.*, 2003. Global climate and coral bleaching on the Great Barrier Reef. Final report to the State of Queensland government. Department of Natural Resources and Mines
- Dustan, P., 1975. Growth and form on the reef building coral *Montastraea annularis*. *Marine Biology*, 33:101-107
- Edinger, E.N. *et. al.*, (2000). Normal Coral Growth rates on dying reefs: are coral growth rates good indicators of reef health? *Mar Pollute Bull* 40: 404-425.
- Ezer, T., Thattai, D.V., Kjerfve, B. 2005. on the variability of the flow along the Meso-American Barrier Reef system: a numerical model study of the influence of the Caribbean current and eddies. DOI 10.1007/s10236-005-0033-2. *Ocean Dynamics* (2005) 55: 458–475
- Fabricius, K.E. (2005) Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis. *Marine Pollution Bulletin* **50**, 125–146.
- Fairbanks, R.G. 1989. A 17,000 years glacio-eustatic sea level record: influence of glacial melting dates on the Younger Dryas event and deep ocean circulation. *Nature*, 322: 637-622.
- Feigl, F. 1937. *Quantitative analysis by spot test*. – Nordemann Publishing Company, New York, 400 p.
- Feigl, F. 1946." *Qualitative Analysis by Spot Test*". Elsevier, Amsterdam and New York.
- Folland, C. K., Karl, T. R., & Vinnikov, K. Y. A. (1990). Observed climate variations and change. In *Climate Change, the IPCC Scientific Assessment*. (Eds J. T. Houghton, G. J. Jenkins and J. J. Ephraums.) pp.195.238. (Cambridge University Press: Cambridge.
- Foster, A B. 1979. Phenotypic plasticity in the reef corals *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) and *Siderastrea siderea* (Ellis and Solander). *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 39: 25-54





- Foster, A.B. 1980. Environmental variation in skeletal morphology within the Caribbean reef corals *Montastraea annularis* and *Siderastrea sidereal*. *Bulletin of Marine Science*, 30: 678-709.
- Fukami, H. *et al.* 2004. Conventional taxonomy obscures deep divergence between Pacific and Atlantic corals. *NATURE* 832 © 2004 Nature. 427:832-835.
- Fenner, D. 1999. New observations on the Stony coral (Scleractinia, Milleporidae, and Stylasteridae) species of Belize (Central America) and Cozumel (Mexico). *Bulletin of Marine Science* 64 (1): 143-154.
- Flor, T.H. & Moore, W.S. (1977). Radium/calcium and uranium/calcium determinations for western Atlantic reef corals. In: Taylor D. L. (Ed) *Proc 3rd In coral Reef Simp*, vol 2. University of Miami, Miami, Fla., pp 555-561.
- Fukami, H. *et al.* 2008. Mitochondrial and nuclear genes suggest that stony corals are monophyletic but most families of stony corals are not (Order Scleractinia, Class Anthozoa, Phylum Cnidaria). *PLoS ONE* 3: e3222. 1-9
- García-Salgado, M.A., *et al.* 2006. Declining Trend on the Mesoamerican Reef System Marine Protected Areas. *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*, Ft. Lauderdale, Florida, 7-11. Session number 18.
- Gardner, T.A., Côté, I.M., Gill, J.A., Grant, A., Watkinson, A.R. 2003. Long-Term Region-Wide Declines in Caribbean Corals. DOI: 10.1126/science.1086050. *Science* 301(5635): 858-960.
- Garza-Pérez, J.R. 1999. "Análisis comparativo de cuatro comunidades coralinas arrecifales del Caribe Mexicano". Tesis que para obtener el grado de Maestro en Ciencias en la Especialidad de Biología Marina. Departamento de Recursos del Mar. Centro de Investigación y Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional (CINVESTAV). Unidad Mérida. 60 pp.
- Garza- Pérez, J.R. Mata-Lara M, García-Guzmán S, EA Schirp-García *et al.*, 2010 Reporte de Caracterización y Evaluación de Estado de Condición Arrecifal. Akumal, Q. Roo. Programa de investigación espacial en ambientes costeros y marinos. UMDI-SISAL, Fac. de Ciencias, UNAM. PIESACOM. Predicción espacial, SIG y Percepción Remota. Pp. 46.
- Gischler, E., Hudson, J.H., Storz, D. 2009. Growth of Pleistocene massive corals in south Florida: low skeletal extension-rates and possible ENSO, decadal, and multi-decadal cyclicities. *Coral Reefs*. 28 (4): 823-830.
- Goreau, T.F., 1959. The ecology of Jamaican coral reefs I. Species composition and zonation. *Ecology* 40, 67–89.
- Goreau, T.J., MacFarlane, A.H. 1990. Reduced growth rate of *Montastraea annularis* following the 1987–1988 coral-bleaching event. *Coral Reefs* 8, 211–15.
- Graus, R. R. & Macintyre, I. G.: Variations in growth forms of the reef coral *Montastraea annularis* (Ellis & Sollander): a quantitative evaluation of growth response to light



- distribution using computer simulation, in: *The Atlantic Barrier Reef Ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, I, Structure and Communities*, edited by: Rützler, K. and Macintyre, I. G., Smithsonian Contributions to the Marine Sciences No. 12, Washington, D.C., 1982.
- Guzmán, H M., Cortez, J. (1989) Growth rates of eight species of scleractinian corals in the Eastern Pacific (Costa Rica) *Bull Mar Sci* 44: 1186-1194
- Hanebuth, T. Karl Stattegger, Pieter M. Grootesaal., 2000. Rapid Flooding of the Sunda Shelf: A Late-Glacial Sea-Level Record *SCIENCE VOL 288*: 1033-1035
- Hayes, R. L., and Goreau, T. J. 1991. The tropical coral reef ecosystem as a harbinger of global warming. *Proceedings of the 2nd International Conference on Global Warming. World Resources Review* 3, 306.22
- Hazelworth, J.B., Starr, R.B. 1975. Oceanographic conditions in the Caribbean Sea during the summer of 1971. NOAA Technical Report ERL 344AOML 20. 144 pp.
- Hemle, K.P., Dodge, R.E. 2011. Sclerochronology in: *Encyclopedia of Modern Coral Reef*, David Hopley (Ed) Springer, Dordrecht, pp. 958-966, doi: 10.1007/978-90-481-12639-2.
- Heron S., 2008. p.152. In: C. Wilkinson and D. Souter (eds). Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes in 2005. Global Coral Reef Monitoring Network, and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville.
- Hoegh-Guldberg, O., 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar. Freshwater Res.* 50,839-866 (doi: 10.1071/MF99078).
- Hoegh-Guldberg *et al.* 2007 Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, Gomez E, Harvell CD, Sale PF, Edwards AJ, Caldeira K, Knowlton N, Eakin CM, Iglesias-Prieto R, Muthiga N, Bradbury RH, Dubi A, Hatziolos ME (2007) Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318(5857):1737–1742. doi:10.1126/science.1152509
- Holgate, S.J., P.L. Woodworth. 2004. Evidence for enhanced coastal sea level rise during the 1990s. *Geophysical Research Letters* 31: L07305, doi: 10.1029/2004GL019626.
- Holland, M.M., & Bitz, C.M. 2003. Polar amplification of climate change in coupled models. DOI 10.1007/s00382-003-0332-6. *Climate Dynamics*. 21: 221–232
- Horta-Puga, & Carriquiry, J.D. 2008. Crecimiento del coral hermatípico *Montastraea cavernosa* en el Sistema Arrecifal Veracruzano. *Ciencias Marinas* (2008), 34(1): 107–112.
- Hudson, J.H. *et al.* 1976. Sclerochronology: a tool for interpreting past environments. *Geology* 4:361- 364.
- Hudson, J.H. 1979. Absolute growth rates and environmental implications of Pleistocene *Montastraea annularis*. *Geol Soc Am Cordilleran section*, p85.
- Hudson, J. H., 1981. Growth rates in *Montastraea annularis*: a record of environmental change in Key Largo coral reef marine sanctuary, Florida *Bull Mar Sci* 31:444-459.



- Huston, M.A. 1985. Patterns of species diversity on Coral Reefs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 149-177.
- Intergovernmental Panel on Climate Change. 2001a. *Summary for Policymakers*. Pp. 1-20 IN Houghton, J., Y, Ding, D. Griggs, M. Noguer, P. van der Linden, X. Dai, K. Maskell, C. Johnson, eds. *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Published for the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, and New York, NY, USA, 881 pp.
- IPCC. 2007. Pachauri, R.K. y Reisinger, A.. Ed *Climate Change: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I, II y III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Ginebra: Cambridge University Press. ISBN 9291693227.
- Intergovernmental Panel on Climate Change, 2013: Summary for Policymakers, in: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, edited by: Stocker, T., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M. M. B., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., and Midgley, P. M., Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 2013.
- James, N.P., Ginsburg, R.N. 1979. The seaward margin of Belize barrier and atoll reefs. *Spec. Publ. 3, Int. Assoc. Sedimentology. Blackwell Sci. Publ., Oxford, London, Edinburgh, Melbourne. Limnol Oceanogr.*, 27(1), 1982, 196
- James, M. & Crabbe, C. 2008. Climate change, global warming and coral reefs: Modelling the effects of temperature. *ELSEVIER. Computational Biology and Chemistry* 32 (2008) 311–314.
- Johnson, K.G., & Pérez, M.E. 2006. Skeletal Extension rates of Cenozoic Caribbean Reef Corals DOI 10.2110/palo.2004.p04-52. *PALAIOS* 21: 262–271.
- Jordán - Dahlgren, E., Merino, M., Moreno, O. & Martin, E. 1981. Community structure of coral reefs in the Mexican Caribbean. *Proc. 4<sup>th</sup> Int. Coral Reef Symp.* Manila: 303-308
- Jordán Dahlgren, E. 1979. An analysis of Gorgonian community in a reef calcareous platform on the Caribbean Coast of Mexico. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*.
- Jordán -Dahlgren, 1988; Jordán-Dahlgren E. 1988. Arrecifes profundos en la Isla de Cozumel, México. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nac. Autón. Méx.* 15: 195–208.
- Jordán, E. 1989. Efecto de la morfología del sustrato en el desarrollo de la comunidad coralina. *An. Inst. Cien. del Mar y Limnol. Univ. Nac. Autón. México.* 105-117.
- Jordán-Dahlgren, E. 1989b. Jordán-Dahlgren, E. (1989): Efecto de la Morfología del Sustrato en el Desarrollo de la Comunidad Coralina. *An. Inst. Cienc. Mar y Limnol. Univ. Nac. Autón. México.* 16:105-118



- Jordán-Dalhgren, E. 1993. El ecosistema arrecifal coralino del Atlántico Mexicano. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* XLI: 157-175.
- Jordán-Dalhgren, E. 1993a. El ecosistema arrecifal coralino del Atlántico mexicano. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 44: 157-175
- Jordán-Dalhgren, E. & Rodríguez-Martínez, 2003. The Atlantic Coral Reef Ecosystem of México In: J. Cortéz (Ed.) *Latin America Coral Reefs*. Springer –Verlag. ISBN: 0-444-51388-4.
- Jouzel, J. *et. al.*, 1987. Vostok ice core: a continuous isotope temperature record over the last climatic cycle (160,000 years). *Nature*. 329, 402-408.
- Kennedy, D. M., 1999. Reef growth and lagoonal sedimentation at high latitudes, Lord Howe Island, Australia. Doctor of Philosophy thesis, School of Geosciences, University of Wollongong. <http://ro.uow.edu.au/theses/1980>
- Kemp, D.W. *et. al.*, 2015. Spatially distinct and regionally endemic Symbiodinium assemblages in the threatened Caribbean reef-building coral *Orbicella faveolata*. *Coral Reefs* (2015) 34:535–547. DOI 10.1007/s00338-015-1277-z.
- Kjerfve, B. 1981. Tides of the Caribbean Sea. *Journal of Geophysical Research*. 86: doi: 10.1029/JCO86Ic05P04243, ISSN: 0148-0227.
- Kjerfve, B. 1994. Coastal Oceanographic Characteristics: Cancun-Tulum Corridor, Quintana Roo. (Elsevier Oceanography Series 60) Elsevier Science Publishers.
- Kleypas, J., R. Buddemeier, D. Archer, J. Gattuso, C. Langdon, B. Opdyke. 1999. Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science* 284: 118-120.
- Knowlton, N., Weil, E., Weight, L.A., Guzmán, H.M., 1992. Sibling species in *Montastraea annularis*, coral bleaching, and the coral climate record. *Science* 255, 330–333.
- Knowlton N, Maté J.L., Guzmán H.M., Rowan R., Jara J., 1997. Direct evidence for reproductive isolation among the three species of the *Montastraea annularis* complex in Central America (Panama and Honduras). *Mar Biol* 127:705–711
- Knutson, W., Buddemeier, R.W., Smith, S.V. 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science*, 20: 270-272.
- Kramer, P.A., Kramer, P.R. (ed. M. McField). 2002. *Ecoregional Conservation Planning for the Mesoamerican Caribbean Reef*. Washington, D.C., World Wildlife Fund.
- Land, L. S., Lang, J. C. & Bames, D. J., 1975. Extension rate and primary composition of West Indian (Jamaican) Scleractinian reef coral skeletons. *Mar. Biol.* 33: 221-233.



- Landon, S.M. 1975. Environmental controls on growth rates in hermatypic corals from the lower Florida Keys. MA thesis. State Univ New York; Binghamton.
- Lauderdale, R.W., Ward, W.C., Weide, A.E. 1979. Carrillo Puerto Formation of northeastern Quintana Roo., Mexico. Gulf Coast Assoc. of Geological Societies Transactions. 29: 275-280.
- Leder, J.J., Szmant, A.M., Swart, P.K., 1991. The effect of prolonged “bleaching” on skeletal banding and stable isotopic composition in *Montastraea annularis*. Coral Reefs 10, 19–27.
- López, G.P., G. Green. 1984. Sistemática de las esponjas marinas de Puerto Morelos, Quintana ROO, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Liminología 11 (1):65-90.
- López-Londoño, 2015. Procesos Fotosintéticos Asociados a Gradientes Lumínicos Intracoloniales en el Coral *Orbicella faveolata*. Tesis de Maestría. UASA, UNAM. Puerto Morelos, Q. Roo.. PP. 46.
- Lough, J.M., 1995. Temperature variations in a tropical-subtropical environment: Queensland, Australia, 1910-1987 Int J Clim 1577-95
- Lough, J.M., & Barnes, D.J., 1997. Several centuries of variation in skeletal extension, density and calcification in massive *Porites* colonies from the Great Barrier Reef: A proxy for seawater temperature and a background of variability against which to identify unnatural change. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 211 (1997) 29-67.
- Lough, J.M., & Barnes, D.J., 2000. Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*: Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, v.245, p.225–243.
- Lough, J.M. 2010. Climate records from corals. Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change. 1, 318–331
- Lynton S.L., 1974. Growth Rate of a West Indian (Jamaican) Reef. 409-412.
- Marshall, A.T., Clode, P. 2004. Calcification rate and the effect of temperature in a zooxanthellate and an azooxanthellate scleractinian reef coral. DOI 10.1007/s00338-004-0369-y. Coral Reefs (2004) 23: 218–224.
- Maul, G.A. 1993. Climatic Change in the Intra-Americas Sea. Edward Arnold, London, 389p. ISBN 0-340-58981-7.
- McCulloch, M.T., Esat, T.M., 2000, The Coral record of last interglacial sea levels and sea surface temperatures: ELSEVIER, Chemical Geology, 169, 107–129



- McField, M., et. al.** 2008. Chapter 5. Status of the Mesoamerican Reef after the 2005 coral bleaching event. In: Wilkinson, C., Souter, D. (eds.), Status of the Caribbean Coral Reefs After Bleaching and Hurricanes in 2005, pp. 45-60. Global Coral Reef Monitoring Network, and Reef and Rainforest Center, Townsville. 152 p.
- Merino, 1986, Merino, M.** 1986. Aspectos de la circulación costera superficial del Caribe Mexicano con base en observaciones utilizando tarjetas de deriva. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Liminología* 13 (2): 31–46.
- Merino, M.** 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. *Journal of Marine Systems* 13: 101-121.
- Merino I., M. & L. Otero D.** 1983. Atlas ambiental ~ostero Puerto Morelos - Quintana Roo. Instituto de Ciencias del Mary Liminología, UNAM & Centro de investigaciones de Quintana Roo. 80 PP.
- Mendes, J.M., & Woodley, J.D.,** 2002. Effect of the 1995–1996 bleaching event on polyp tissue depth, growth, reproduction and skeletal band formation in *Montastraea annularis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 235, 93–102.
- Milancovitch, M.,** 1941: Canon of Insolation and the Ice-Age Problem (in German). Special Publications of the Royal Serbian Academy, Vol. 132, Israel Program for Scientific Translations, 484 pp.
- Miller, K.G. et. al.** 2005. The Phanerozoic record of global sea-level change. *Science*, 310:1,293-1,298.
- Miller, G., et. al.** 2006. Last Interglacial Arctic warmth confirms polar amplification of climate change. (doi:10.1016/j.quascirev.2006.01.033). *Quaternary Science Reviews*, 25, (13-14).
- Miller, K., et. al.,** 2010. Conflicting estimates of connectivity among deep-sea coral Populations. oi:10.1111/j.1439 0485.2010.00380.x. *Marine Ecology* 31 (1): 144–157 *Marine Ecology*. ISSN 0173-9565. 144-144.
- Molina, C., P. Rubinoff, and J. Carranza.**1998. Normas practicas Para el Desarrollo Turístico de la Zona Costera de Quintana Roo, México. (Guidelines for Low Impact Tourism along the Coast of Quintana Roo, México). EN: Programa de Manejo Integrado de los Recursos Costeros en Quintana Roo, México. pp. 93.
- Moore, W.S., Krishnaswami, S. Bath, S.G.**1973. Radiometric determinations of coral growth rates. *Bull Mar. Sci.*, 23, 157-176.
- Muller-Parker, & D’Elia,** 1997. Interactions between corals and their symbiotic algae. Pp. 96-113 In: Life and death of coral reef. C. Birkeland (ed.), Chapman and Hall, NY.
- Muscantine, L.** 1990. The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals. In *Coral in Reefs*, Elsevier, Amsterdam, 25:75-87.



- Muslic, et. al., 2013, Linear extension rates of massive corals from the Dry Tortugas National Park (DRTO), Florida: U.S. Geological Survey Open-File Report 2013–1121, 22 p. (<http://pubs.usgs.gov/of/2013/1121/>)
- Nakada, M., & Lambeck, K. 1988. The melting history of the Late Pleistocene Antarctic ice sheet. *Nature*, **333**, 36–40.
- NEEM community members. 2013. Eemian interglacial reconstructed from a Greenland folded ice core. *Nature*. 493, 489-494, doi: 10.1038/nature11789.
- Núñez-Lara, E., Arias-Gonzales J.E., Legendre, P. 2005. Spatial patterns of Yucatan reef fish communities: testing models using a multi-scale survey design. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 324: 157-169.
- Osinga, R., et. al., 2011. The biology and economics of coral growth. Doi: 10.1007/s10126-011-9382-7. *Mar. Biotechnol.* (NY) 13, 658–671
- Overpeck, J.T. et al. 2006. Paleoclimatic evidence for future ice-sheet instability and rapid sea-level rise. *Science* 311, 1747-1750.
- Pandolfi, J. M. (1999). Response of Pleistocene coral reefs to environmental change over long temporal scales. *American Zoologist* 39, 113–30. Reports the rapid extinction of two species of widespread.
- Pandolfi J.M., & J. Jackson, 2006. *Ecological Letters*, 9: 818-826.
- Pindell, J., Barrett, S. 1990. Geological evolution of the Caribbean region; a Plate tectonic perspective. Dengo, G. and Case, J. E. (eds), *The Caribbean Region. Geological Society of America, The Geology of North America*, H, 405-432.
- Porter, J.W., Fitt, W.K., Spero, W.J., Rogers, C.S., White, M.W., 1989. Bleaching in reef corals: physiological and stable isotopic responses. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 86, 9342–9346.
- Quiroga, G. B. 2014. Patrón de Variación del Crecimiento de las Algas Eneolíticas en el Esqueleto del Coral Hermatípico *Orbicella Faveolata*”. Tesis de Maestría, UASA, UNAM. Puerto Morelos, Q. Roo. pp. 43.
- Rezak, R., Bright T.J., McGrail, D.W. 1985. Reefs and banks of the northwestern Gulf of Mexico: their geological, biological and physical dynamics. Wiley, New York, 323 pp.
- Rodríguez-Martínez RE., Jordán-Garza AG., Maldonado MA., Blanchon, P. 2011. Controls on Coral-Ground Development along the Northern Mesoamerican Reef Tract *PLoS ONE* 6(12): e28461. Doi:10.1371/journal.pone.0028461.
- Rogers, C.S., 1990. Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 62, 185–202.
- Rowan, R., and N. Knowlton. 1995. Intraspecific diversity and ecological zonation in coral-algal symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **92**: 2850–2853.



- Romano, S.L., & Palumbi, S.R. 1996. Molecular Evolution of a Portion of the Mitochondrial 16S Ribosomal Gene Region in Scleractinian Corals. *J Mol Evol* (1997) 45:397–411
- Rowan, R., N. *et al.*, 1997. Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral Bleaching. *Nature* **388**: 265–269
- Scoffin, T.P., Tudhope, A.W., Brown, B.E., Chansang, H., Cheeney, R.F., 1992. Patterns and possible environmental controls of skeletogenesis of *Porites lutea*, South Thailand. *Coral Reefs* 11, 1 –11.
- Schneider, S. H. (1989). The changing climate. *Scientific American* 261, 38–47.
- Walker & Ormond, 1982
- Shinn, E. A. 1966: Coral growth-rate, an environmental indicator, *J. Paleontol.*, 40, 233–240,
- Serreze, M.C., *et al.*, 2000. Observational evidence of recent change in the northern high-latitude environment. *Climatic Change* 46, 159–207.
- Serreze, M.C., Francis, J.A. 2006. The arctic amplification debate. *Climatic Change*, 76(3-4): 241-264, doi: 1007/s10584-005-9017-y.
- Serreze, M.C., Barrett, A.P., Strove, J.C., Kindig, D.N., & Holland, M.M. 2009. The emergence of surface-based Arctic amplification. *The Cryosphere*, 3, 11–19,
- Shen, G.T. 1993. Reconstruction of El Niño history from reef corals. *Bull, Inst. Fr. Etudes Andines*, 22:125-158.
- Smith, S.V. & Buddemeier, R.W. 1992. Global Change and Coral Reef Ecosystems. *Annu Rev. Ecol. Syst.*, 23: 89-118
- Spalding, M.D., Ravilious, C., Green, E.P., 2001, *World Atlas of Coral Reefs*: University of California Press, Berkeley, California, 424 p.
- Szabo, B.J., Ward, W.C., Weidie, A.E. Brady, M.J. 1978. Age and magnitude of the Pleistocene sea-level rise on the eastern Yucatan Peninsula. *Geology*, 6(12): 713.
- Taylor, K.C., *et al.* 1993. The “flickering switch” of late Pleistocene climate change. *Nature*. 361: 432-436.
- Tomascik, T., Sander, F. 1985. Effect of eutrophication on reef building corals. I. Growth rate on reef building corals. I. Growth rate of the reef-building coral
- Tomascik, T. 1990. Growth rates of two morphotypes of *Montastraea annularis* along an eutrophication gradient, Barbados, W.I. *Mar Pollut Bull* 21: 376-381.
- Tunnell, J.W. 1988. Regional comparison of southwestern Gulf of Mexico to Caribbean Sea coral reefs. *Proc. 6th Int. Coral Reef Symp.* 3: 303–308





- Tzedakis, P. C., et. al., 2009. Interglaciario Diversity. *Nature geosciences*, 2:751-755 doi: 10.1038/ngeo660.
- Uriarte, A. 2000. Sobre el clima global y su cronología durante el último ciclo glaciario. *Krei*, 5:79-117.
- Vásquez-Bedoya, L. F. 2012. Variaciones en la Temperatura superficial del Océano Asociados a Cambios en el Nivel del Mar del Pleistoceno Tardío Registrados en Depósitos de Corales Fósiles de *Siderastrea Sidera* Localizados en la Península de Yucatán, México. Tesis Doctoral. UASA, UNAM. Puerto Morelos, Q. Roo.
- Vaughan, T.W. 1915. Growth-rate of the Floridian and Bahaman shoal-water corals. *Carnegie Inst Washington Year Book* 1915:221-231.
- Vaughan, T.W. 1919. Fossil corals from Central America, Cuba and Porto Rico, whit an account of the American Tertiary, Pleistocene and Recent coral reefs. U.S., Natl. Mus., Bull. 103. 189-524.
- Vaughan, T.W., Wells, J.W. 1943. Revision of the suborders, families and genera of Scleractinia: Geological Society of America, Special Paper 44: 1-363.
- Veeh, H.H. 1966.  $Th^{230}/U^{238}$  and  $U^{234}/U^{238}$  ages of Pleistocene high sea level stand. DOI: 10.1029/JZ071i014p03379. *Journal of Geophysical Research*. [71 \(14\)](#): 3379–3386.
- Veron, J.E.N. 1995. Corals in space and time: the biogeography and evolution of the Scleractinia, Ithaca, NY: Cornell University press,
- Verón, J. E. N. 2000. Corals of the World. Townsville, Queensland, Australia, Australian Institute of Marine Science, Vol. 1, 463 p.
- Wallace, J.M. 1978. Trajectory slopes, counter gradient heat fluxes and mixing by lower stratus pheric waves. *J. Atmos. Asc.*, 35, 554-558.
- Ward, W.C., Brady, and M.J. 1979. Strandline sedimentation of carbonate grain stones, Upper Pleistocene, Yucatan Peninsula, Mexico. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, 63: 362-369.
- Ward, W. C. (1985). Quaternary geology of northeastern Yucatan Peninsula, Part 2. Pp. 23 - 53 in Ward, W. C., A. E. Weidie, and W. Back, eds. *Geology and hydrogeology of the Yucatán and Quaternary Geology of northeastern Yucatán Peninsula*. New Orleans Geological Society. New Orleans, LA.
- Ware, J.R. 1997. The effect of global warming on coral reefs: a climate or die. In Proc. 8th Int Coral Reef Symp., Panama: Smithsonian Tropical Research Institute.
- Weber, J.N., & White, E. W., 1975. Caribbean Reef Corals *Montastraea annularis* y *Montastraea cavernosa*- Long-Term Growth Data as Determined by Skeletal X-radiography. U.S National Science Foundation, 171-179.



- Weidie, A.E.** 1985. Geology of the Yucatan Platform, Part 1. Pages 1-19 in Ward, W. C., A.E. Weidie, and W. Back, eds. Geology and hydrogeology of the Yucatán and Quaternary Geology of northeastern Yucatan Peninsula. New Orleans Geological Society. New Orleans, LA.
- Weil, E., & Knowlton, N.**1994. A Mufti-Character analysis of the Caribbean coral *Montastraea annularis* (Ellis & Solander, 1786) and and its two sibling species, *M. faveolata* (ELLIS AND SOLANDER, 1786) and *M. franksi* (GREGORY, 1895). Bulletin of Marine Science. 55(1): 151- 175.
- Wild C, Hoegh-Guldberg O, Naumann MS, Colombo-Pallotta MF, Ateweberhan M, et. al.** (2007) Climate change impedes scleractinian corals as primary reef ecosystem engineers. Mar Freshwater Res 62: 205–215.C.
- Winter, A., Sammarco, P.W.,** 2010. Lunar banding in the scleractinian coral *Montastraea faveolata*: fine-scale structure and influence of temperature. J. Geophys. Res. 115, G04007. Doi: 10.1029/2009JG001264.
- Wórum, F.P., Carricart-Ganivet, J.P., Benson, L., Golicher, D.,** 2007. Simulation and observations of annual density banding in skeletons of *Montastraea* (Cnidaria: Scleractinia) growing under thermal stress associated with ocean warming. Limnol. Oceanogr. 52, 2317–2323.

([http://coralpedia.bio.warwick.ac.uk/sp/corals/montastraea\\_faveolata](http://coralpedia.bio.warwick.ac.uk/sp/corals/montastraea_faveolata)).

<https://www.bwhance.net/gallery/4040147/Far-Reaching-Ecological-Systems>.

<http://www.noaa.gov/explainers/coral-reefs-essential-and-threatened>



