



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**  
**CONTROLES AMBIENTALES SOBRE LA MORFOLOGÍA Y LA**  
**ECOLOGÍA DE LOS ARRECIFES DE FRANJA EN EL NORESTE DE**  
**LA PENÍNSULA DE YUCATÁN, MÉXICO**

**T E S I S**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE  
**DOCTOR EN CIENCIAS**  
**ORIENTACIÓN GEOLOGÍA MARINA**

PRESENTA:  
**ALEXIS E. MEDINA VALMASEDA**

**TUTOR PRINCIPAL:**  
Dr. PAUL BLANCHON  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA (ICMyL)

**COMITÉ TUTOR:**  
Dr. LORENZO ÁLVAREZ FILIP  
ICMyL, UNAM  
Dr. JOAQUÍN RODRIGO GARZA  
UMDI, SISAL, UNAM  
Dr. ISMAEL MARIÑO TAPIA  
ENES, MÉRIDA, UNAM  
Dr. JUAN PABLO BERNAL URUCHURTU  
GEOCIENCIAS, QRO, UNAM

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., DICIEMBRE, 2021**



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.



**Controles Ambientales sobre la Morfología y la Ecología de los  
Arrecifes de Franja en el Noreste de la Península de Yucatán,  
México**

**T E S I S**  
**POR ARTÍCULOS CIENTÍFICOS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:**

**DOCTOR EN CIENCIAS**

**PRESENTA:**

**ALEXIS E. MEDINA VALMASEDA**

**TUTOR PRINCIPAL:**

**Dr. PAUL BLANCHON**

**INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA (ICMyL)**

**COMITÉ TUTOR:**

**Dr. LORENZO ÁLVAREZ FILIP**  
**ICMyL, UNAM**

**Dr. JOAQUÍN RODRIGO GARZA**  
**UMDI, SISAL, UNAM**

**Dr. ISMAEL MARIÑO TAPIA**  
**ENES, MÉRIDA, UNAM**

**Dr. JUAN P. BERNAL URUCHURTU**  
**GEOCIENCIAS, QRO, UNAM**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., DICIEMBRE, 2021**

## Hoja de Firmas

---

**El Autor**

A.E. Medina-Valmaseda  
Posgrado Ciencias del Mar  
y Limnología, UNAM  
Diciembre, 2021

---

**Certificado por**

Dr. Paul Blanchon  
**Director de Tesis**  
UASA, ICMYL, UNAM  
Diciembre, 2021

---

**Aceptado por**

Dr. Lorenzo Álvarez Filip  
UASA, ICMYL, UNAM  
Diciembre, 2021

---

**Aceptado por**

Dr. Joaquín Rodrigo Garza  
UMDI-Sisal, UNAM  
Diciembre, 2021

---

**Aceptado por**

Dr. Ismael Mariño Tapia  
ENES Mérida, UNAM  
Diciembre, 2021

---

**Aceptado por**

Dr. J.P. Bernal Uruchurtu  
Geociencias, Qro, UNAM  
Diciembre, 2021

*Dedicatoria ...*

*A mi esposa e hijas...*

*A todos los que han luchado y luchan por cumplir sus metas...*

*A los que creemos en el Dios de Spinoza...*

*There's what people wanna hear...wanna believe...  
there's everything else, (and) then!...there's the truth!...*

*Anonymous*

# Agradecimientos

A lo largo de esta investigación he recibido la asistencia y el apoyo de varias personas, instituciones y organizaciones. Agradezco en primer lugar al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM y todo su equipo de trabajo por apoyarme oportunamente con sus orientaciones y asesoría desde el proceso de admisión hasta esta última etapa de los trámites de titulación. Agradezco también al Consejo Nacional de Ciencia Y Tecnología (CONACYT) del Gobierno de México por la beca CONACYT otorgada (CVU/Becario: 666383/576896) y a la magna casa de estudios (UNAM) por el apoyo otorgado para el financiamiento de actividades de campo e investigación (PAPIIT-DGAPA-UNAM IN214819). Igualmente agradezco el apoyo financiero brindado por el proyecto CONACYT SEP FOSEC Ciencia Básica 2017/2018 A-1-S-18879 que permitió los estudios de fechado radio isotópico de las muestras de corales fósiles.

De manera especial extiendo mi agradecimiento a mi Director de Tesis y Tutor Principal, Dr. Paul Blanchon. Mi admiración por su pensamiento crítico profundamente educativo y pedagógico viene desde los estudios de maestría y marcó de manera muy singular mi formación académica en aquel y en este nivel de estudios. Más allá del aspecto oficial, he encontrado en Paul una persona muy humana y comprensiva con cuya asesoría oportuna logramos sobreponernos a todos los atrasos y complicaciones inherentes a cualquier proyecto de investigación y que ahorita llevamos a feliz término a pesar de los embates de la pandemia SARS Cov2. Muchas gracias. *Thanks Dude! You are one-of-a-kind.*

De igual manera quiero expresar mi agradecimiento muy personal al Comité de Exámen de Grado (Dr. Lorenzo Álvarez Filip (Doc), Dr. Joaquín Rodrigo Garza, Dr. Ismael Mariño Tapia y Dr. Juan Pablo Bernal Uruchurtu) por su labor constante de apoyo y asesoría durante estos cuatro años y en especial por el apoyo final en

los trámites de titulación que nos permiten cumplir con el Posgrado de Ciencias del Mar para una Titulación Oportuna.

No puede faltar un agradecimiento muy especial al Doctor Filip, el Doc como respetuosamente le llamo. La verdad sea dicha, sin su apoyo personal y el de su equipo de trabajo (Barcolab) y en especial de las maestras Esmeralda Pérez Cervantes y Nuria Estrada Saldívar este proyecto hubiera probablemente fracasado. Con su ayuda pudimos avanzar en la colecta de datos empíricos y la evaluación de los índices ecológicos de las formaciones geomorfológicas y logramos este trabajo de carácter bio geomorfológico. Más allá del componente oficial de la colaboración con este proyecto, la relación de trabajo con este equipo me permitió conocer de primera mano la variabilidad espacial de las formaciones arrecifales y comunidades bénticas en toda la extensión del Sistema Arrecifal Mesoamericano desde Xcalak hasta Punta Cancún y alguna que otra estructura en el México Profundo de la Sonda de Campeche. ¡Gracias por no dejar secarse mi equipo de buceo ni decaer la pasión por el buceo! De igual manera, agradezco al Ingeniero geólogo Eduardo Islas (Lalo) por acompañarme en la toma de muestras del registro geológico que referimos en el capítulo 5.

Hago extensivo mi agradecimiento a todo el personal tanto académico como técnico y administrativo de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales de Puerto Morelos, la UASA por el ambiente humano y cordial de las relaciones de trabajo y por crear las condiciones necesarias para la realización de este proyecto.

Por último, pero no menos importante, a mi esposa e hijas por la paciencia, el cariño y la comprensión ofrecidos para que pudiera concentrarme y finalizar felizmente el Doctorado. Y finalmente a mis colegas investigadores de Cuba que sembraron el interés inicial y me apoyaron en avanzar en mi formación profesional, gracias Patri (Dra Silvia Patricia González Díaz) y demás colegas de las ciencias del mar en Cuba.



# Índice general

<b>Agradecimientos</b>	<b>iv</b>
<b>1 Introducción General</b>	<b>1</b>
1.1 Estructura General de la tesis . . . . .	2
1.2 Resumen . . . . .	2
1.3 Abstract . . . . .	4
1.4 Introducción . . . . .	6
1.5 Justificación e importancia . . . . .	15
1.6 Preguntas de Investigación e Hipótesis . . . . .	18
1.7 Objetivo General . . . . .	19
1.8 Objetivos Específicos . . . . .	20
<b>2 Tipología geomorfológica de arrecifes lineales de rompiente a nivel de eco-regiones del Atlántico Oeste y el Mar Caribe</b>	<b>21</b>
2.1 Resumen . . . . .	22
2.2 Introducción al Artículo 1 . . . . .	24
2.3 Objetivo del estudio . . . . .	25
2.4 Abstract . . . . .	26
2.5 Introduction . . . . .	27
<b>3 Patrones bio-geomorfológicos a nivel regional para el Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM).</b>	<b>55</b>
3.1 Resumen . . . . .	56
3.2 Introducción al Artículo 2 . . . . .	57
3.3 Objetivo del estudio . . . . .	58
3.4 Abstract . . . . .	59
3.5 Introduction . . . . .	60
3.6 Methods . . . . .	61
3.6.1 Study site and geomorphic framework . . . . .	61
3.6.2 Coral distribution in geomorphic zones . . . . .	62
3.6.3 Statistical analysis . . . . .	62
3.6.4 Extrinsic factors . . . . .	63
3.7 Results . . . . .	65
3.7.1 Coral cover patterns in geomorphic zones . . . . .	65
3.7.2 Coral species patterns and extrinsic factors . . . . .	67

3.8 Discussion . . . . .	69
3.9 Conclusions . . . . .	71
3.10 References . . . . .	71
<b>4 Patrones bio-geomorfológicos a nivel de paisaje marino para el arrecife de franja de Punta Maroma en el SAM.</b>	<b>76</b>
4.1 Resumen . . . . .	77
4.2 Introducción al Artículo 3 . . . . .	78
4.3 Objetivo del estudio . . . . .	80
4.4 Abstract . . . . .	81
4.5 Introduction . . . . .	81
4.6 Methods . . . . .	83
4.6.1 Study site . . . . .	83
4.6.2 Survey methodology and historical analysis . . . . .	83
4.6.3 Approach to accretion processes . . . . .	85
4.6.4 Method biases and uncertainties . . . . .	85
4.6.5 Data transformation and statistical analyses . . . . .	86
4.7 Results . . . . .	88
4.7.1 Contemporary assemblages . . . . .	88
4.7.2 Historical assemblages . . . . .	90
4.7.3 Comparative analysis of coral communities . . . . .	90
4.8 Discussion . . . . .	93
4.9 Conclusions . . . . .	97
4.10 References . . . . .	98
<b>5 Patrones de desarrollo espacio-temporal a escalas geológicas para el arrecife de franja de Punta Maroma en el SAM</b>	<b>104</b>
5.1 Introducción . . . . .	105
5.2 Metodología . . . . .	106
5.2.1 Área de estudio . . . . .	106
5.2.2 Análisis Espacial del Arrecife Contemporáneo . . . . .	109
5.2.3 Colecta de Corales Fósiles . . . . .	110
5.2.4 Geocronología . . . . .	111
5.3 Resultados . . . . .	113
5.3.1 Análisis Espacial del Arrecife Contemporáneo . . . . .	113
5.3.2 Datos del fechado de los fósiles . . . . .	116
5.4 Discusión . . . . .	119
<b>6 Discusión General y Conclusiones</b>	<b>127</b>
6.1 Discusión General . . . . .	128
6.2 Conclusiones y Perspectivas futuras . . . . .	133
<b>Bibliografía General</b>	<b>134</b>

# Índice de Figuras

1.1	Distribución y extensión relativa de los diferentes tipos de comunidades coralinas y su relación con el marco geomorfológico arrecifal . . .	10
2.1	Clasificación geomorfológica estandarizada de arrecifes de coral y las subcategorías de arrecifes lineales de rompiente. . . . .	31
2.2	Terminología de arrecifes de rompiente y la zonificación geomorfológica de paisajes marinos béticos de aguas someras en el Gran Caribe	35
2.3	Distribución de los subtipos de arrecifes de rompiente en las 8 ecorregiones del Gran Caribe. . . . .	41
2.4	Tipos de Arrecifes lineales de rompiente comunes en las 8 ecorregiones del Gran Caribe. . . . .	43
2.5	Estimaciones de los núcleos de densidad de los datos morfométricos descritos en la Tabla 2.3 con sus cuartiles. . . . .	45
2.6	Análisis multivariado de dispersión y tendencias centrales de la morfometría en los 7 subtipos de arrecifes comunes. . . . .	46
2.7	Prueba de validación cruzada para niveles de clasificación geomorfológica en niveles independientes. . . . .	48
3.1	Sitios de muestreo y sus respectivas zonas geomorfológicas en el Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM) . . . . .	61
3.2	Representación esquemática idealizada de un perfil marino mostrando la ubicación relativa del marco zonal geomorfológico del SAM a través de imágenes representativas y la estructura del diseño experimental . . . . .	62
3.3	Desglose de la $\beta$ -diversidad taxonómica en correspondencia con sus partes dentro del contexto del marco zonal geomorfológico . . . . .	66
3.4	Patrones de Cobertura de Coral Vivo y Distribución relativa del porcentaje de cobertura por especies para cada zona geomorfológica del SAM . . . . .	67
3.5	Análisis de Componentes Principales (PCA) y Análisis de Redundancia de Distancias (db-RDA) del Modelo Lineal basado en Distancias multivariadas de Bray-Curtis (DISLM) . . . . .	69
4.1	Paisaje ecológico y zonación geomorfológica del Arrecife de Franja de Punta Maroma en el Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM) . . . . .	84

4.2	Diagrama de Cajas y Bigotes (Box Plot) de las densidades de colonias de coral para las zona del arrecife frontal y de la comunidad coralina sobre substrato duro antes y despues de 1990 . . . . .	88
4.3	Índice de Importancia Ecológica de cada Especie para las zonas del arrecife frontal y de la comunidad coralina sobre substrato duro antes y después de 1990 . . . . .	91
4.4	Mapa de Calor (Heat Plot) de la abundancia de las especies presentes en las zonas del arrecife frontal y de la comunidad coralina sobre substrato duro antes y después de 1990 . . . . .	92
4.5	Análisis de Componentes Principales (PCO) sobre la base de distancias Bray-Curtis de las comunidades coralinas de las zonas del arrecife frontal y de la comunidad coralina sobre substrato duro antes y después de 1990 . . . . .	94
5.1	Distribución espacial de las principales clases bénticas de la estructura actual del arrecife de Punta Maroma (modificado del geo portal de CONABIO) . . . . .	107
5.2	Mapa de la variabilidad espacial indicando los patrones de autocorrelación espacial de las áreas de tocones y pedacería de coral según el índice de Moran I (Local) para áreas de vecinos más cercanos . . . .	115
5.3	Diagrama de Cajas y Bigotes (Box Plot) de la distribución etaria (edades corregidas del par isotópico Uranio/Torio) para las 43 muestras del registro fósil del arrecife de Punta Maroma en arreglo latitudinal y del marco geomorfológico . . . . .	118
5.4	Distribución de la muestra etaria del estudio dentro de la variabilidad paleoclimática correspondiente al subperíodo del Holoceno superior/tardío (Piso/Edad Megalayense, 4.2 - presente) según las Estimaciones de Densidad de Datos arregladas para visualizar el contexto de los eventos Paleoclimáticos que le coincidieron . . . . .	121

# Índice de Tablas

1.1	Axiomas y Postulados del crecimiento natural de los arrecifes de coral con su correspondiente respaldo bibliográfico. . . . .	9
2.1	Número de arrecifes lineales de rompiente (>500 m) en el Gran Caribe y su longitud (km) . . . . .	39
2.2	Valores Promedio de los Parámetros morfométricos para los subtipos de arrecifes comunes . . . . .	44
2.3	Contribución relativa de los parámetros morfométricos a cada uno de los subtipos de arrecifes comunes. . . . .	49
3.1	Valores Promedio de los Índices ecológicos y de los factores abióticos según el marco zonal geomorfológico . . . . .	68
4.1	Riqueza y Diversidad de especies para las zonas del arrecife frontal y de la comunidad coralina sobre substrato duro en el paisaje marino de Punta Maroma antes y después de 1990 . . . . .	89
4.2	Resultados de los análisis estadísticos multivariados de varianza (PERMANOVA) y dispersión (PERMDISP) de los datos temporales de abundancia histórica (1979 y 1985) y 2019 de las zonas del arrecife frontal y de la comunidad coralina sobre substrato duro antes y después de 1990 . . . . .	93
5.1	Relaciones de actividad U/Th para las 43 muestras de corales fósiles del registro subsuperficial de Punta Maroma. . . . .	117

# Capítulo 1

## Introducción General

### Introducción General, hipótesis, objetivos y preguntas de investigación

#### **Nota aclaratoria sobre Redacción y Estilo de Lengua Española**

Una búsqueda rápida de la información sobre arrecifes de coral/coral reefs en Google Académico muestra que sólo el 3.9% de la literatura científica disponible en ese motor de búsqueda para esos términos se encuentra en idioma español (23 mil 700 de un total de 600 mil 700 artículos). Este desbalance abrumador en el idioma utilizado hace que en muchos casos no exista un uso homogéneo de los equivalentes en lengua española para términos bien definidos en la literatura en idioma inglés. Consciente de las posibles confusiones que esto podría ocasionar, el autor ha preferido mantener los términos de mayor uso dentro de la literatura científica en aquellos casos donde su nomenclatura inglesa está bien definida y puede causar confusión si se utiliza una traducción literal. En esos casos los términos se han escrito en cursiva y entre comillas (términos compuestos), eventualmente entre paréntesis acompañando su traducción.

## **1.1 Estructura General de la tesis**

### **1.2 Resumen**

Este Capítulo 1 tiene como finalidad mostrar la estructura de la presente tesis, sus objetivos (general y específicos), así como la hipótesis de trabajo que se trató de corroborar mediante las respuestas a las preguntas científicas abordadas con un enfoque mayoritariamente geológico, aún en aquellos casos donde se analizó el contexto ecológico de las formaciones arrecifales. Adicionalmente, el capítulo provee una Introducción general sobre la problemática asociada al enfoque dual (biológico y geológico) con que generalmente se aborda el contexto geomorfológico en los estudios de los ecosistemas arrecifales y las implicaciones asociadas a los enfoques tradicionales aplicados a los estudios tanto ecológicos como geológicos.

El Capítulo 2 aporta una revisión de la geomorfología y la distribución de los diferentes tipos de arrecifes lineales de rompiente que han colonizado durante el último período geológico las aguas someras de la región del Atlántico Occidental y el Mar Caribe y explora las diferencias en su distribución en las diferentes eco regiones definidas para la cuenca oceanográfica. Adicionalmente explora las diferencias en los patrones geomorfológicos de los subtipos más comunes, partiendo de variables morfométricas de las estructuras tridimensionales mediante el uso de herramientas de Sistemas de Información Geográfica de código abierto, acompañadas de métodos de la estadística descriptiva multiparamétrica.

El Capítulo 3 explora la variabilidad subregional de los patrones bio geomorfológicos para el Sistema Arrecifal Mesoamericano (eco-región del Atlántico Oeste) con énfasis en la relación existente entre los índices de diversidad y de distribución de especies más relevantes vinculados a las comunidades de corales escleractinios, principales constructores arrecifales. Para ello se utiliza un esquema de zonación geomorfológica con fundamento en los procesos de acreción geológica. Adicionalmente, explora los cambios en la distribución espacial de la comunidad coralina

(beta diversidad) y su relación con algunos impulsores (*drivers*)<sup>1</sup> ambientales tanto crónicos (energía de oleaje), como agudos (incidencia de huracanes) que, desde el punto de vista geomorfológico, han sido identificados como los principales moduladores de los procesos geológicos que ocurren en la región.

El Capítulo 4 explora los procesos de homogenización (beta diversidad) acontecidos a las comunidades de los corales escleractinios a una escala espacio temporal que abarca el período de mayores cambios ecológicos en la región (década de los 80 al presente) utilizando para el análisis el mismo marco de zonación geomorfológica sustentado en los conocimientos geológicos a nivel del paisaje arrecifal del arrecife de franja de Punta Maroma y las comunidades coralinas aledañas.

El Capítulo 5 explora la variabilidad espacio temporal de la estructura del mismo arrecife de franja de Punta Maroma a escala geológica utilizando para el estudio técnicas de fechado radio isotópico de las series de  $^{234}\text{U}/^{230}\text{Th}$  de fósiles<sup>2</sup> pertenecientes al registro subsuperficial de la estructura actual de la formación. Adicionalmente, mediante el uso de técnicas de análisis espacial explora la extensión de la estructura, así como las dimensiones y tendencia espacial de las áreas de tocones y pedacería de coral presentes en la zona frontal del arrecife de franja.

---

<sup>1</sup>Driver. Del inglés. (En Ecología) 1. Cualquier factor natural o inducido por el hombre que provoque directa o indirectamente un cambio. 2. El entorno externo en el que vive una planta o un animal, que tienden a influir en su desarrollo y comportamiento

<sup>2</sup>fósil. Del lat. *fossilis* 'que se obtiene cavando', der. de *fodere* 'cavar'. 1. adj. Dicho de una sustancia de origen orgánico o de un resto de organismo: Que está más o menos petrificado, y se encuentra por causas naturales en las capas terrestres, especialmente si pertenece a otra época geológica. (Usado también como siustantivo masculino, U. t. c. s. m.) 2. adj. Dicho de una impresión, un vestigio o un molde: Que denota la existencia de organismos que no son de la época geológica actual. U. t. c. s. m. Fuente: <https://dle.rae.es>



### 1.3 Abstract

The aim of this Chapter 1 is to show the structure of the thesis, its general and specific objectives as well as the geological approach used to test the stated working hypothesis, including those cases where the ecological context of reef structures was the main subject of the analyses. Additionally, the chapter provides a general introduction to problems associated with a dual ecological and geological approach required by the geomorphological context of coral reef studies, and the implications associated with traditional approaches used in both ecological and geological studies.

Chapter 2 provides a comprehensive survey of the geomorphology and distribution of the different linear breakwater reef types that colonize shallow waters of the Western Atlantic and the Caribbean Sea during the present and latest geological period (The Holocene). Additionally, it determines the main differences between the most common geomorphological reef types based on morphometric variables and using open-source Geographic Information Systems tools and multiparametric descriptive statistical methods.

Chapter 3 quantifies the variability of reef biogeomorphic patterns at the regional level for the Mesoamerican Reef System, emphasizing the relationship between common diversity and distribution indices of the main reef building communities (scleractinian corals) using standardized geomorphic zones. Additionally, it explores the changes in the spatial distribution of the coral community (beta diversity) and its relationship with environmental drivers that modulate the geomorphologic zonal framework present in the region.

Chapter 4 analyses the homogenization processes in beta diversity that has occurred in the shallow coral communities of the Punta Maroma fringing reef and adjacent seascape between the 1980 and the present at the landscape level using the same geomorphological zonal framework as Chapter 3.

The final Chapter 5 explores the spatio-temporal variability present in the structure of the Punta Maroma fringing reef at geological timescales using  $^{234}\text{U}$

$^{230}\text{Th}$  series radioisotopic dating of fossil corals collected from to the subsurface reef structure. Additionally, spatial analysis techniques of these data are used to reconstruct reef-front development over the last 6 thousand years.

## 1.4 Introducción

Los arrecifes de coral contemporáneos se han desarrollado durante la época/serie geológica temporal más reciente, el Holoceno<sup>3</sup> (11.7 ka-presente) y pertenece al período Cuaternario. Su comienzo se define a partir del fin de la última glaciación y por tanto le ha correspondido el incremento del nivel del mar producto del deshielo de los casquetes polares. La elevación del nivel del mar no ha sido el único elemento dinámico que han enfrentado estas formaciones arrecifales que también han estado expuestas a fluctuaciones cíclicas de la temperatura de los océanos (eventos Bond de enfriamiento durante el Holoceno, [Bond et al., 1997, 2001](#)) y las consecuencias de los mismos, por ejemplo, los cambios en la fuerza de la circulación del cinturón termohalino del Atlántico Norte y los eventos paleoclimáticos de incremento en las tormentas (períodos de tormentas del Holoceno/Holocene Storm Periods; [Liu and Fearn, 2000](#); [Lane et al., 2011](#); [Van Soelen et al., 2012](#)). Esas fluctuaciones en los regímenes hidro-meteorológicos de la región del Atlántico Norte han sido señaladas coincidentemente con variaciones en el crecimiento de estructuras sedimentarias (estalagmitas) en el sudeste de México ([Bernal et al., 2011](#)) mientras la correlación temporal es consistente con otros registros marinos del Pacífico Este (por ejemplo, [Schmidt et al., 2004](#); [Benway et al., 2006](#)). A pesar de que dichas formaciones se han desarrollado con mayor o menor éxito durante todo el Holoceno, su estudio ha estado mayoritariamente enfocado en las comunidades biológicas que los habitan, sobre todo aquellas que aportan la complejidad estructural de los mismos.

Desde sus inicios, las ciencias marinas enfocadas al estudio sistemático de los arrecifes de coral han prestado especial atención a describir los procesos de formación y desarrollo histórico de esas complejas estructuras de origen biológico. La mayoría de estos estudios se realizó en sitios de aguas oligotróficas y aislados

---

<sup>3</sup>Geólogos, oceanógrafos, paleoclimatólogos y paleontólogos dividían informalmente la serie/época Holoceno en “inferior/temprano”, “medio” y “superior/tardío”. Para reglamentar la práctica, las nuevas divisiones del Holoceno corresponden a tres subseries/subépocas cada una de las cuales contiene un piso/edad. El tercero de esos períodos toma como estratotipo global de límite un espeleotema desarrollado en la Cueva Mawmluh (estado Meghalaya de la India, tipificado por una estalagmita archivada en la Smithsonian Institution. El criterio de correlación correspondiente es una megasequía prolongada ocurrida hace 4200 años, que se corresponde con cambios atmosféricos y oceánicos a escala global. (información de la Sociedad Geológica de España).

de impactos antrópicos lo que permitió el surgimiento de los paradigmas asociados al desarrollo natural de los arrecifes. En correspondencia con esta percepción 'ontogenética' de los arrecifes, su desarrollo bio geomorfológico es controlado primariamente por un grupo de factores físicos y químicos del ambiente marino circundante. Pero el desarrollo turístico acelerado y sin una planificación ambiental sustentable así como el incremento de asentamientos urbanos asociados a procesos económicos intensivos dentro de la zona costera (por ejemplo, la pesca ribereña y la acuicultura) han incorporado nuevos estresores culturales y socioeconómicos que demandan una actualización de esos paradigmas con vistas a determinar en qué magnitud están siendo modificados por las variaciones en la intensidad y la periodicidad tanto de disturbios naturales como antrópicos asociados al cambio climático y global (Williams et al., 2019).

Los paradigmas del desarrollo natural de los arrecifes se sustentan sobre varios axiomas<sup>4</sup> y postulados<sup>5</sup> (Tabla 1.1) definidos bajo el principio ecológico de la correlación entre una o varias variables independientes de carácter físico o químico y la variable respuesta de la comunidad biótica arrecifal a diferentes escalas temporales y espaciales (Kinsey, 1981). De conjunto con los avances en la comprensión del rol del entorno fisicoquímico sobre la distribución espacial natural de las especies claves del arrecife, se ha avanzado, aunque de manera limitada, en la conceptualización de la geomorfología arrecifal y la cuantificación de los procesos y las tasas de retroalimentación entre esa geomorfología y la ecología de los principales constructores de la estructura arrecifal, los corales escleractinios.

Los procesos bio geomorfológicos fueron inicialmente abordados desde una perspectiva ecológica como descripción del hábitat de las especies (Vaughan, 1919; Goreau, 1959; Goreau and Wells, 1967; Porter, 1972; Goreau and Goreau, 1973; Geister, 1977; Done, 1982) y posteriormente la problemática propició el surgimiento de una nueva disciplina, la bio geomorfología (Viles, 1988; Naylor et al., 2002;

---

<sup>4</sup>Del lat. axioma, y este del griego axioma. 1. m. Proposición tan clara y evidente que se admite sin demostración. 2.m. Mat. Cada uno de los principios indemostrables sobre los que, por medio de un razonamiento deductivo, se construye una teoría

<sup>5</sup>Del lat. postulatatum 'demanda, petición'. 1. m. Proposición cuya verdad se admite sin pruebas para servir de base en ulteriores razonamientos. 2.m. Idea o principio que defiende una persona

Spencer and Viles, 2002; Viles, 2020). El consenso general actual asume que, como resultado de la naturaleza de gradiente de varios de los factores involucrados en la respuesta biológica (por ejemplo, luz, profundidad y energía de oleaje), las especies tienden a exhibir límites difusos en su distribución a partir de determinadas condiciones óptimas y específicas para cada una de ellas y eventualmente, llegan a modificar el entorno, logrando extender su presencia más allá de los límites físicos de la estructura geológica arrecifal (Figura 1.1). La presencia de corales hermatípicos en comunidades ecológicamente funcionales más extensas que los límites físicos de la estructura geológica está directamente asociada a la paradoja conceptual y semántica subyacente en la interpretación geológica y ecológica de los arrecifes (Stoddart, 1969) y afecta la comprensión de algunos de los procesos ecológicos a escala regional. Entre la línea de sobre simplificación necesaria para algunos análisis y la trivialización de algunos términos y conceptos hay un terreno gris, complicado y lleno de matices que interfiere desde nuestra perspectiva con un resultado más preciso de los estudios.

Identificada tempranamente en varios estudios (Davis, 1928; Ladd and Tracey, 1949; Goreau, 1969), la paradoja asociada a la conceptualización dual (ecológica y geológica) de los arrecifes de coral, que fuera descrita en la literatura como el “coral reef problem” continúa vigente hasta nuestros días mientras en los círculos científicos se han popularizado términos geomorfológicos imprecisos como el “fore reef” (Medina-Valmaseda et al., 2020). Al respecto, resulta procedente recordar las palabras de uno de los investigadores pioneros de los arrecifes, Tomás F. Goreau, quien en 1969 resaltaba las diferencias a considerar al referirse a los arrecifes de coral (geológico) y las comunidades coralinas (ecológicas), previendo la confusión que podía originar el hecho de que los constructores arrecifales en ocasiones habitaran zonas más allá de los límites del arrecife geológico:

*“... Es importante tener en cuenta las diferencias entre las comunidades de corales per se y los arrecifes de coral. Las primeras son poblaciones más o menos abiertas de individuos dispersos en el fondo marino que carecen de una base propia que hayan cons-*

*truido anteriormente, mientras que los segundos tienen como núcleo un marco cementado de restos de corales masivos grandes enterrados en su lugar y que es resistente a las olas conformando una estructura de topografía discreta que se mantiene y expande hacia los bordes de los mares dominantes” (Goreau, 1969)*

Tabla 1.1: Axiomas y Postulados del crecimiento natural de los arrecifes de coral con su correspondiente respaldo bibliográfico.

Axiomas	<p>(1) La tolerancia a los factores ambientales (luz, temperatura, salinidad, energía de oleaje, sedimentos) es determinante en la distribución espacial y el crecimiento de las especies de organismos constructores de los arrecifes y en consecuencia define la distribución y extensión espacial de las estructuras</p> <p>(2) Los arrecifes exhiben un marco zonal geomorfológico que refleja los procesos retro adaptativos de la comunidad béntica a los efectos de esos factores ambientales y otros procesos agudos (huracanes) en el tiempo</p>	<p>Temperatura (Shinn, 1956; Glynn and Stewart, 1973; Webber &amp; Whits, 1974)</p> <p>Luz (Quoy and Gaimard, 1825; Dana, 1953; Goreau, 1961, Bak, 1974)</p> <p>Profundidad (Goreau, 1959; Glynn, 1976)</p> <p>Salinidad (Buddemaier &amp; Kingsey, 1976)</p> <p>Energía de oleaje (Grigg and Maragos 1974; Geister, 1977; Adey and Burke, 1977; Pichon, 1978; Dollar, 1982; Done, 1983)</p> <p>Nutrientes (Kinsey and Davies, 1977; Crossland and Barnes, 1983)</p> <p>Vaughan, 1919; Kinsey, 1981; Viles, 1988; Hubbard, 1988; Hubbard, 1994; Naylor et al, 2002; Spencer and Viles, 2002, 2020.</p>
Postulados	<p>(1) La incorporación de factores culturales y socioeconómicos vinculados al cambio climático y global ha alterado los patrones bio geomorfológicos naturales</p> <p>(2) En las comunidades coralinas deterioradas ha ocurrido un proceso de homogenización funcional conducente a una simplificación del marco zonal bio geomorfológico</p>	<p>Hughes et al, 2017; Williams et al., 2019; Williams and Graham, 2019</p> <p>Burman et al, 2012; Edmunds et al, 2014; Kuffner and Toth, 2016; Zwada, Madin, Baird, Bridge, &amp; Dornelas, 2019; Estrada-Saldívar et al, 201</p>

Resultante de esta disparidad funcional entre los arrecifes “biológicamente” funcionales y su contraparte “geológica”, conviven en la región al menos tres tipos de comunidades coralinas (Figura 1.1):

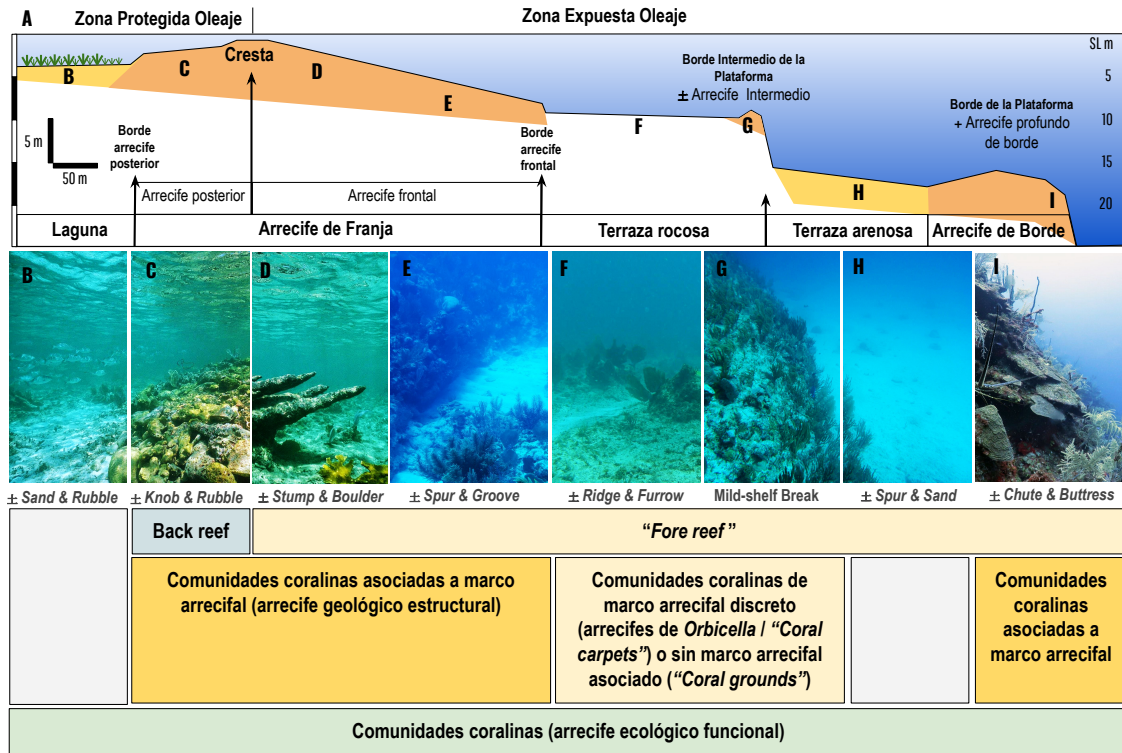


Figura 1.1: Distribución espacial del marco bio-geomorfológico a lo largo de un perfil arrecifal hipotético (A). Se muestran las unidades de acreción de los arrecifes geológicos estructurales y sus subzonas: arrecife de franja (C-E), arrecife intermedio (G) y arrecife profundo de borde (I). Otras zonas del perfil representadas en su posición relativa incluyen las zonas de acumulación de sedimentos de la laguna arrecifal (B) y la terraza arenosa (H), y la zona expuesta de la terraza rocosa (F). Las imágenes B a la I representan gráficamente cada una de estas subzonas utilizando su denominación en la literatura inglesa en los estudios geológicos, ecológicos y biogeomorfológicos. Note la disposición relativa de las comunidades coralinas de marco arrecifal discreto o sin marco arrecifal más allá de los límites del arrecife geológico. Todas las zonas, tanto aquellas con acreción geológica como las que no son objeto de análisis de los estudios ecológicos.

- a. Las comunidades coralinas compuestas por especies con elevados umbrales de tolerancia a alguno de los gradientes ambientales que permiten a esas especies crecer en zonas marginales del arrecife, cercanas al borde medio de inflexión de la plataforma continental (“*mild-shelf break*”) conformando comunidades coralinas sobre el sustrato duro de la terraza arrecifal (“*coral grounds*”; [Rodríguez-Martínez et al., 2011](#)). Este tipo de comunidades no pueden ser catalogadas como arrecifes de coral en el sentido geológico debido a la ausencia

de procesos de acreción y desarrollo tridimensional de su substrato mientras logran establecer un equilibrio entre el crecimiento esquelético y los procesos de destrucción por bioerosión.

- b. Las comunidades coralinas con predominio de algunos géneros específicos como, por ejemplo, *Orbicella* que han sido catalogados como arrecifes de *Orbicella* (Williams et al., 2015). Debido a la complejidad estructural y capacidad de crecimiento esquelético y repoblación de los organismos que las conforman pueden llegar a conformar un marco arrecifal con una estructura relativamente modesta en sus dimensiones comparada con la extensión espacial que llegan a cubrir las comunidades. Definidas en algunas regiones como “*coral carpets*”, estas comunidades ocupan un espacio intermedio entre las comunidades sobre sustrato duro (sin marco arrecifal alguno) y los arrecifes geológicos caracterizados por una estructura prominente (verdadero marco arrecifal).
- c. Las comunidades coralinas asociadas a estructuras geológicas prominentes que sobresalen de la topografía residual del fondo marino alcanzando varios metros de altura sobre el nivel de esta. En estas últimas formaciones convergen los requerimientos funcionales de la comunidad ecológica y los requerimientos geológicos que definen la formación como arrecife genuino desde el punto de vista geológico (Geister, 1983).

Sin embargo, la similitud existente en los gradientes naturales de luz y profundidad y en los impulsores ambientales de las zonas costeras tropicales y subtropicales del planeta como por ejemplo los patrones similares de energía de oleaje, ha propiciado la presencia de ciertos patrones geomorfológicos reiterativos en los arrecifes de coral (Spalding et al., 2001). Esos patrones de zonificación geomorfológica a su vez han permitido una clasificación sistemática de las estructuras arrecifales en base a sus características geomorfológicas. Por ejemplo, los arrecifes someros han sido clasificados en base a la batimetría de la laguna arrecifal como arrecifes de franja o de barrera en dependencia de una cota de profundidad de la laguna arrecifal definida *a priori* (de franja < 10m; de barrera > 10m). También se ha establecido una



zonación geomorfológica asociada a los accidentes topográficos del fondo marino ("*slope-breaks*"; [Blanchon and Shaw, 1995](#); [Blanchon, 2011](#)). Otro gradiente físico, este asociado a la energía de oleaje, ha sido utilizado para dividir, a través de la línea de rompiente de la cresta arrecifal, las principales zonas geomorfológicas en una zona expuesta al oleaje (el arrecife frontal) y otra zona protegida del oleaje (arrecife posterior; [Done, 2011](#)). Para la región del Caribe, la variabilidad del marco de zonación geomorfológica arrecifal incluyendo su configuración espacial principal (franja, barrera, pseudo atolones, arrecifes de parche y de banco) fue descrito en detalle por [Geister \(1983\)](#) quien sugería el uso de adicional de otras morfologías tipo vinculadas a la configuración geográfica de las formaciones, a ser utilizadas de manera combinada con los elementos de clasificación expuestos anteriormente. Dicha configuración adicional incluye, entre otros:

- i. La posición del arrecife respecto al suelo oceánico como arrecife de plataforma u oceánico ("*shelf / oceanic*").
- ii. La relación con los principales impulsores ambientales, en particular los patrones de exposición al viento y al oleaje fueran estos protegidos o expuestos ("*windward / leeward*" and "*wave-exposed/ wave-protected*").
- iii. Su ubicación relativa dentro de la plataforma continental o insular como arrecifes de borde o banco ("*edge reefs / bank*").

Recientemente, varios factores vinculados al desarrollo socio-económico descontrolado de las zonas costeras como la sobrepesca y la disminución de la calidad de las aguas costeras han sido vinculados a los cambios ecológicos ocurridos en las comunidades coralinas que actualmente reflejan un deterioro agudo de sus principales índices ecológicos en respuesta al incremento en la intensidad y periodicidad tanto de los disturbios naturales como antrópicos ([Graus and Macintyre, 1989](#); [Hughes, 1994](#); [Connell, 1997](#); [Rodríguez-Zaragoza and Arias-González, 2015](#); [Rogers and Beets, 2001](#); [Pandolfi, 2002](#); [Graham et al., 2013](#); [McWilliam et al., 2020](#)). Por ejemplo, se estima que desde la década de los años 70-80, los arrecifes del mar

Caribe han perdido aproximadamente un 50% de la cobertura de sus corales constructores arrecifales y han transitado hacia ecosistemas dominados por macroalgas y comunidades bénticas degradadas (Gardner et al., 2003; Schutte et al., 2010; Jackson et al., 2014; Cramer et al., 2020). Esos cambios de fase fueron precedidos por episodios recurrentes de blanqueamiento y enfermedades en la región (por ejemplo, las enfermedades de banda blanca, banda negra y puntos blancos) y por los impactos reiterados de tormentas severas que azotaron la región a mediados de los 80 (Woodley, 1992; Hughes, 1994; Brown, 1997; Aronson and Precht, 2001). Los eventos diezmaron de manera particular la abundancia y la salud de las poblaciones de Acropóridos (*Acropora palmata* y *Acropora cervicornis*). Esas dos especies se consideran clave para los procesos de acreción arrecifal y son reconocidas por su aporte mayoritario al registro geológico de las estructuras someras de los arrecifes de franja en la región (Knowlton et al., 1981; Gladfelter, 1982; Hughes, 1994; Aronson and Precht, 2001). El deterioro de las poblaciones de Acropóridos a su vez fue secundado por afectaciones en las comunidades de otros corales masivos fundamentalmente del género *Orbicella* que también sufrieron la acción concomitante de los disturbios naturales, antrópicos, y los episodios reiterados de enfermedades (Eakin et al., 2010; Weil et al., 2009; Bruckner and Bruckner, 2006). En consecuencia, se considera que tanto los servicios ecosistémicos que proveen a la humanidad a escala global los arrecifes, como la biodiversidad marina que resguardan, se encuentran gravemente amenazados (Hubbard, 1986; Roberts, 1995; Kleypas et al., 1999, 2001).

Sin embargo, algunos de estos estudios destacan que tanto los disturbios naturales como los huracanes y las tormentas severas que afectan periódicamente a los arrecifes, como los cambios de fase presentan cierta variabilidad espacial y, por consiguiente, su impacto sobre las comunidades no ha sido espacialmente homogéneo a lo largo de todo el gradiente de zonación geomorfológica de las formaciones arrecifales y en las diferentes escalas de análisis (por ejemplo, Murdoch and Aronson, 1999; Harris et al., 2015). Aun así, esa variabilidad ha sido en reiteradas ocasiones omitida o relegada a planos secundarios en el contexto de los estudios en base

a razones objetivas y subjetivas surgidas de la apremiante necesidad de evaluar y mitigar los impactos recibidos por las comunidades arrecifales.

Objetivamente, la omisión del marco geomorfológico ha sido recurrente sobre todo por razones de carácter metodológico cuando los estudios de alcance regional han recurrido a técnicas de metaanálisis y al reciclaje de los datos antiguos de que se dispone para evaluar algunos de los procesos ecológicos a escalas más amplias ([Gardner et al., 2003](#); [Côté et al., 2005](#)). En el proceso de análisis y reutilización de los datos se ha omitido incluir la información geomorfológica correspondiente, aun cuando la problemática asociada a esta omisión ha sido señalada en varias ocasiones (por ejemplo, [Jackson et al., 2014](#); [Williams et al., 2015](#)). Mientras en el diseño experimental original a escala local de donde se extraen los datos la variabilidad geomorfológica se evitaba mediante el propio diseño (por ejemplo, restringiendo el objeto de estudio a una cota de profundidad) o no aplicaba debido al contexto de la pregunta científica específica a resolver y la escala de los procesos objeto de escrutinio, esto no sucede en las nuevas condiciones regionales más heterogéneas. Adicionalmente, los estudios a escalas espacio temporales de mayor magnitud, en contadas ocasiones han ejecutado un proceso de validación de las métricas ecológicas para adecuarlas a las nuevas escalas de análisis como parte del proceso de validación de los datos, aun cuando algunas de ellas, por ejemplo, la cobertura de corales han sido señaladas por su sensibilidad a la escala espacial y temporal que se utilice ([Guzmán, 1991](#); [Karlson and Hurd, 1993](#); [Williams et al., 2015](#)).

Una actualización precisa del efecto que produce la naturaleza de gradiente asociada al contexto geomorfológico en las nuevas condiciones ambientales de los arrecifes, así como una comprensión más precisa de los procesos de retroalimentación entre la geomorfología y los cambios ecológicos resultan cada vez más necesarias toda vez que algunos procesos pueden provocar cambios irreversibles en el estado del sistema bio geomorfológico arrecifal (por ejemplo, mediante los mencionados cambios de fase ([Hughes, 1994](#); [Norström et al., 2009](#))). El riesgo de una transición irreversible se ve potenciado por la adición de impulsores socioeconómicos asociados al cambio global del planeta. Y la problemática adquiere mayor im-

portancia ante el surgimiento de líneas de investigación vinculadas a evaluaciones ecológico-predictivas de la salud arrecifal con inferencias al desarrollo de la estructura geológica de los mismos. Tales estimaciones a futuro de los procesos geológicos con base en la condición ecológica de las comunidades actuales, sin embargo, están sujetas a las mismas limitaciones que enfrenta establecer una secuencia entre los restos fósiles de las comunidades antiguas y sus contrapartes actuales (Kleypas, 2007). En particular para tales predicciones a futuro los retos se asocian a:

- i. Potenciales diferencias evolutivas en los organismos, las comunidades y los ecosistemas que se utilizan como base del cálculo, sobre todo en condiciones de aceleración del cambio climático y global.
- ii. La incertidumbre asociada a la variabilidad espacial tanto de los procesos ecológicos como en los impulsores ambientales asociados al desarrollo de las comunidades a escalas temporales geológicas.

Sin embargo, el diseño metodológico que acompaña a este novedoso enfoque en su versión actual carece al igual que muchos de los estudios pioneros a escala regional de un contexto geomorfológico riguroso como parte de los análisis, creando condiciones favorables para un incremento de las incertidumbres asociadas al punto dos de los retos y en consecuencia, propicia la posibilidad de alcanzar conclusiones poco fidedignas de la realidad de manera inconsciente al omitir información valiosa del contexto de los análisis (Côté et al., 2005).

## 1.5 Justificación e importancia

Los corales constructores arrecifales (Scleractinia) son la base de importantes índices de biodiversidad y responsables de un alto porcentaje ( 80%) del registro geológico recuperado de los arrecifes coralinos (Stathakopoulos and Riegl, 2015; Toth et al., 2019). Consecuentemente, constituyen también el grupo biológico más importante involucrado en los procesos de acreción (Hubbard, 2015) y sobre ellos ha recaído el mayor interés investigativo y de monitoreo, inicialmente a escalas loca-

les y luego dentro de enfoques más integrales a largo plazo como el protocolo de monitoreo de arrecifes coralinos, pastos marinos y manglares en el Caribe, CARI-COMP (Cortés et al., 2010) y el Programa de Evaluación Rápida de Arrecifes del Atlántico y el Golfo (AGRRA, Lang et al., 2012). Recientemente, algunos grupos de trabajo han desarrollado metodologías novedosas enfocadas a evaluar la capacidad de acumulación de carbonato de calcio de los arrecifes ("*reef budget*") desde una aproximación ecológica a diferentes escalas locales (por ejemplo, Stearn et al., 1977; Scoffin, 1993; Sadd, 1984) y posteriormente utilizar este cálculo para predecir el potencial de acreción de las estructuras desde un enfoque holístico que permitiría predecir las trayectorias de desarrollo a futuro de los arrecifes bajo las condiciones actuales de deterioro ambiental que enfrentan producto del cambio climático global (por ejemplo, Perry et al., 2013, 2015, 2018; Manzello et al., 2018; Vecsei, 2001).

En una revisión crítica de este tipo de investigaciones, Lange et al. (2020) concluyeron que el tipo de hábitat arrecifal no impacta significativamente los análisis puesto que, según la metodología aplicada, no se encontraron diferencias entre los diferentes ambientes arrecifales por su capacidad de secuestrar carbonatos y generar una acreción positiva. Sin embargo, la conclusión de los autores, contrastante con lo encontrado por estudios anteriores (por ejemplo, Kinsey, 1981; Perry, 1999) se sustenta en una clasificación geomorfológica que presenta algunas de las limitaciones señaladas anteriormente, como la imprecisión en los términos y el uso de esquemas de clasificación mixta que relacionan tipologías arrecifales y zonación geomorfológica (como el "*fore reef*") incluyendo comunidades coralinas para las cuales no ha sido demostrado que contribuyan activamente a los procesos de acreción arrecifal (comunidades coralinas sobre sustrato duro, "*coral grounds*"; Figura 1.1). Por tanto, considerando la naturaleza aleatoria y fragmentada que se ha demostrado tienen los cambios ecológicos así como el incremento de los disturbios naturales y antrópicos que amenazan a los arrecifes de coral, se impone un estudio pormenorizado del rol del marco zonal con vistas a actualizar la información disponible sobre el contexto bio-geomorfológico de los cambios que han ocurrido y determinar si las condiciones ambientales actuales han terminado por alterar los patrones vinculantes entre los

procesos bióticos y abióticos establecidos bajo el paradigma del desarrollo natural de los arrecifes. La actualización de esta relación permitirá adicionar información vital al contexto espacial de los cambios y pronósticos cambiando la perspectiva que se tiene de ellos, así como simplificará patrones complejos y contradictorios detectados esporádicamente en los análisis de índices ecológicos selectos como el de cobertura de corales.

## 1.6 Preguntas de Investigación e Hipótesis

Con base en la problemática detectada respecto al enfoque dual del contexto geomorfológico en el marco de los estudios arrecifales en este trabajo se pretende responder las siguientes preguntas científicas:

- i. ¿Qué patrones sistemáticos se pueden identificar en los arrecifes de rompiente del Atlántico en base a la variabilidad geomorfológica de los mismos?
- ii. ¿Cuál es el efecto de los impulsores ambientales en esta variabilidad geomorfológica?
- iii. ¿Cuál ha sido el efecto de los cambios recientes en las comunidades coralinas sobre la distribución espacial de los corales en el contexto del marco zonal geomorfológico?

Con base en el conocimiento existente y la revisión de la literatura publicada, partimos de la siguiente hipótesis para establecer el vínculo entre el contexto bio geomorfológico de los arrecifes someros y los conductores ambientales naturales, culturales y socioeconómicos que les afectan:

*Si la organización estructural de las comunidades bentónicas de los arrecifes poco profundos, evaluada a partir de sus índices ecológicos y de diversidad, es controlada mediante la acción de los procesos del medio ambiente físico (olas y tormentas) estipulados por el paradigma de desarrollo natural de los arrecifes, y no por los nuevos conductores culturales y socio-económicos, entonces podrá apreciarse un patrón de distribución de especies controlado geomorfológicamente incluso después de la abrupta disminución de la cubierta de coral atribuida al impacto antropogénico y al cambio climático de los últimos 50 años.*

Esta hipótesis parte del criterio de una estabilidad relativa a escala geológica (Holoceno tardío) de los principales conductores ambientales: nivel del mar (profundidad), energía del oleaje e iluminación, capaces de establecer una señal ambiental lo suficientemente fuerte como para sobreponerse a disturbios biológicos que ocurren a escalas menores de tiempo.

## **1.7 Objetivo General**

El objetivo de la investigación de esta tesis es, en consecuencia, determinar, bajo las condiciones de deterioro arrecifal que caracterizan a la región del Caribe, el vínculo entre la geomorfología y la ecología de las comunidades coralinas degradadas de los arrecifes de franja y profundizar nuestra comprensión sobre el rol que juegan los controles ambientales en la configuración bio-geomorfológica de estas estructuras someras en el Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM).

Este objetivo lo logramos a través de análisis espaciales a diferentes escalas dirigidos a evaluar la relación existente entre el marco zonal geomorfológico desde un enfoque geológicamente sustentado y a) los rasgos ecológicos de sus comunidades coralinas de los principales constructores arrecifales a escala regional para el SAM y b) los controles ambientales con efecto sobre la geomorfología. En consecuencia, el estudio se apropia de un enfoque espacial para la comprensión de los procesos de degradación arrecifal en la región tanto a ese nivel regional como a nivel de paisaje arrecifal utilizando como caso de estudio para esto último la estructura del arrecife somero de Punta Maroma. La perspectiva espacial del análisis a nivel de paisaje para el caso de Punta Maroma pone a prueba el paradigma de que la información recabada de un solo perfil geológico es transferible a la estructura en su conjunto (desarrollo homogéneo de los arrecifes). En tal sentido, resulta una investigación pionera en su enfoque de paisaje marino al documentar por primera vez la variabilidad espacio temporal del registro geológico dentro de una misma estructura arrecifal en la región del Caribe mexicano y hasta donde se conoce del Atlántico.



## **1.8 Objetivos Específicos**

- i. Proveer un esquema actualizado de clasificación geomorfológica de los arrecifes de rompiente del Atlántico desde una visión integradora sobre la base de conceptos geológicamente fundamentados y que abarque los diferentes aspectos y variables morfológicas vinculadas a las diferencias entre los subtipos en la región.
- ii. Caracterizar individualmente la variabilidad geomorfológica de los diferentes subtipos de arrecifes someros a diferentes escalas espaciales.
- iii. Probar la hipótesis de la homogenización ecológica del marco zonal geomorfológico a escala local y regional a través de índices ecológicos selectos de las poblaciones coralinas de las formaciones arrecifales objeto de estudio.

## Capítulo 2

# Tipología geomorfológica de arrecifes lineales de rompiente a nivel de eco-regiones del Atlántico Oeste y el Mar Caribe

### "Linear Breakwater Reefs of the Greater Caribbean: Classification, Geomorphology and Distribution"

Paul Blanchon<sup>2</sup>, Alexis E. Medina-Valmaseda<sup>1,2</sup>, Eduardo Islas<sup>1,2</sup>, Edlin Guerra<sup>3</sup>, David Blakeway<sup>4</sup>, Joaquín R. Garza<sup>5</sup>, Guillermo Jordan<sup>6</sup>, Ismael Mariño Tapia<sup>3</sup> and Paula Zapata<sup>7</sup>.

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México, Mexico; <sup>2</sup>Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto Morelos, Quintana Roo, Mexico; <sup>3</sup>ENES Mérida, UNAM; <sup>4</sup> <sup>5</sup>Facultad de Ciencias, UMDI, Universidad Nacional Autónoma de México, Sisal, Yucatán, México; <sup>6</sup>Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Veracruzana <sup>7</sup>Facultad de Automatización de Ingeniería Mecánica, Universidad Pontificia Bolivariana.

Corresponding author: blanchons@gmail.com

## ARTÍCULO I. Sometido a Scientific Reports

### 2.1 Resumen

Aquí usamos recursos de imágenes satelitales de uso libre de Google Earth para clasificar y contar el número total de arrecifes de rompeolas lineales de más de 500 m presentes en el Gran Caribe en función de sus zonas geomorfológicas, la profundidad y pendiente del sustrato subyacente y su entorno fisiográfico. Este análisis muestra un total de 1023 arrecifes de rompeolas lineales con una longitud combinada de 2237 km. De esta longitud total, el 79,5% son arrecifes de franja, el 16,5% son barreras arrecifales y el 4% son faros y atolones. Los arrecifes son más abundantes en la ecorregión del Caribe Occidental, donde protegen el 14% de costa. Sin embargo, en algunos sitios como los pequeños grupos de islas de la Bahía y las Islas Caimán llegan a proteger hasta un 40% del total de la línea de costa circundante y hasta un 20-30% en naciones pequeñas como Belice y Panamá. En términos de categorías geomorfológicas es posible identificar 16 subtipos de arrecifes pero solo 9 de ellos son comunes: 6 de estos son subtipos de arrecifes periféricos y 3 son subtipos de arrecifes de barrera, 6 ocurren en entornos costeros y 3 en entornos de bancos arrecifales. La distribución de estos subtipos de arrecifes comunes no es uniforme. En particular, los arrecifes de tipo plano (meseta) forman el 60% de los arrecifes de rompeolas en las ecorregiones del sur, pero son menos comunes en las ecorregiones del norte donde dominan los arrecifes de tipo cresta. Los arrecifes de tipo plano y cresta también tienen diferencias discernibles en la morfología: los subtipos planos parecen más sinuosos a vista de planta, especialmente cuando están unidos a la costa, y tienden a tener grandes zonas de arrecifes posteriores y frentes de arrecifes estrechos y con pendiente pronunciada. Mientras que los subtipos cresta parecen ser más rectos y tienen frentes de arrecifes más anchos con pendientes más suaves. Estas diferencias morfológicas aparentes están corroboradas por datos morfométricos que muestran que los subtipos planos tienen morfometría unimodal estadísticamente consistente, caracterizada por grandes arrecifes posteriores y pequeños arrecifes frontales. También tienen una línea de rompientes más sinuosa

y persistente y los arrecifes frontales son más pronunciados, aunque también más variables. Los subtipos de cresta, por el contrario, tienen morfometría multimodal que sugiere morfologías menos consistentes y se caracterizan por líneas de rompiente con baja sinuosidad y áreas de arrecife posterior, arrecife frontal y pendientes del frontal más variables. Los datos morfométricos también muestran diferencias significativas entre los niveles de clasificación, ya que hasta el 78 % de los arrecifes tienen una morfometría constante en el nivel de morfología somera y el 75% en el entorno fisiográfico y en los niveles de tipo principal. Sin embargo, las diferencias se diluyen ante el uso combinado de todos los niveles cuando solo alcanzan el 39%. Este análisis de datos morfométricos, por lo tanto, implica que se requiere el uso jerárquico de los 3 niveles para categorizar eficientemente los arrecifes de rompiente.

### **Nota aclaratoria**

La versión de este capítulo se corresponde con una copia exacta del manuscrito sometido a la revista Scientific Reports (Nature), la cual se ha adaptado en términos de estilo de las citas para mantener una redacción coherente con el resto del documento de tesis.

## 2.2 Introducción al Artículo 1

Aunque Darwin notó la similitud superficial de muchas de las formaciones arrecifales, postuló dos tipos de arrecifes fundamentales: los arrecifes de franja (arrecifes bordeantes, periféricos) con cimientos estables poco profundos y los arrecifes de barrera y atolones con cimientos sumergidos en aguas más profundas. Pero tener que identificar el tipo de cimiento que se encuentra debajo de los arrecifes posteriormente generó muchas dificultades para su clasificación, particularmente en el Caribe, donde las cartas náuticas mostraban que los arrecifes estaban comúnmente asociados con bancos de sedimentos poco profundos. Además, en contraste con el Indo-Pacífico, Darwin descubrió que los arrecifes del Caribe eran segmentos lineales discontinuos que inexplicablemente se encontraban a cierta distancia a barlovento del borde de la plataforma. Incluso en Belice, donde aparentaban ser barreras y atolones clásicos, los arrecifes todavía tenían secciones significativas trazadas como bancos de arena sin coral. De manera similar, en el Atlántico, Bermuda parecía ser un atolón, pero tenía un borde de arrecifes discontinuos, una plataforma poco profunda anormalmente ancha e islas de topografía elevada compuestas de arena arrastrada por el viento. Estas enigmáticas diferencias obligaron a Darwin a dejar muchos arrecifes caribeños sin clasificar.

Las diferencias en la morfología de los arrecifes del Caribe continuaron planteando problemas cuando se inició la exploración submarina tras la invención del buceo a mediados de la década de 1950. Haciendo eco de la comparación de Darwin, el trabajo inicial en las Bahamas informó que los arrecifes carecían de llanuras de arrecifes intermareales, se desarrollaron desde el borde del banco y solo cubrieron parcialmente los cimientos del lecho rocoso, lo que implica que estaban subdesarrollados en comparación con los arrecifes del Indo-Pacífico (Newell et al., 1951; 1957). Sin embargo, esta inmadurez contrastó con los informes de arrecifes de franja bien desarrollados a lo largo de la costa norte de Jamaica, más cerca del borde de la plataforma y que cubrían completamente la plataforma con una comunidad diversa de corales a lo largo de varias zonas geomorfológicas (Goreau 1959). No obstante,

aunque estos arrecifes “clímax” eran ciertamente más comparables con sus contrapartes del Indo-Pacífico, carecían de extensos llanos arrecifales y eran discontinuos a lo largo de la costa. Además, a lo largo de la costa sur de Jamaica eran reemplazados por pequeños arrecifes de barrera cercanos al borde medio de la plataforma media que estaban casi desprovistos de corales y, por lo tanto, se interpretaron como en un estado ecológico en retroceso (regresión) debido a la exposición a tormentas (Goreau, 1959; Groeau y Burke 1966). Estos contrastes entre los arrecifes del Caribe continuaron dividiendo la opinión durante la década de los años 70 y algunos autores afirmaron que tenían una acreción limitada, formaban capas delgadas sobre la topografía residual y estaban subdesarrollados debido a la falta de hundimiento (Milliman, 1969; 1973; Bloom, 1974; Purdy, 1974) mientras otros afirmaban que eran comparables a los arrecifes del Indo-Pacífico, con llanuras de arrecifes intermareales y comunidades diversas que se extendían a 70 m de profundidad (Glynn 1973; Adey 1975).

### **2.3 Objetivo del estudio**

Con base en la información espacial morfométrica de la muestra total de arrecifes de rompiente de la región del Atlántico y el Mar Caribe, aquí se estudian los patrones de distribución de estas formaciones a lo largo de gradientes geográficos y espaciales con vistas a determinar si para la región del Atlántico aplican los preceptos basados en los principios básicos de Darwin de que los arrecifes están relacionados genéticamente en el espacio y el tiempo.

## 2.4 Abstract

Geomorphic differences between shallow reefs in the Caribbean and Indo-Pacific have long been noted. By comparison, Caribbean reefs seem underdeveloped, with many lacking algal ridges and tidal flats, and instead having subtidal back reefs and only partially covering the bedrock shelf. This immaturity was initially thought to reflect the presence of reefs in different stages of development, following an incomplete recovery from rapid deglacial SL rise. But the possibility that these reflect real developmental differences caused by variation in wind, wave, and climate regime, has never been fully explored. To address this possibility, we use satellite images in Google Earth to analyse the geomorphology and distribution of breakwater reefs in the Greater Caribbean. We first standardize their classification, and then count the total number of linear breakwater reefs greater than 500 m long. These data show a total of 1023 linear breakwater reefs with a combined length of 2237 km. Of this length, 80% are fringing reefs, 16% are barriers and 4% are faros and atolls. In terms of categories, there are 16 reef subtypes present, but only 9 are common. Their distribution, however, is not uniform: flat-subtypes form 60% of breakwater reefs in southern ecoregions, but are less common in northern ecoregions where crest-subtypes dominate (80%). To analyse their geomorphology, we collect size- and length-related morphometric data from the main reef zones. These data show that flat and crest subtypes have quantitative morphometric differences: flat subtypes have statistically consistent unimodal morphometrics characterized by large back-reef zones, smaller and steeper reef fronts, and more sinuous and persistent crestlines. Crest subtypes, by contrast, have multimodal morphometrics suggesting less consistent morphologies (or unresolved subtypes), and are characterized by crestlines with lower sinuosity and more variable back-reef and reef-front areas and slopes. These differences in geomorphology and distribution imply that flat- and crest-subtypes are neither successional stages of a single reef type, nor a genetically related sequence of types, but distinct reefal geofoms that have developed in response to spatio-temporal differences in environmental processes related to the wind-wave climate. If confirmed, this will have implications not only for how reefs are studied, assessed and managed, but also in predicting their response to anthropogenic climate and sea-level change.

## 2.5 Introduction

*“...the principal kinds of coral-reefs...were found to differ little, as far as relates to the actual surface of the reef. An atoll differs from an encircling barrier-reef only in the absence of land within its central expanse; and a barrier-reef differs from a fringing-reef, in being placed at a much greater distance from the land with reference to the probable inclination of its submarine foundation, and in the presence of a deep-water lagoon-like space or moat within the reef.” (Darwin p.146, 1842)*

Although noting their superficial similarity, Darwin (1842) postulated two fundamental reef types: fringing reefs with shallow stable foundations, and barrier reefs and atolls with deeper subsiding foundations. But having to identify the type of foundation that lay beneath reefs subsequently led to many difficulties in their classification, particularly in the Caribbean, where charts showed they were commonly associated with shallow banks of sediment. In contrast to the Indo-Pacific, Darwin also found that Caribbean reefs were discontinuous linear tracts that, inexplicably, lay some distance back from the shelf edge. Even in Belize, where they appeared to be more classic barriers and atolls, reefs still had significant sections charted as sand banks with little coral. Similarly, in the Atlantic, Bermuda appeared to be an atoll, but had a discontinuous reef rim, an anomalously wide shallow shelf, and high islands of windblown sand. These enigmatic differences forced Darwin to leave many Caribbean reefs unclassified.

Differences in the geomorphology of Caribbean reefs continued to pose problems when underwater scuba exploration began in the mid 1950's. Echoing Darwin's comparison, initial work in the Bahamas reported that reefs developed back from the bank edge, lacked intertidal reef flats, and only partially covered the bedrock foundation, suggesting they were underdeveloped compared to Indo-Pacific reefs (Newell et al., 1951, 1959). However, this immaturity contrasted with reports of better developed fringing reefs along the north coast of Jamaica, which were closer to the shelf edge, and fully covered the narrow shelf with a diverse multi-zoned community of corals (Goreau, 1959). Although these 'climax' reefs were certainly



more comparable with their Indo-Pacific cousins, they nevertheless lacked extensive reef flats and were discontinuous along shore. Furthermore, they were replaced along Jamaica's south coast by small mid-shelf barrier-reefs that were almost barren of corals, and thus interpreted to be in a regressed ecological state due to storm exposure (Goreau, 1959; Goreau and Burke, 1966). These contrasts between reefs in the Caribbean continued to divide opinion throughout the 1970s, with some claiming that they were comparable to Indo-Pacific reefs, having inter-tidal reef flats and diverse communities that extended to 70 m of water (Glynn, 1973; Adey, 1975), and others that they had limited accretion, formed thin layers over residual topography, and were underdeveloped due to a lack of subsidence (Milliman, 1969; Milliman and Milliman, 1973; Bloom, 1974; Purdy, 1974).

Adding to the controversy, significant differences were also found when portable drills were first used to investigate reef development in the mid 1970s. These drill data quickly showed that reefs were not merely veneers over bedrock topography, but had developed as much as 33-m-thick sequences in the last 8 ka (Adey, 1975; Macintyre and Glynn, 1976; Macintyre et al., 1977). Some of these sequences were built entirely by reef-crest corals, suggesting vertical growth matched sea-level rise (Adey (1975); Macintyre and Glynn (1976)). But others had thinner coral caps underlain by extensive units of skeletal sediment (Adey and Burke, 1977; Macintyre et al., 1977; Shinn et al., 1977), which were thought to accumulate in the mid shelf and facilitated reef catch-up, following an initial stage when reefs were suppressed by suboptimal water quality during early Holocene shelf inundation (Adey and Burke, 1977). Such differences in internal structure were thus attributed to local variations in shelf morphology (Adey, 1978).

An explanation of why Caribbean reefs show differences in both geomorphology and internal structures has never been fully addressed, but early arguments implied that they were in various ecological stages of development (Goreau, 1969; Geister, 1977). For example, Goreau (1969) stated that "...modern reefs are not stable and mature communities but are undergoing successional changes typical of youthful assemblages" (p. 323). He continued that their intermittent lateral development and

assemblage changes were due to their youth and insufficient time to eliminate random effects in the 5 ka since sea level had stabilized. As [Meischner and Meischner \(1977\)](#) succinctly put it: SL rise was too fast for morphological equilibrium and the Holocene was too short for faunal recovery. Similar explanations were also used to explain reef differences outside the Caribbean. For example, [Hopley \(2011\)](#) proposed that reef subtypes on the Great Barrier Reef represented distinct stages of vertical and lateral growth from topographic residuals, including the amalgamation of patch reefs to form 'Crescent' reefs, their lateral extension to form 'Lagoon' reefs, and a final infilling stage producing 'Planar' reefs. He considered that emergent reefs were absent during rising sea level and their 'maturity' was thus controlled by the initial amount of vertical growth required to reach sea level.

Such successional ideas follow Darwin's basic tenet that reefs are genetically related in space and time, yet ignore the possibility that there may be more than one type of coral reef. If we consider that spatio-temporal variation in reef ecology shapes geomorphology, which in time extends into geological development, then reef types should develop differently under different environmental conditions ([Phillips, 1999](#)). To test this hypothesis, we open an investigation into the geomorphology of shallow breakwater reefs in the Greater Caribbean province using Google Earth. In this first stage we standardize reef categories and count the total number of linear reefs present based on their geomorphic zones, depth and slope of their underlying substrate, and their physiographic setting. We also make a morphometric analysis of the common reef types to determine the degree of internal and external morphological variance and identify morphotypes. From this analysis, we distinguish nine common Caribbean reef subtypes, which show a non-uniform distribution between settings and across the province. In subsequent papers we intend to analyse morphometric data for each major reef type and use space-for-time substitution to explore the principal factors controlling their geomorphology and development.

## Terminology and Methods

### Reef Categories

In order to count and measure all breakwater reefs in the Greater Caribbean, we first systematically categorize reef geomorphology by amplifying and standardizing Darwin's canonical categories of coralgall reefs using empirical criteria, rather than genetic interpretation. As shown in Fig. 2.1, we subdivide reefs at 4 levels using depth (Intertidal or Submerged), form (Linear or Nonlinear), physiographic setting (Interior, Coastal, Bank and Oceanic) and shallow geomorphology (Flat-type or Crest-type). These levels provide objective and widely applicable criteria by which to differentiate all reef types.

We define *Coralgal Reefs* as three-dimensional bio-accretionary structures (or geofoms) that actively produce the substrate on which they grow (cf. Glynn, 1973). Those at the sea-surface are termed *breakwater reefs* and are defined as reefal biogeofoms that impede the passage of fair-weather waves. Linear breakwater (BW) reefs form narrow elongate tracts with distinctive parallel benthic zones. There are four primary BW reef types: *fringing*, *barrier*, *faro*, and *atoll* (Fig. 2.1). Fringing reefs are linear low-relief tracts that rise < 10 m above their surrounding substrate, whereas Barrier Reefs are linear tracts that rise 10 m or more above their substrate. Faros and atolls are annular reef tracts that almost completely enclose a landless body of water (75% or more), and are distinguished based on size (not depth), with Faro's having a diameter of < 5 km and Atolls 5 km or more. We ignore genetic use of the term Atoll (resulting from subsidence), preferring it to be defined more simply from the annular form of the reef. Also, for the time being, we consider neither non-linear dispersed breakwaters nor submerged reefs (Fig. 2.1).

The 4 linear BW reef types are first subdivided into 4 physiographic settings: lagoons and bays, coastal shelves, epeiric shelves and banks, and open seas and oceans. Breakwater reefs that develop in wave-protected lagoons and bays use the prefix *interior* (e.g., interior fringing reef). Reefs on narrow shelves  $\leq$  5 km wide use the prefix *coastal* (e.g., coastal fringing reef), whereas those on epeiric shelves or

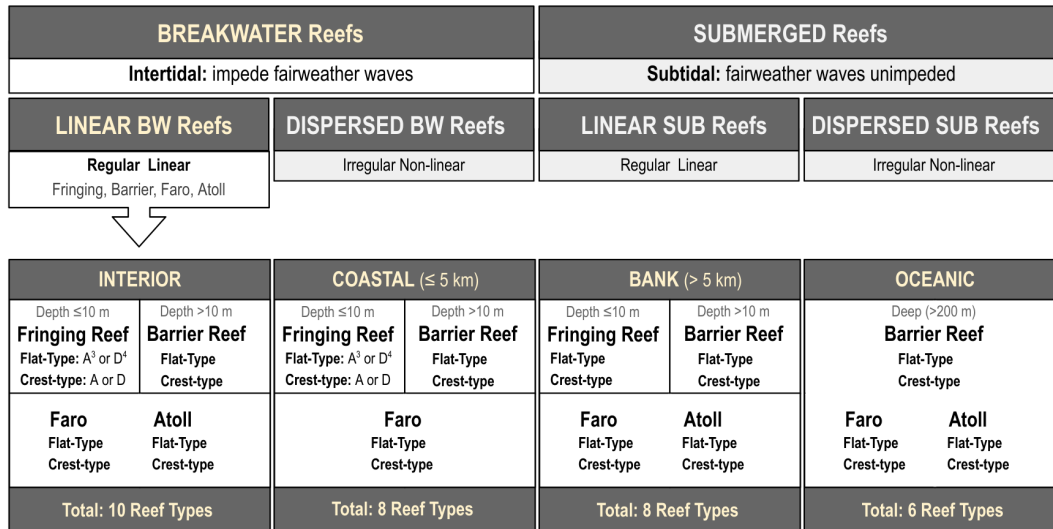


Figura 2.1: **Standardized geomorphic classification of coral reefs showing the subcategories of linear breakwater reefs.** There are 4 levels: The first is based on depth, with two categories, intertidal breakwater reefs, and subtidal submerged reefs. The second is based on form, with two categories, linear BW reefs and non-linear or dispersed BW reefs. The third, for linear BW reefs, is based on physiographic setting with 4 categories, Interior (protected Lagoons and Bays), Coastal (continental or insular shelves  $\leq 5$  km wide), Bank (waters with a shelving seafloor shallower than 200 m including shelves  $> 5$  km wide) and Oceanic (waters lacking a shelving seafloor shallower than 200 m). The fourth is based on shallow geomorphology with two categories, Crest-type (sloping to subtidal depths on either side of the crest) and Flat-type (with an intertidal platform behind the crest). A final modification term for Fringing reefs is Attached to the coast (with no lagoon substrates, only back-reef) or Detached from it (with a lagoon). In total this produces 32 possible categories of linear BW reef.

banks wider than 5 km use the prefix *bank* (e.g., bank fringing reef). And the prefix *oceanic* is used for reefs developed in open seas or oceans with no shelving substrate and water depths greater than 200 m (e.g., oceanic atoll). This combination of 4 reef types and 4 physiographic settings produces 14 reef categories, not 16, since by definition fringing reefs cannot exist in oceanic settings and atolls cannot fit on coastal shelves. We then further subdivide these 14 reef categories based on shallow reef geomorphology: *crest-type reefs* are those with a topographic crest, where the back-reef and reef-front substrates slope away on either side of the crestline to subtidal depths; whereas *flat-type reefs* are those with an intertidal reef-flat, where

the back-reef zone is a sub-horizontal intertidal platform. Adding this geomorphic subdivision thus produces 28 categories. A final modifier is applied based upon the relation of fringing reefs to the shore in both interior and coastal settings and can be either *attached* (without a lagoon) or *detached* (with a lagoon). Barrier reefs, which must have a deep lagoon by definition, are always detached from shore. This therefore adds a further 4 subdivisions, giving a total of 32 potential categories of linear BW reef (Fig 2.1).

## Geomorphic Zones and their Morphometrics

Each linear BW reef type is composed of a coralgal sedimentary deposit that, due to vertical and lateral accretion, develops a three-dimensional topographic relief above the sea floor. However, coral growth is not always restricted to these self-generated geofoms, and can also be found colonizing adjacent rocky substrates and slope breaks, thus forming a wider ecological 'seascape' (Stoddart, 1969; Goreau, 1969). Coral communities that merely veneer these adjacent substrates are termed *coral grounds*, and when covering residual bedrock topography produce *pseudo reefs* (which can also develop over man-made objects). Such ecological units are not accreting reef geofoms, and so are not considered further.

The coralgal sedimentary deposit of linear BW reefs consists of 2 main geomorphic units: a *back-reef*(BR) unit and a *reef-front* (RF) unit separated by a *crestline* (CL) where waves break (Figure 2.2). These geomorphic features and zones are defined as follows:

- a. The *crestline* (CL) is defined as the linear intertidal zone over which fairweather waves break. Its position is delineated by fairweather-wave breaking and substrate character in Google-Earth imagery. A contiguous intertidal CL will force wave breaking over a short distance, and waves will not cross it without significant modification. A discontinuous CL will break fairweather waves at specific points which are consistent between Google-Earth images, and gaps will allow wave passage and produce diffraction patterns in the lagoon. Larger

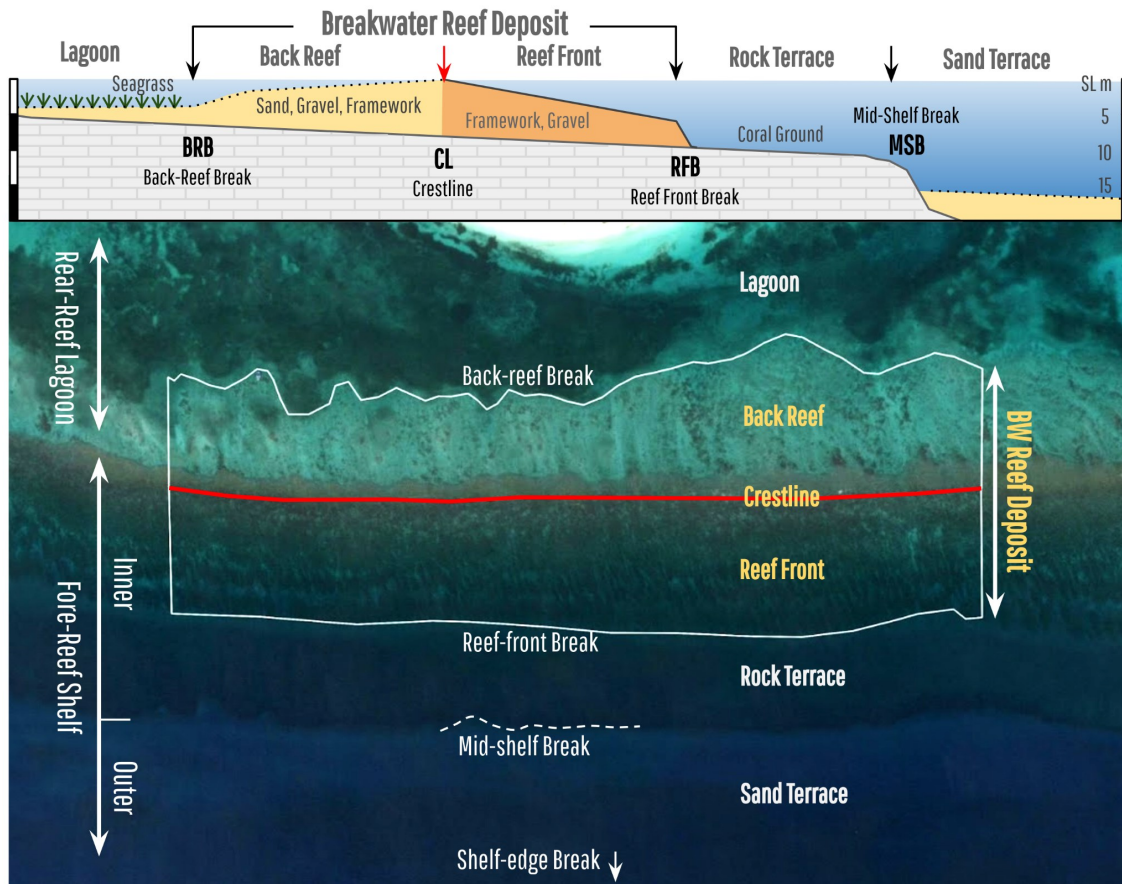
swells and storm waves will break deeper on the reef-front than fairweather waves, making a CL look wider and more continuous, so care is needed in defining its persistence. Even under calm conditions, small non-breaking waves are perturbed as they pass over the CL, showing clear changes in wavelength and vector which can be used in Google-Earth imagery to help delineate CL position. This position can also be delineated in wave-free images by the breaker zone which is revealed by changes in the texture or tone of the benthic substrate (as on rocky-shores).

- b. The *back-reef* (BR) is defined as the sand/gravel and/or coralgal substrate immediately leeward of the CL. Its lagoonal border is either delineated by a slope break (BR break) into the deeper lagoon and/or the onset of permanent seagrass meadows (Fig 2.2). Where seagrass and/or a clear slope break are absent, the transition from back-reef sand to a lagoonal substrate is used to delineate the BR limit, although this can be more subjective. The BR boundary can also be uncertain where intersected by lagoonal patch reefs or exposed to high-energy wave fields. We distinguish two geomorphic types of back-reef: a predominantly subtidal type which slopes from the CL to the lagoon, and an intertidal type which is predominantly sub-horizontal. A good proxy for distinguishing the depth of an intertidal BR is wave-transit character. Waves breaking on the CL will reform over microtidal intertidal flats as symmetrical ripple-like forms but propagate in orientations parallel to the CL and with different wavelengths than the approaching breakers. So the boundary between these two wave fields can help delineate both the CL and the intertidal depth of the BR zone. Deepening subtidal back-reef zones by contrast do not permit breakers to reform.
- c. The *reef front* (RF) is defined as the contiguous coralgal substrate immediately seaward of the CL, extending downslope across the fore-reef shelf, and typically contains one or more subzones such as the spur-and-groove. The seaward boundary of the RF commonly forms a slope-break (RF Break) which

is marked by minor sediment accumulation as shifting sand on the fore-reef shelf is trapped against the RF break (Fig. 2.2). In addition, changes in benthic substrates from the high-rugosity coralgall RF to the smoother bedrock of the fore-reef shelf can also define its limit. Areas where the RF is non-contiguous or patchy are not included in the RF area, as this indicates the absence of a well developed reef deposit (and the presence of coral grounds). In other areas, the RF can be extensive and cover the fore-reef shelf down to the mid-shelf break or even merging with submerged reefs along the shelf edge (cf. [Blanchon and Jones, 1995](#)).

In well-developed reefs, these units are contiguous and only become non-contiguous where reef development is incomplete. We use breaks in the reef deposit—through both back-reef and reef-front units—to delineate individual reefs, with those  $\leq 5$  km long being termed *reef segments* and those greater than 5 km termed *reef tracts*. The 2 main units that form the reef deposit can be divided into subzones based on ecological, benthic or geomorphic character (cf. [Blanchon et al., 1997](#); [Macintyre and Glynn, 1976](#); [Blanchon, 2011](#)).

To document the abundance and distribution of BW reefs in the Greater Caribbean we count all visible geomorphic structures longer than 500 m but, to ensure full development, only collect morphometric data from those  $\geq 1$  km in length (Fig. 2.2). To facilitate a direct comparison of their geomorphic structure, we sample a representative 1 km-long section from each reef where the CL and boundaries of the RF and BR deposit can be clearly delineated from Google Earth imagery (Fig. 2.2). From this 1 km sample, although randomly determined, is assumed to be representative of reef morphology. From this sample, 4 metrics are calculated: First, two parallel-sided polygons joined back-to-back at the crestline are delineated, one representing the reef-front area and one the back-reef area (Figure 2.2). Second, the surface areas of these polygons are summed to calculate the total area of the reef deposit, and derive a scale-independent ratio of their relative size. In addition, a further 6 morphometric parameters are derived for each reef sampled. Two metrics are derived from the persistence of the CL, which is the net distance over which it



**Figure 2.2: Breakwater reef terminology and geomorphic zonation of shallow benthic seascapes in the Greater Caribbean.** BW reefs are three-dimensional bio-accretionary benthic structures (geomorphs) composed of two geomorphic units—the back-reef and the reef-front—either side of the crestline, where fair-weather waves break. These two units constitute the BW reef deposit. As well as covering the reef deposit, corals are also found veneering non-reefal benthic zones in the wider ecological seascape, such as in the adjacent lagoon and inner fore-reef shelf. The outer fore-reef shelf can also be a depocentre for sand and submerged reef development. A 1 km long section of each reef is sampled to determine 10 morphometric parameters: polygons delineate back-reef and reef front areas, which combine to give total deposit area and size ratio; actual total crestline length is compared to end-to-end length to derive sinuosity, and its persistence is derived from summing the gaps as a percentage of the total length; the reef-front slope is derived from the average distance from the crestline to the mid-shelf break (or 15 m isobath); These 10 morphometric parameters are used to statistically analyse the geomorphology of reef types.



forms a breakwater and is determined by summing gaps in its total length (not sampled length) and calculating them as a percentage. Gaps are identified by breaks in the CL (but not in the reef-front or back-reef zones), lack of wave breaking in retrospective images, and wave diffraction into the lagoon. Two metrics are also derived from the CL sinuosity, which is the degree to which it deviates from a linear form and results from the difference between the total CL length of the entire reef (not the 1 km sample) and its direct end-to-end distance. In very long reefs, sinuosity can be affected by coastal curvature and so, in these rare cases, the reef is subdivided to exclude strongly curved segments.

To define the main reef types, the depth of the lagoon and fore-reef shelf on either side of the reef deposit is determined directly from public-domain bathymetric data (Navigation Charts, National Surveys, published literature, etc). In the absence of bathymetric data, proxy indicators of depth and slope are used. Shelf and lagoon depths exceeding 10 m, for example, show a distinct texture or tone contrast between sandy substrates and can be corroborated by the draft of large shipping vessels (or corroborated when data becomes available). A proxy for the RF slope is determined by measuring the distance between the CL and the *Mid-Shelf Break (MSB)*, which is a widespread slope break delimiting the edge of the inner fore-reef shelf and occurs between the 10-15 m isobath (Fig. 2.2; [Blanchon, 2011](#)). The MSB position is identified from the texture/tone contrast between the shallow rocky fore-reef terrace and the lighter-toned deep sand terrace (Fig. 2.2). This contrast may be enhanced by the growth of corals on the shoulder of the slope break and, in some areas, significant submerged reef development (e.g., [Blanchon and Jones, 1995](#); [Blanchon et al., 1997](#); [Blanchon, 2011](#)). In areas of extensive reef-front development, distinguishing the MSB can be difficult but is approximated using the tone contrast created by sediment deposition below the 15 m isobath. Two metrics are derived to characterize the reef-front slope: the distance between the CL to the MSB and its gradient, derived by dividing the rise at the MSB (15 m) over the run distance to the CL (i.e.,  $\text{Rise } 15 \text{ m} / \text{Run distance} \times 100 = \% \text{ slope}$ ). The gradient pro-

duced is categorized as low <3% (flat shelf), medium 3-10% (inclined shelf), and high >10% (steep shelf).

## Statistical Analysis of Morphometrics

In addition to categorizing reef types, we also make a preliminary analysis of the morphological variation within and between reef categories by collecting independent morphometric data consisting of linear, ratio and percentage variables from the most common reef subtypes (Fig. 2). In the first step of this analysis, we delineate the degree of internal morphological variation within categories in order to identify which types have distinct morphologies and which don't. This is achieved by calculating averages of each morphometric parameter, and their corresponding multivariate variance expressed as average deviations from the centroid. To visualize morphometric variation within each reef type, kernel density estimates are used to identify distinctive metrics. Combined morphometric variation is then compared between reef types using a distance-based multivariate analysis performed using a dissimilarity matrix of Euclidean distance derived from the normalized morphometric variables (centred on zero in a common scale). To test the hypothesis of equal morphometric variance between reef types, we conduct a pairwise comparison of mean Euclidean distances to group centroids using a permutational analysis of within-group multivariate-dispersion, which is equivalent to Levene's test for equality of variances (PERMDISP, [Anderson, 2005](#)). Furthermore, the central tendency of data from each reef type within the multivariate space is represented using bootstrap average regions ([Clarke et al., 2014](#)).

In the second step, we identify which morphometrics confer differences between reef types. To do this we use not only the averaged metrics but also the relative contribution of each morphometric variable to each group's internal variability (i.e, consistency) identified by breaking down the similarity percentage within each group using the SIMPER routine ([Clarke, 1993](#)). Differences at the main BW classification levels (main type, physiographic setting, and shallow geomorphology) are quantified using a multivariate Discriminant Canonical Analysis of Principal Coor-

dinates (Anderson and Robinson, 2003; Anderson and Willis, 2003). The strength of the association between the multivariate morphometric properties and the classification levels are indicated with canonical correlations, and tested using a cross-validation procedure (leave-one-out, assigning observations to groups) for each level. All multivariate analyses use PRIMER v7 & PERMANOVA (PRIMER-e, Quest Research Limited; Clarke and Gorley, 2015). Graphical outputs use open libraries available in R-CRAN (R Core Team, 2013).

## Results

### Reef Length and Abundance

As shown in Table 2.1, there are a total of 1023 linear BW reefs >500 m in length in the Greater Caribbean with a total length of 2,237 km and a mean of 2.2 km (all reef data are included as kmz files in the supplementary information). The longest unbroken reef tract, at 34 km, is the barrier reef at Alacranes in the Gulf of Mexico, closely followed by the 33 km long fringing Lighthouse Reef in Belize, with the fringing reef around Chinchorro Bank coming in 3rd place at 30 km. The Faro and Atoll with the largest perimeter are both found in the Rhomboid Shoals of the Belize lagoon.

Of the primary reef types, fringing and barriers constitute 98.9% of all reef types by number and 96% by length (Table 2.1). Fringing reefs alone compose 88.6% of the total number and 79.5% total length, with a mean length of 2 km per reef. By contrast, barrier reefs compose only 10.3% of the total number and 16.5% of the total length, with a mean length of ~ 3.5 km. Faros and atolls form only 1.1% by number and 4% by length, but have larger mean lengths (5.25 and 19.30 km respectively).

Table 2.1 shows all possible reef subtypes (numbered 1-32), of which 16 are absent, including all six types of oceanic reef (27-32), six types of Interior reef (1,2,5,6,7,9), two types of coastal faros, and a single type of bank faro and atoll

(Table 2.1). Several reef subtypes are also uncommon, including the remaining four interior reef types (3,4,8,10), and three bank types including flat-type barriers and

Tabla 2.1: **Number and Length (km) of linear breakwater reefs (>500 m) and their subtypes in the Greater Caribbean.** Only 16 out of the possible 32 reef subtypes are present and, of those, 9 are common (bold) and 7 are uncommon.

Total Number	1023			Total Length Mean	2,237 km 2.2 km		
Reef type	Fringing	Barrier		Faro	Atoll		
Total number (%)	906 (88.6)	105 (10.3)		10 (1)	2 (0.2)		
Total length, km (%)	1,778 (79.5)	368 (16.5)		53 (2.3)	39 (1.7)		
Mean length, km	1.96	3.50		5.25	19.30		
Reef subtype	TN	TL*	ML	Reef sub-type	TN	TL*	ML
1. Interior FR flat type A*	0	0	0	17. Coastal Faro flat type	0	0	0
2. Interior FR crest type A	0	0	0	18. Coastal Faro crest type	0	0	0
3. Interior FR flat type D*	1	2	1.82	<b>19. Bank FR flat type</b>	<b>29</b>	<b>55</b>	<b>1.90</b>
4. Interior FR crest type D	1	1	0.51	<b>20. Bank FR crest type</b>	<b>119</b>	<b>373</b>	<b>3.13</b>
5. Interior BR flat type	0	0	0	21. Bank BR flat type	6	13	2.10
6. Interior BR crest type	0	0	0	<b>22. Bank BR crest type</b>	<b>39</b>	<b>262</b>	<b>6.72</b>
7. Interior Faro flat type	0	0	0	23. Bank Faro flat type	0	0	0
8. Interior Faro crest type	4	35	8.80	24. Bank Faro crest type	6	17	2.88
9. Interior Atoll flat type	0	0	0	25. Bank Atoll flat type	0	0	0
10. Interior Atoll crest type	1	23	23.02	26. Bank Atoll crest type	1	16	15.57
<b>11. Coastal FR flat type A</b>	<b>210</b>	<b>270</b>	<b>1.28</b>	27. Oceanic BR flat type	0	0	0
<b>12. Coastal FR crest type A</b>	<b>18</b>	<b>37</b>	<b>2.07</b>	28. Oceanic BR crest type	0	0	0
<b>13. Coastal FR flat type D</b>	<b>192</b>	<b>320</b>	<b>1.67</b>	29. Oceanic Faro flat type	0	0	0
<b>14. Coastal FR crest type D</b>	<b>336</b>	<b>721</b>	<b>2.15</b>	30. Oceanic Faro crest type	0	0	0
<b>15. Coastal BR flat type</b>	<b>36</b>	<b>48</b>	<b>1.33</b>	31. Oceanic Atoll flat type	0	0	0
<b>16. Coastal BR crest type</b>	<b>24</b>	<b>45</b>	<b>1.89</b>	32. Oceanic Atoll crest type	0	0	0

Total length, rounded to the nearest km. \*A and D are attached and detached respectively.

crest-type faros and atolls (21, 24, 26). That leaves only 9 common types (11-16,19,20, 22), which consist of six types of coastal reef and three types of bank reef (Table 2.1).

Of the 16 subtypes present, eight are fringing reefs (3,4,11-14,19,20), two of which occur in interior settings, four in coastal settings and two in bank settings. Of these eight, 52% are crest-type fringing reefs ( $n = 464$ ) and 48% are flat-type fringing reefs ( $n = 429$ ). There are four types of barrier reef present (15,16,21,22), two of which occur in coastal settings, and two in bank settings. Of these four barriers, 60% are crest-type ( $n = 63$ ) and the remaining 40% are flat-type ( $n = 42$ ). The remaining four subtypes consist of two faro (8,24) and two atoll subtypes (10,26).

## Reef Distribution

The common BW reef types are not distributed uniformly across the province. To explore these differences we subdivide the region into 8 marine ecoregions following [Spalding et al. \(2007\)](#). In each, we plot the number of reef types and their lengths, and calculate their abundance by comparing the total length of reefs to the total length of coastline (Fig. 2.3).

These data show significant heterogeneity in the abundance and distribution of reef subtypes both within and between ecoregions. The highest abundance of reefs occurs in the West Caribbean ecoregion where there almost 600 km of BW reefs by length which protect  $\sim 14\%$  of the coastline. This ecoregion is also the only one where all of the common reef subtypes are present. The concentration of reefs increases at more local scales, and they protect as much as  $\sim 40\%$  of coastal areas in small island groups like the Cayman and Bay Islands, and as much as 20-30% in small countries like Belize and central Panama. By contrast the Florida-Bahamas ecoregion has the lowest BW reef concentrations, where  $<2\%$  of coastal areas are protected.

Significant disparity also occurs in the distribution of reef types, particularly crest vs. flat subtypes (Fig. 2.3). Coastal flat-type reefs (11, 13, 15) form  $\sim 60\%$  of all reef subtypes in the southern and eastern ecoregions (East 61%, Central East 59%, Southeast 54% and Southwest 65%). Whereas crest-type reefs (14, 20, 22)

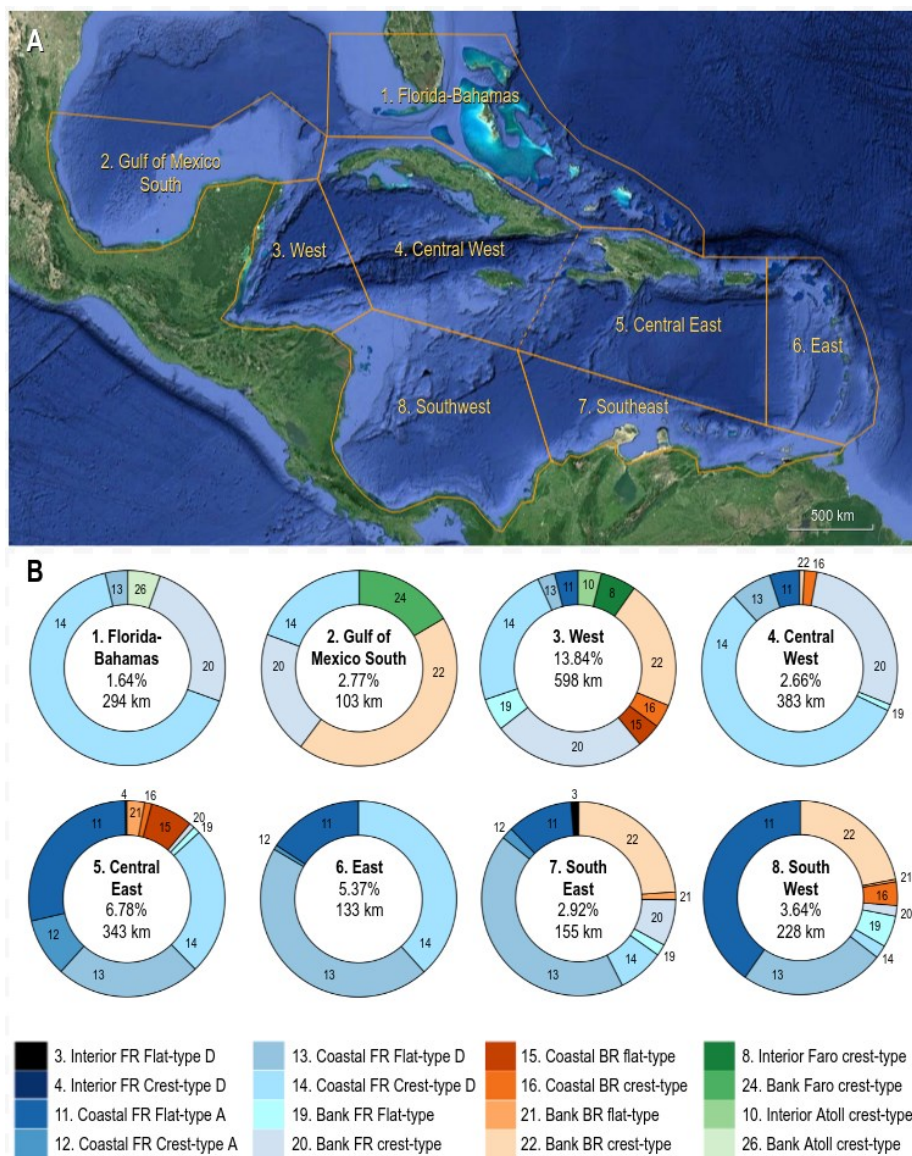


Figure 2.3: **Distribution of breakwater reef subtypes in the 8 ecoregions of the Greater Caribbean.** a. Ecoregions, including the Gulf of Mexico South, Florida-Bahamas, and the West, East, Central (divided into Central East and Central West), Southeast, and Southwest Caribbean (modified after Spalding et al. 2007). b. Reef subtypes in each ecoregion, showing the total length of breakwater reefs (km), and their relative abundance considering the total coastal length (%). Note a bipartite distribution, with flat-type coastal reefs (11, 13, 15) dominating the Central East, East, Southeast and Southwest Caribbean ecoregions, and crest-type reefs (14, 20, 22) dominating the Greater North, West, and Central-West Caribbean.

form ~ 80% of all subtypes in the northern and western ecoregions (Gulf of Mexico South 83.1%, Florida-Bahamas 90.8%, Central West 85.1%, West 70.2%). In

addition, being less numerous, barrier reefs occur in clusters in several ecoregions, including the West (21%), Southwest (22%), Southeast (24%), and in the Gulf-of-Mexico South (43%), where they dominate. This latter ecoregion is also the only one to have open-water faros (as opposed to those in interior protected settings).

## Reef Morphology

Of the total number of reefs, 99% (96% by length) are either fringing or barrier reefs, which limits the reliability of morphological analysis of uncommon subtypes, such as faros or atolls. Excluding atolls and faros, there are ten subtypes of fringing and barrier reefs. However flat-type bank barriers (21) are uncommon, leaving only nine common subtypes. Of these nine, two (12, 19) are not sampled in sufficient numbers to analyse statistically due to lack of clear imagery. As a consequence we analyse the remaining seven types in bank and coastal settings. Of these types, four are fringing (11, 13, 14, 20) and three are barriers (15, 16, 22), and three are flat-types from coastal settings (11, 13, 15), and four are crest-types from both coastal (14, 16) and bank (20, 22) settings (Figure 2.4). These seven types of fringing and barrier reefs have discernible morphological differences, especially flat vs. crest types. Flat-types are more sinuous, especially when they are attached to the coast, and tend to have narrow, steeply sloping reef fronts. Whereas crest-type reefs tend to be straighter and have wider reef fronts with more gentle slopes. To quantify these differences, we examine independent morphometric data collected from each of the seven subtypes, and use these data to examine the extent of variation within and between subtypes.

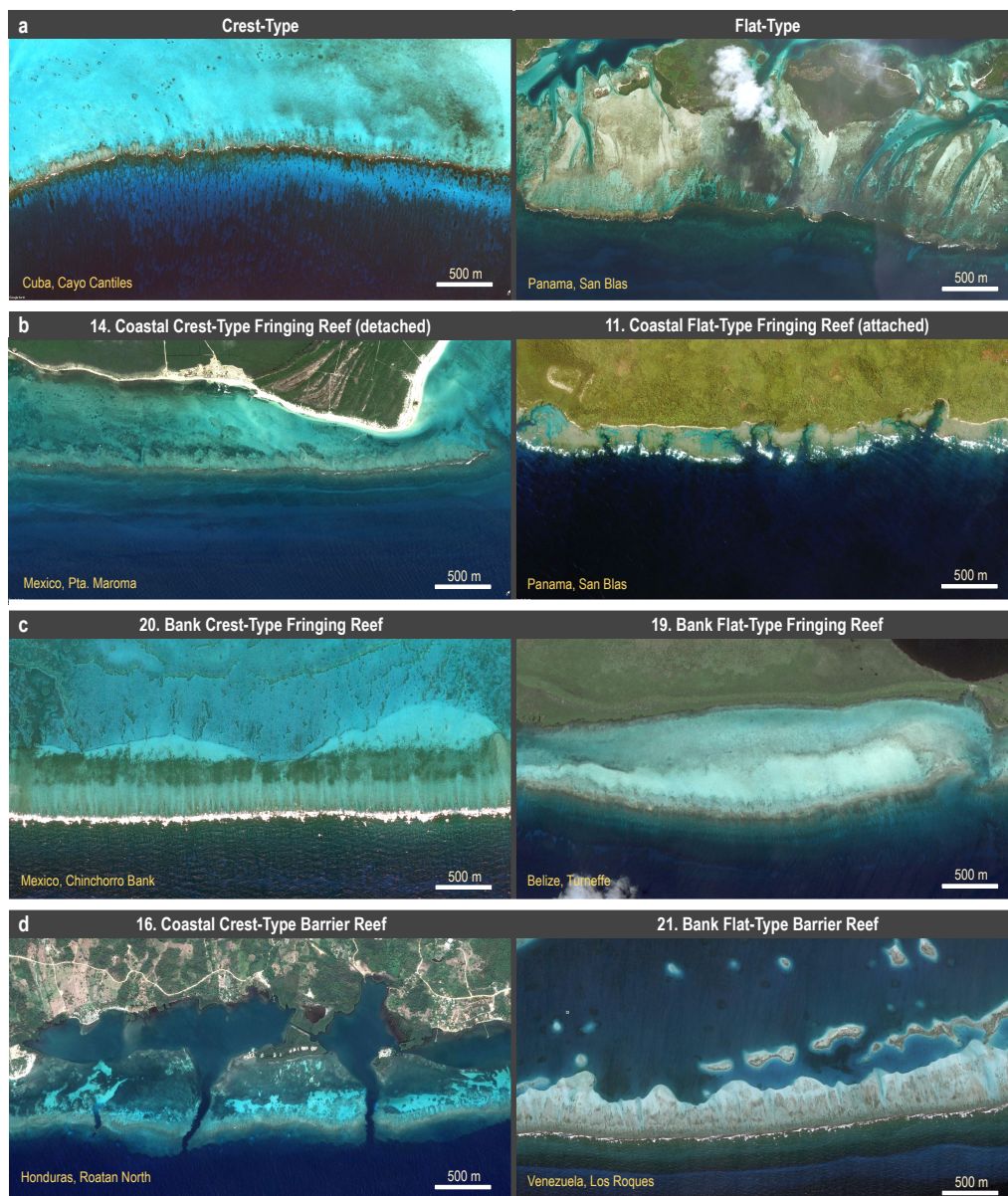


Figure 2.4: **Common linear breakwater reefs of the Greater Caribbean.** a. Two subtypes at the shallow geomorphology level are crest and flat types, distinguished by their subtidal or intertidal back-reef zones respectively. Flat subtypes have consistent morphologies, typically with sinuous crestlines, large back-reefs, and smaller steeper reef-fronts. Crest subtypes are less consistent, but tend to have straighter crestlines, equal-sized zones, and larger, less steep reef fronts. b. Coastal fringing subtypes are either attached (no lagoon) or detached (with lagoon) from the coast c. Bank fringing subtypes have extensive shallow lagoons (<10 m), with flat subtypes typically having lagoonal mangroves or sandy islands. d. Barrier reefs have deeper lagoons (>10 m) and, where they form adjacent to coasts, are commonly dissected by deep channels, whereas those that occur on banks are longer and more persistent.



## Morphometric Variation

Geomorphic variation within the common reef subtypes is based on the statistical analysis of morphometric parameters from 179 linear reefs ( $\geq 1000$  m long), which provides an  $\sim 18\%$  sample of the total number of linear BW reefs (Table 2.2).

Tabla 2.2: Mean morphometric parameters for common reef subtypes. Internal morphological variation within each subtype is represented by the average deviation from the group centroid. Many morphometric variables have non-normal sampling distributions causing the standard deviation to be larger than the mean of the variable.

Reef Subtype	N	% CL Gaps $\pm$ SD*	% CL Sinuosity $\pm$ SD	RF Av. length (m) $\pm$ SD	BR Av. length (m) $\pm$ SD	RF:BR ratio $\pm$ SD	CL-MSB distance (m) $\pm$ SD	Av. Deviation from Centroid $\pm$ SE
19. Bank FR Flat-type	2	7.62 $\pm$ 3.1	1.44 $\pm$ 1.1	143.50 $\pm$ 3.4	147.50 $\pm$ 12.0	0.97 $\pm$ 0.01	340.00 $\pm$ 48.1	NA
15. Coast BR Flat-type	7	4.03 $\pm$ 3.9	10.18 $\pm$ 11.1	82.12 $\pm$ 41.7	143.37 $\pm$ 58.7	0.61 $\pm$ 0.3	229.38 $\pm$ 144.6	2.05 $\pm$ 0.4
22. Bank BR Crest-type	13	2.32 $\pm$ 3.1	6.61 $\pm$ 7	103.20 $\pm$ 62.7	129.13 $\pm$ 84.9	0.99 $\pm$ 0.7	407.09 $\pm$ 304	2.59 $\pm$ 0.2
11. Coast FR Flat-type A	24	5.30 $\pm$ 7.2	10.88 $\pm$ 8.4	75.32 $\pm$ 58.2	129.90 78.9	0.68 $\pm$ 0.6	212.22 $\pm$ 280.1	2.27 $\pm$ 0.1
13. Coast FR Flat-type D	36	4.57 $\pm$ 4.5	10.21 $\pm$ 11.9	79.85 $\pm$ 39.7	147.98 $\pm$ 60.4	0.58 $\pm$ 0.3	248.90 $\pm$ 158.3	2.54 $\pm$ 0.2
12. Coast FR Crest-type A	2	11.04 $\pm$ 0.3	6.31 $\pm$ 3.7	80.50 $\pm$ 51.6	41.50 $\pm$ 37.5	2.33 $\pm$ 0.9	107.50 $\pm$ 38.9	NA
14. Coast FR Crest-type D	69	6.15 $\pm$ 6.9	8.15 $\pm$ 8.9	86.38 $\pm$ 47.	119.87 $\pm$ 63.1	0.89 $\pm$ 0.7	330.55 $\pm$ 245.2	3.07 $\pm$ 0.2
20. Bank FR Crest-type	20	6.06 $\pm$ 7.2	7.48 $\pm$ 8.4	98.16 $\pm$ 58.1	132.98 $\pm$ 78.8	0.89 $\pm$ 0.6	367.49 $\pm$ 284.4	3.81 $\pm$ 0.4
16. Coast BR Crest-type	6	7.20 $\pm$ 7.2	5.46 $\pm$ 8.4	95.33 $\pm$ 58.2	107.56 $\pm$ 78.9	1.10 $\pm$ 0.7	436.50 $\pm$ 435.6	4.06 $\pm$ 0.4

\*Many of the selected morphometric variables have non-normal sampling distributions and therefore the standard deviation of data is larger than the mean of the variable. Insufficient data for 19 and 12. Of the remaining 7, subtypes 14, 16, 20 have poorly defined forms leaving only 4 types with consistent morphologies.

Internal variation within reef subtypes is analysed by calculating averages of each morphometric parameter, and their corresponding multivariate variance expressed as average deviations from the centroid; the complete data distribution is visualised using kernel density estimates (Fig 2.5). This analysis shows that, of the seven reef subtypes with sufficient data, four have narrow frequency distributions, implying an internally consistent morphology (Table 2.3, Fig 2.5). These include the three flat subtypes (11, 13, 15) and a crest-subtype (22), which have relatively low

average deviations from the centroid ( $\sim 2 - 2,5$  ; Figure 2.6). The three remaining crest subtypes (14, 16, 20) have higher deviations from the centroid ( $\sim 3 - 4$ ) and multimodal distributions, implying more internal morphometric variation and less consistent morphologies (Figs 2.5 and 2.6).

Given the presence of multimodal data, a multivariate analysis of dispersion and central tendency is used to compare the degree of internal morphometric variation among each subtype and visualised through a boxplot and an mMDS of bootstrapped region estimates of data means (Fig 2.6). These plots corroborate that flat types are morphologically more consistent with less internal variation than crest-subtypes (Figure 2.6a). This is also shown by the multivariate central tendency shown in Figure 2.6b, where coastal flat subtypes (11, 13, 15) have lower uncertainty in central tendencies, and bank and coastal crest subtypes (16, 20, 22) have greater uncertainty.

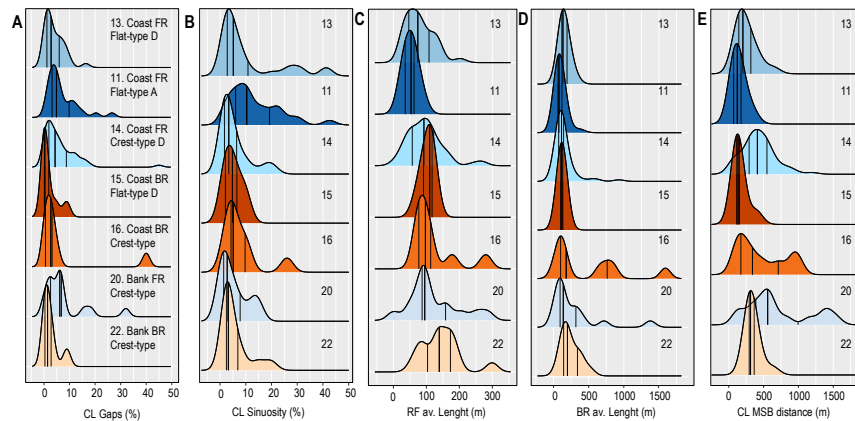


Figure 2.5: **Kernel density estimates of morphometric data described in Table 2.3 with quartiles.** Panels a and b show density curves corresponding to crestline sinuosity and persistence (% gaps) by reef subtype (in percentages). Panels c, d and e show density curves in reef front and back reef areas (av. length) and reef-front slope (CL-MSB distance). Of those with consistent morphologies (11, 13, 15, 22) all 3 flat types (11, 13, 15) show back-reef areas with the same normal distribution, central tendency and narrow dispersion, and steep reef-front slopes.

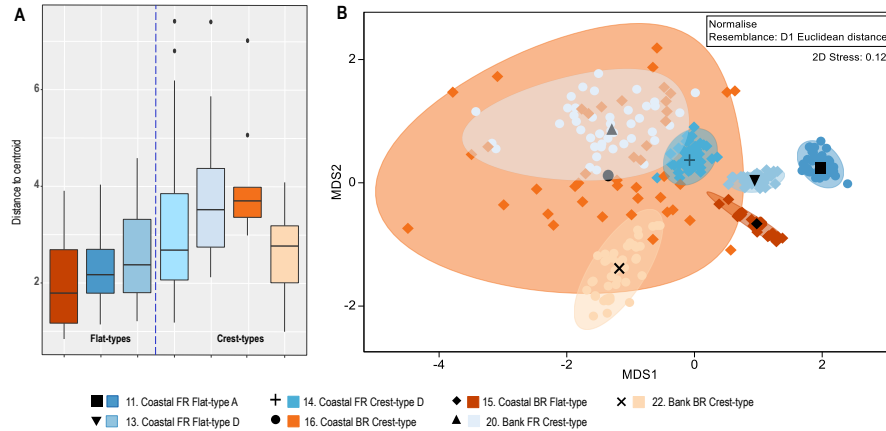


Figure 2.6: **Multivariate analysis of dispersion and central tendencies of morphometrics in the 7 common reef subtypes.** a: Boxplot of multivariate dispersion (variance), showing the median and interquartile ranges of distances to the group centroid. Note: dashed line divides flat and crest subtypes, and crest types have outliers in 3 of the 4 groups. b. Multivariate Central Tendency of morphometrics. The mMDS plot shows bootstraps averages together with 95% region estimates of uncertainty for ‘mean settings’ (black symbols) of each reef subtype. Bootstrapping approximation is obtained from the distances in an  $m = 5$ -dimensional mMDS space, for which the Pearson correlation to the dissimilarities is  $= 0.993$ . The overlapping diffuse subtypes (14, 16, 20, 22), with a high average squared Euclidean distance, indicate higher uncertainty in the central tendency (implying indistinct morphologies) compared to the 3 other subtypes (11, 13, 15) where the uncertainty in central tendency is considerably lower (implying distinct morphologies)

## Morphometric differences

Morphological differences between reef subtypes are identified by the average morphometric parameters in Table 2.2. For example, both coastal fringing and barrier Flat-subtypes (11, 15) have more persistent crestlines ( $< 5\%$  gaps), are moderately sinuous ( $\sim 10\%$ ), with large BR-flats (130-140 m), and narrow ( $\sim 75 - 80\%$ ), steeply sloping reef fronts (230-250m). Crest subtypes (22), by contrast have less sinuous crestlines (7%), roughly equal-sized BR and RF areas, and more gentle RF slopes. The other Crest subtypes (14, 16, 20), although having less consistent morphologies, have similarly persistent crestlines (6-7%), low sinuosities (6-8%), equal-sized RF and BR areas (100-130 m), and wider (85-100 m), gentler reef front slopes (330-430m).

These differences are corroborated by calculating the relative contribution of individual morphometric variables to each subtype, using a similarities percentage breakdown for the repeated average values of each variable, and ordering its contribution according to the most consistent value (Table 2.3).

This analysis confirms that flat subtypes (11,13,15) are primarily characterized by the average size of BR and RF zones, which vary by only  $\sim 3$  and  $5\%$  respectively. By contrast, Crest subtypes (14, 16, 20), are better characterized by crestline sinuosity and persistence, which vary by  $\sim 8\%$  and  $12\%$  respectively.

Differences between the seven reef subtypes are further assessed by a comparative hierarchical analysis of the three main classification levels (reef type, setting and shallow geomorphology) shown in Figure 2.7. At the shallow geomorphology level,  $78\%$  of flat or crest-subtypes have morphometrics that are consistent with the group. This decreases slightly in the other levels (setting and reef type) where  $75\%$  of morphometrics are consistent. However, when morphometric data are analyzed according to all three classification levels, only  $39\%$  of data is consistent with a particular subtype. This implies all three levels are required for optimal classification.

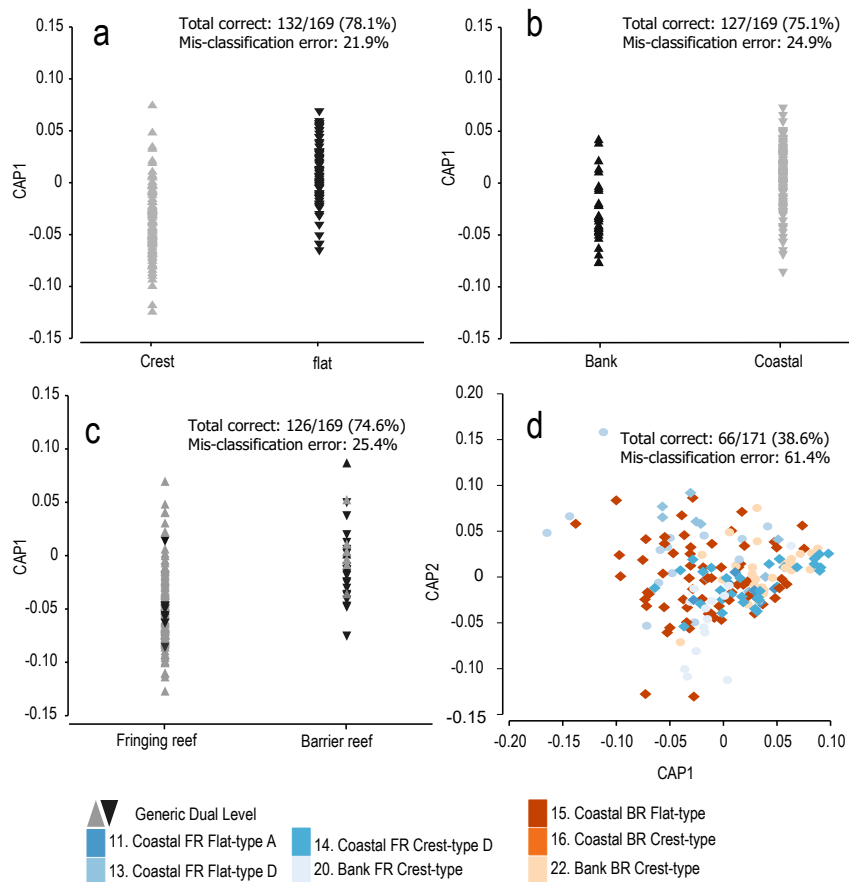


Figure 2.7: **Cross validation test for independent classification levels.** Constrained canonical approach shows the strength of the association between the multivariate morphometric properties and the classification levels maximizing separation of the two groups at the three levels of discriminant analysis for a: Setting, b: Type and c: Shallow Morphology in one dimensional ordination plots. Plots are ordered by decreasing percentages of consistency in morphometric parameters from a to d.

Tabla 2.3: Relative contribution of morphometric parameters to each of the common reef subtypes.

Group	Av. Sq. Distance	Morphometric Variable	Av. Value	Av.Sq. Dist	Sq.Dist SD	Contrib %	Cum. %
<b>15. Coastal Barrier Reef Flat Type</b>	2.25	BR av. length (m)	-0.24	0.04	0.5	1.79	1.79
		RF av. length (m)	0.30	0.07	0.5	3.04	4.83
		CL Sinuosity (%)	-0.35	0.15	0.6	6.70	11.53
		CL MSB distance (m)	-0.48	0.45	0.5	20.07	31.60
		CL gaps (%)*	-0.73	1.54	0.6	68.40	100.00
<b>11. Coastal Fringing Reefs flat type A</b>	2.2	BR av. length (m)	-0.39	0.12	0.3	5.33	5.33
		RF av. length (m)	-0.74	0.14	0.5	6.40	11.74
		CL MSB distance (m)	-0.74	0.16	0.4	7.09	18.83
		CL gaps (%)*	0.48	0.35	0.5	16.07	34.90
		CL Sinuosity (%)	0.65	1.43	0.4	65.10	100.00
<b>13. Coastal FR flat type D</b>	4.67	BR av. length (m)	-0.11	0.11	0.5	2.34	2.34
		CL MSB distance (m)	-0.38	0.35	0.4	7.42	9.76
		RF av. length (m)	-0.19	1.05	0.3	22.41	32.18
		CL gaps (%)*	-0.40	1.12	0.5	24.02	56.19
		CL Sinuosity (%)	0.44	2.05	0.4	43.81	100.00
<b>14. Coastal FR crest type D</b>	3.42	CL Sinuosity (%)	-0.29	0.41	0.4	11.92	11.92
		BR av. length (m)	-0.10	0.50	0.2	14.61	26.53
		RF av. length (m)	0.03	0.82	0.4	23.84	50.38
		CL gaps (%)*	0.09	0.84	0.4	24.40	74.78
		CL MSB distance (m)	0.33	0.86	0.4	25.22	100.00
<b>20. Bank FR crest type</b>	9.4	CL Sinuosity (%)	-0.31	0.38	0.5	4.02	4.02
		CL gaps (%)*	0.29	1.29	0.5	13.73	17.75
		RF av. length (m)	0.43	1.88	0.5	19.99	37.74
		CL MSB distance (m)	1.01	2.72	0.5	28.94	66.69
		BR av. length (m)	0.45	3.13	0.4	33.31	100.00
<b>16. Coastal BR crest type</b>	11.53	CL Sinuosity (%)	0.01	0.77	0.4	6.72	6.72
		CL gaps (%)*	-0.17	1.08	0.5	9.40	16.11
		RF av. length (m)	0.46	1.47	0.4	12.76	28.87
		CL MSB distance (m)	0.39	1.59	0.6	13.79	42.66
		BR av. length (m)	1.51	6.61	0.5	57.34	100.00
<b>22. Bank BR crest type</b>	3.14	CL MSB distance (m)	-0.20	0.11	0.4	3.62	3.62
		CL Sinuosity (%)	-0.29	0.28	0.5	8.77	12.39
		BR av. length (m)	0.15	0.43	0.5	13.69	26.08
		RF av. length (m)v	0.72	1.11	0.5	35.26	61.34
		CL gaps (%)*	-0.39	1.21	0.5	38.66	100.00

## Discussion

The *a priori* geomorphic classification of linear BW reefs employed here is based on a standardization of environmental and morphological parameters that have historically been considered important in reef characterization, such as form, depth, physiographic setting, and geomorphic zonation (Darwin, 1842; Maxwell, 1968; Guilcher, 1988; Hopley et al., 1989; Andréfouët et al., 2006). As such it has several advantages: first, it facilitates the accurate communication of reef character between scientific disciplines. Second, it provides a framework which can be expanded to include non-linear and submerged reef classes. And finally, it allows the testing of hypotheses on reefs between and within lagoons, shelves, banks and oceans where potential environmental controls, such as bathymetry, slope, tides and wave fields, differ markedly. In addition to these advantages, the classification is easy to apply given that it only requires two data sources: clear aerial or high-resolution satellite images (available in virtual globes like Google Earth) and meter-scale bathymetry (available in navigation charts). However, there are some inherent limitations in the available public-domain imagery. Google Earth, for example, is biased towards populated areas leaving remote parts of the Caribbean with either limited or lower-resolution data. As a result there is bias in classifying and collecting reef data, particularly in non-coastal settings such as banks and open-sea areas. In addition, bias also occurs in areas subject to swell-dominated wave climates where shallow-water clarity is reduced by persistent wave breaking and turbidity.

Notwithstanding this bias, our abundance data clearly shows that 80% of linear BW reefs in the Greater Caribbean are fringing reefs by length, and that these consist of six common subtypes in both bank and coastal settings. Barrier reefs are less common at 16% by length and have three common subtypes in bank and coastal settings. Faros and atolls are rare at 4% by length and only occur in bank and interior settings. Previous surveys of Caribbean reef types have found similar proportions, but the categories were based on different criteria. For example, Milliman and Milliman (1973) suggested that there were only two true barriers (Belize and

Providencia) but noted several intermediate ‘fringing-barrier’ types with 10 m deep lagoons. By standardizing barriers as those with lagoons 10 m or deeper, we count more than 100 barriers in the province. Similarly, Milliman suggested that there were ten atolls with topographically ‘enclosed lagoons’. We count a similar number but restrict the atoll category to landless lagoons enclosed 75% or more by linear BW reefs. This stricter definition of atolls emphasizes enclosure by BW reefs and discounts lagoons enclosed by other sedimentary deposits such as sand shoals or submerged or nonlinear reefs, thereby facilitating comparison with atolls elsewhere (Stoddart, 1965). It also means that many of Milliman’s ‘enclosed atolls’ are counted as barrier reefs in our standardized classification because their BW reefs encircle less than 75% of the lagoon.

In addition to the abundance of reef categories, the independent morphometric data allows us to explore differences within and between reef subtypes at the classification level. However, due to the limited sample size imposed by the lack of clear imagery in Google Earth, these data are insufficient to determine the full extent of differences between all subtypes in the classification. Nevertheless, of the seven subtypes with sufficient data, there are clear and consistent differences at the shallow-geomorphology level between flat-subtypes and crest-subtypes. Flat-subtypes, with mostly unimodal morphometrics, have the most consistent morphologies and typically have large back-reef zones and comparatively smaller, steeper, reef-front zones. Crest-subtypes, by contrast, have less-consistent morphologies and multimodal morphometrics, but tend to have less sinuous crestlines and more equal-sized back-reef and reef-front zones. These differences between flat- and crest-subtypes imply that there are at least two reef morphotypes in the Caribbean. The multimodal character of crest-type reefs, however, implies there are unresolved spatio-temporal variants at either the classification level, or due to variation of other environmental parameters.

The distinct morphometric differences between these two morphotypes are also supported by their different distributions, with flat-subtypes dominating in southern ecoregions and crest-subtypes dominating in northern ecoregions. These



differences stem largely from the relative rarity of flat-subtypes in the north, with ecoregions such as the Bahamas and Florida having the least (9%), gradually increasing in central ecoregions (15-30%), and eventually co-dominating with crest-type reefs in the south (55-65%). This northerly decrease therefore accounts for the differences between reefs that caused so much confusion during the early descriptions of Caribbean reef ecology and morphology (Newell et al., 1951; Goreau, 1959; Milliman and Milliman, 1973; Glynn, 1973). Northerly reefs lack algal ridges and reef flats not because they are in an immature stage of development, but because they are different reef types than the Flat-subtypes found further south.

Taken together, the differences in morphometrics and distribution imply that flat- and crest-subtypes are unlikely to be stages in the development of a single reef type, but instead represent fundamentally different reef morphotypes. This is corroborated by reports of their internal structure. Early Caribbean reef models were based on a 12 core drill transect from a flat-type coastal fringing reef at Galeta Point, Panama (Macintyre and Glynn, 1976). This transect revealed a 15 m thick reef-crest section dominated by *Acropora palmata*, which had accreted vertically during the last 8 ka keeping pace with late Holocene SL rise. By contrast, a 3 core drill transect from a crest-type bank fringing reef at Long Reef in the Florida Keys showed a 1 to 5 m thick cap of *A. palmata* underlain by loose sand and coral heads (Shinn et al., 1977). A similar structure was also reported from a 12 core drill transect on a crest-type coastal fringing reef at Punta Maroma in the Yucatan, Mexico (Blanchon et al., 2017). In this case, a 2-m thick layer of *A. palmata* gravel capped a thicker sand section below, and dating showed the thin, gravel-dominated, crest retrograding over the back reef in the last 6 ka. The retrogressive model of crest-type reefs from Florida and the Yucatan thus differs significantly from the coeval aggradational model of the flat-type reef at Panama.

Clearly, flat-type reefs not only have different morphologies and distributions than crest-types, but their internal structures are different too, confirming that they represent distinct reef morphotypes. The cause of these differences however is unclear. One possible explanation is that crest-types are generated in areas exposed

to frequent hurricanes, whereas flat-types develop in areas that are either protected from hurricanes, or have lower hurricane frequencies. Given the northward increase in hurricane frequency (e.g., [Lugo, 2000](#); [Baldini et al., 2016](#)), this is consistent with the prevalence of flat-types in southern ecoregions. It would also explain the differences in internal structure, with flat-types being built by vertically accreting units of reefal framework, and crest-types by the destruction and transport of framework into the back reef by hurricane waves. What is less clear is if hurricanes can account for the geomorphologic differences, which may depend more on ecological controls, such as the role played by crustose coralline algae. Flat-type coastal and bank fringing reefs described from Panama, for example, develop Indo-Pacific style algal ridges and extensive reef flats which are clearly more reliant on the constructional role of crustose coralline algae (e.g., [Macintyre et al., 2001](#)). This geomorphic role of coralline algae in southern flat-type reefs may be related to a stronger wave climate, which is intensified by the Caribbean Low-Level Jet ([Adey, 1978](#); [Cook and Vizy, 2010](#); [Appendini et al., 2015](#)). Alternatively, it may be related to the latitudinal decrease in annual temperature range, which was initially speculated to be the cause of limited coralline abundance in more northerly reefs ([Milliman, 1969](#)). We intend to explore these possibilities in the next phase of the study.

In conclusion, our standardization of reef categories on the basis of form, depth, physiographic setting, and shallow geomorphology provides a widely applicable and objective framework within which to compare their morphometric variation and assess the spatio-temporal controls on their distribution and development. Applying this classification to the greater Caribbean shows that there are 2237 km of linear breakwater reefs, which fall into 16 reef categories, 9 of which are common. Barrier reefs, faros and atolls are relatively uncommon, accounting for only 20% of the total length, which implies that additional processes and/or specific settings are required for their development compared to fringing reefs. Bank and coastal Faros, for example, are only found in the southern Gulf of Mexico which, unlike other areas, has a seasonal multidirectional wave field ([Appendini et al., 2015](#)). Additional processes may also be required for barrier-reef development, given that

they dominate in bank settings, yet are rare in compressional terrains such as the East Caribbean. Fringing reefs are by far the most common type, comprising 80% of the total BW reef length. Like barriers, faros and atolls, they have at least two distinct morphotypes which have different mechanisms of accretion and development. Crest-types are widespread in areas exposed to hurricanes, and have internal structures which demonstrate cyclic accretion due to repeated skeletal destruction and deposition through time (Blanchon et al., 2017). Their multimodal morphometrics, however, imply the presence of additional unresolved morphotypes within the group. By contrast, flat-types have a more distinct morphology, increase in abundance to the south, and have internal structures that reflect the simple vertical accretion of reef-crest assemblages through time, implying they are relatively undisturbed by hurricanes.

The cause of the differences between crest and flat morphotypes is unclear. Although hurricanes are potentially responsible for the geomorphology, distribution and development of crest-type reefs, they cannot fully account for the geomorphology and development of flat-types, which are likely to be more reliant on ecological differences. What seems clear however is that these morphotypes are neither successional stages of a single reef type, nor a genetically related sequence of types, but distinct reefal geoforms that have developed in response to spatio-temporal differences in environmental processes related to the wind-wave-climate regime. If this can be confirmed by further work, it will have significant implications not only for how reefs are studied, assessed and managed, but also how they might respond to anthropogenic-induced changes in climate and sea level.

## Capítulo 3

# Patrones bio-geomorfológicos a nivel regional para el Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM).

## "Geomorphically controlled coral distribution in degraded shallow reefs of the Western Caribbean".

Alexis Enrique Medina-Valmaseda<sup>1,3</sup>, Paul Blanchon<sup>2,3</sup>, Lorenzo Alvarez-Filip<sup>2,4</sup> and Esmeralda Pérez-Cervantes<sup>2,4</sup>

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México, Mexico

<sup>2</sup>Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto Morelos, Quintana Roo, Mexico

<sup>3</sup>Reef Geoscience Group, Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto Morelos, Quintana Roo, México

<sup>4</sup>Biodiversity and Reef Conservation Laboratory, Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto Morelos, Quintana Roo, México

Corresponding author: alexismedina67@gmail.com

## **ARTÍCULO II. Aceptado para su publicación**

### **PeerJ Journal (15/11/2021)**

#### **3.1 Resumen**

Los arrecifes de coral son el resultado de la interacción entre los procesos ecológicos y geológicos en el espacio y el tiempo. Sin embargo, por diferencias de escala es difícil detectar el impacto de los cambios ecológicos en el desarrollo geológico de los arrecifes. El declive de la cobertura de coral durante los últimos 50 años, por ejemplo, ha afectado drásticamente la función de los procesos ecológicos en los arrecifes. Sin embargo, dada la resolución limitada del registro conocido del Holoceno, no está claro cómo afectará esto a la acumulación y la integridad estructural en escalas de tiempo más largas. Además, los informes de este declive ecológico se han centrado en parámetros comunitarios como la cobertura de coral mientras se han soslayado las variables asociadas al marco geomorfológico y ambiental correspondiente. A pesar de esto, se han realizado varios intentos para predecir el estado de acreción a largo plazo de los arrecifes basándose completamente en el estado de salud actual de las comunidades bentónicas. Aquí exploramos cómo se representa este declive ecológico dentro de la estructura geomorfológica del arrecife, que representa la expresión a largo plazo del desarrollo del arrecife. Utilizando un esquema detallado de zonificación geomórfica, analizamos la distribución y la diversidad de los corales constructores arrecifales en el Sistema Arrecifal Mesoamericano. Encontramos un patrón relacionado con la profundidad en la estructura de la comunidad que muestra que la distribución relativa de especies entre las zonas geomorfológicas es estadísticamente diferente. A pesar de estas diferencias, los conjuntos de corales contemporáneos en todas las zonas están dominados por el mismo grupo de especies generalistas pioneras. Estos hallazgos implican en primer lugar, que la distribución de las especies de coral todavía está controlada por procesos extrínsecos responsables de la zonificación geomórfica; segundo, que la biodiversidad de los corales todavía refleja los patrones de zonificación de especies reportados por los primeros

estudios; y tercero, que el predominio de las especies pioneras en los conjuntos de corales modernos indica que esas comunidades se encuentran en una prolongada etapa de ajuste posterior a perturbaciones reiteradas. En conclusión, cualquier evaluación precisa de la viabilidad futura de los arrecifes requiere una consideración del contexto geomorfológico o se corre el riesgo de errar en la evaluación de los impactos de los cambios ecológicos actuales para el desarrollo de los arrecifes a largo plazo.

### **3.2 Introducción al Artículo 2**

Ha sido documentado en varios estudios que la combinación de datos ecológicos locales puede conducir a resultados inexactos y consecuentemente predecir tendencias potencialmente erróneas o malinterpretar procesos ecológicos debido a los cambios de escala en el análisis (Guzmán et al., 1993; Williams et al., 2015; Medina-Valmaseda et al., 2020; Dietzel et al., 2020). Esto se debe a que los metaanálisis regionales extrapolan los datos de cobertura y abundancia de corales recabados en un contexto investigativo cuyos objetivos iniciales no implicaban una variabilidad espacial en su contexto geomorfológico. Un problema común, por ejemplo, es la relación entre la escala de muestreo y la sensibilidad de los cambios ecológicos observados (por ejemplo, Eedmunds et al., 1996), con la extrapolación de pequeña a gran escala sin un muestreo explícito a nuevas escalas (Wiens et al., 1989). A pesar de que usualmente los metanálisis regionales se ajustan a las inconsistencias entre los diversos métodos de muestreo (Côté et al., 2005), simplemente no pueden explicar las inconsistencias resultantes de omisiones implícitas en el contexto original. En particular la omisión del contexto geomorfológico de los datos ecológicos colectados en los estudios locales, por ejemplo, puede conducir a inexactitudes en los datos basados en la abundancia y por lo tanto, tergiversar la complejidad espacial a largo plazo y el funcionamiento ecológico de los arrecifes de coral a escalas más grandes (por ejemplo, Jackson et al., 2014; Williams et al., 2015; Medina-Valmaseda et al., 2020).

Aunque dilucidar el papel de los factores abióticos en la estructura de la comunidad coralina es un desafío debido a estas diferencias de escala (Murdoch et al., 1999), separar los datos ecológicos de su contexto geomorfológico implica el riesgo de oscurecer las tendencias espaciales (por ejemplo, Williams et al, 2015). Solo desde una perspectiva ecológica, el uso de métricas ecológicas únicas, como la cobertura de coral para evaluar procesos heterogéneos a escalas regionales proporciona una representación demasiado simplista de la estructura del arrecife (Viehaman et al., 2009). Sin embargo, una mejor comprensión de la relación entre los datos bióticos y su contexto geomórfico a mayor escala podría resultar útil para interpretar la señal real de los cambios funcionales y mejorar las predicciones a largo plazo sobre el futuro de los arrecifes de coral y su respuesta a las amenazas globales. Se ha reportado, por ejemplo, que el potencial de acreción es heterogéneo entre las zonas geomórficas (Perry et al., 1999; Blanchon et al.,2017) y entre las especies dependientes (Perry et al., 2019; González-Barrios et al.,2021). Esta heterogeneidad en la capacidad de acreción es relevante a escalas temporales más grandes porque no todas las especies de coral contribuyen por igual a la acumulación de arrecifes (cf. Macintyre & Glynn 1976; kuffner et al.,2019) y existen algunos sesgos e incertidumbres al vincular los patrones de coral contemporáneos con el potencial de acreción (Wood,2007).

### **3.3 Objetivo del estudio**

El objetivo del estudio es investigar si los patrones de declive en los índices ecológicos reportados por Medina-Valmaseda et al., (2020) para una formación arrecifal se mantienen en toda la extensión del marco geomorfológico somero del Sistema Arrecifal Mesoamericano al cuál pertenecen esas formaciones coralinas y en consecuencia, analizamos los patrones regionales en la distribución y la biodiversidad de los corales en tanto se busca explorar el rol de los controles ambientales clave para la geomorfología de los arrecifes: profundidad, exposición a las olas e incidencia de huracanes.

1 **Geomorphically controlled coral**  
2 **distribution in degraded shallow reefs of**  
3 **the Western Caribbean**

4 **Medina-Valmaseda, A.E.<sup>1,3</sup>, Blanchon, P.<sup>2,3</sup>, Álvarez-Filip L.<sup>2,4</sup>, and**  
5 **Pérez-Cervantes E.<sup>2,4</sup>**

6 <sup>1</sup>**Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de**  
7 **México, Coyoacán, Ciudad de México, México**

8 <sup>2</sup>**Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México,**  
9 **Puerto Morelos, Quintana Roo, México. Biodiversity and Reef Conservation**

10 <sup>3</sup>**Reef Geoscience Group, Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de**  
11 **Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto**  
12 **Morelos, Quintana Roo, Mexico**

13 <sup>4</sup>**Biodiversity and Reef Conservation Laboratory, Unidad Académica de Sistemas**  
14 **Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma**  
15 **de México, Puerto Morelos, Quintana Roo, Mexico**

16 Corresponding author:

17 Medina-Valmaseda, A.E.<sup>1,2</sup>

18 Email address: alexismedina67@gmail.com

19 **ABSTRACT**

20 The development of coral reefs results from an interaction between ecological and geological processes  
21 in space and time. Their difference in scale, however, makes it difficult to detect the impact of ecological  
22 changes on geological reef development. The decline of coral cover over the last 50 years, for example,  
23 has dramatically impaired the function of ecological processes on reefs. Yet given the limited-resolution  
24 of their Holocene record, it is uncertain how this will impact accretion and structural integrity over longer  
25 timescales. In addition, reports of this ecological decline have focused on intrinsic parameters such as  
26 coral cover and colony size at the expense of extrinsic ones such as geomorphic and environmental  
27 variables. Despite these problems, several attempts have been made to predict long-term accretion  
28 status of reefs based entirely on the contemporary health status of benthic communities. Here we explore  
29 how this ecological decline is represented within the reef geomorphic structure, which represents the  
30 long-term expression of reef development. Using a detailed geomorphic zonation scheme, we analyse  
31 the distribution and biodiversity of reef-building corals in fringing-reef systems of the Mesoamerican  
32 Reef tract. We find a depth-related pattern in community structure which shows that the relative species  
33 distribution between geomorphic zones is statistically different. Despite these differences, contemporary  
34 coral assemblages in all zones are dominated by the same group of pioneer generalist species. These  
35 findings imply that first, coral species distribution is still controlled by extrinsic processes that generate  
36 the geomorphic zonation; second, that coral biodiversity still reflects species zonation patterns reported  
37 by early studies; and third that dominance of pioneer species implies that modern coral assemblages are  
38 in a prolonged post-disturbance adjustment stage. In conclusion, any accurate assessment of the future  
39 viability of reefs requires a consideration of the geomorphic context or risk miscalculating the impact of  
40 ecological changes on long-term reef development.



## 41 INTRODUCTION

42 The declining cover of reef-building corals on modern reefs has become a global concern for both scientists  
43 and citizenry. The gravity of the situation became clear after only a decade of systematic monitoring,  
44 when a series of acute disease outbreaks decimated the dominant reef-building acroporid corals in the  
45 Caribbean (Knowlton et al., 1981; Gladfelter, 1982; Hughes, 1994; Aronson and Precht, 2001). Along  
46 with destruction caused by multiple strikes from intense hurricanes (e.g., Woodley et al., 1981), these  
47 outbreaks were quickly followed by regional mass mortality of algal-grazing Diademid urchins, which  
48 resulted in macroalgal blooms (Lessios et al., 1984; Gladfelter, 1982; Lewis, 1984). By the 1990's  
49 acroporid reefs began suffering climate-induced mass-bleaching episodes and disease epidemics also  
50 began affecting other major reef-builders (orbicellids) that had survived previous disturbances (Muller  
51 et al., 2010; Weil, 2004; Bruckner and Bruckner, 2006). These losses from disease and destruction were  
52 exacerbated by overfishing and nutrient pollution resulting from widespread and uncontrolled coastal  
53 development (Grigg and Dollar, 1990; Rogers and Beets, 2001; Hughes et al., 2003). By the turn of  
54 the century, surveys were reporting a regional decline in coral cover of more than 50 % across the  
55 Western-Atlantic Reef Province (Gardner et al., 2003; Schutte et al., 2010; Jackson et al., 2014; Cramer  
56 et al., 2020), producing a functional homogenization of coral species and a flattening of reef structure (e.g.,  
57 Álvarez Filip et al., 2009; González-Barrios et al., 2021). Understanding of the extent of this decline on a  
58 regional scale, however, has relied exclusively on the data pooling from limited local observation, and this  
59 has led to significant uncertainty regarding its principal cause (Murdoch and Aronson, 1999; Wood, 2007;  
60 Jackson et al., 2014).

61 It is well understood that pooling ecological data from local studies can lead to inaccurate results,  
62 predict potential pseudo-trends, or misinterpret ecological processes because of scale changes in the  
63 analysis (Guzmán et al., 1991; Karlson and Hurd, 1993; Williams et al., 2015; Medina-Valmaseda et al.,  
64 2020; Dietzel et al., 2020). This is because regional meta-analyses extrapolate from small-scale coral  
65 abundance and coverage data gathered with different primary objectives in mind. A common problem,  
66 for example, is the relation between sampling scale and sensitivity of the observed ecological changes  
67 (e.g., Edmunds and Bruno, 1996), with extrapolation from small- to large-scale being performed without  
68 explicit sampling at new scales (Wiens, 1989). Furthermore, although regional meta-analyses account  
69 for inconsistencies among the various survey methods (Côté et al., 2005), they cannot account for  
70 inconsistencies resulting from omissions. The omission of the geomorphic context of ecological data  
71 by local studies, for example, can lead to inaccuracies in abundance-based data and thus misrepresent  
72 long-term spatial complexity and the ecological functioning of coral reefs at larger scales (e.g., Jackson  
73 et al., 2014; Williams et al., 2015; Medina-Valmaseda et al., 2020).

74 Although elucidating the role of abiotic factors in coral community structure is challenging because  
75 of these scale differences (Murdoch and Aronson, 1999), separating ecological data from its geomorphic  
76 context risks obscuring spatial trends (e.g., Williams et al., 2015). From an ecological perspective alone, the  
77 use of single ecological metrics, such as coral cover, to evaluate heterogeneous processes at regional scales  
78 gives an overly simplistic representation of reef structure (Viehman et al., 2009). A better understanding of  
79 the relationship between biotic data and its geomorphic context at larger scales, however, might be useful  
80 in interpreting the real signal of functional changes and improving long-term predictions of coral reefs and  
81 their response to global threats. Accretion potential, for example, has been reported to be heterogeneous  
82 among geomorphic zones (Perry, 1999; Blanchon et al., 2017) and also species-dependent (Perry and  
83 Alvarez-Filip, 2019; González-Barrios et al., 2021). This issue is relevant at larger temporal scales because  
84 not all coral species contribute equally to reef accretion (cf. Macintyre and Glynn (1976); Kuffner et al.  
85 (2019); Toth et al. (2019)) and there are some biases and uncertainties in linking contemporary coral  
86 patterns with accretion potential (Wood, 2007).

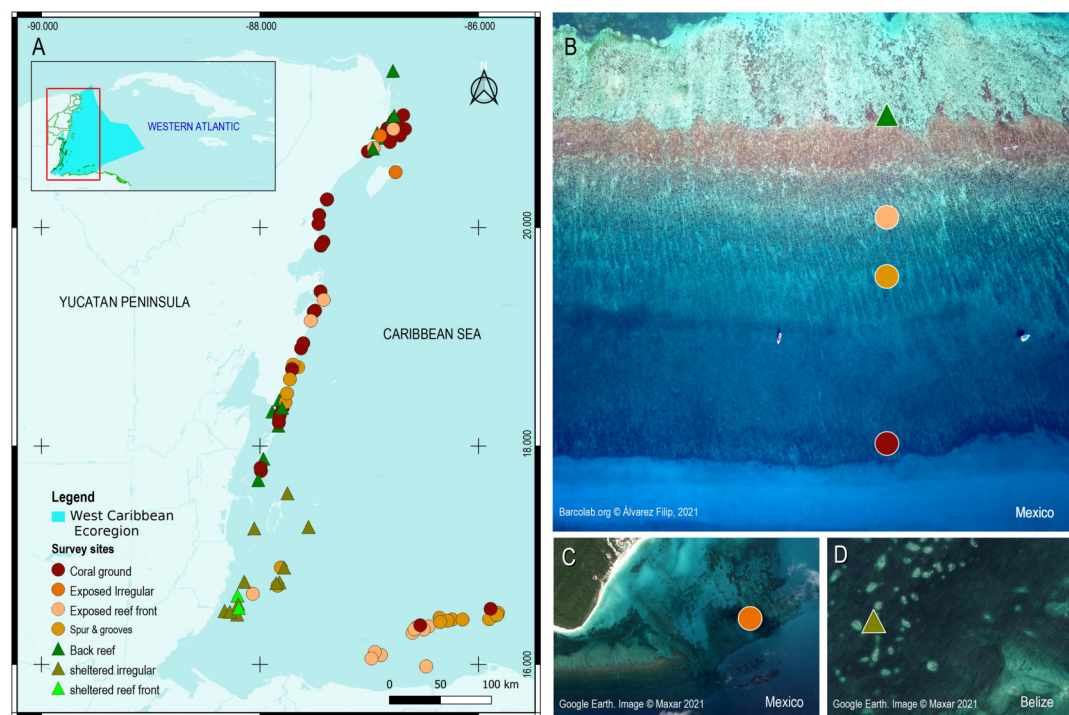
87 Here we investigate whether geomorphically-controlled patterns in the decline of coral cover reported  
88 by Medina-Valmaseda et al. (2020) can be extended to the entire shallow geomorphic framework of  
89 the Mesoamerican reef tract. Using a standard geomorphic scheme and multi-year coral-cover and  
90 composition data, we analyze regional patterns in coral distribution and biodiversity. Then, using GIS-  
91 based environmental data, we explore how these patterns are influenced by key environmental controls on

92 reef geomorphology: depth, wave exposure and hurricane incidence. We find that contemporary coral  
 93 assemblages are dominated by the same group of pioneer species but that their distribution between  
 94 geomorphic depth zones is statistically different, and has not been completely homogenized by the decline  
 95 in reef condition over the last 50 years.

## 96 METHODS

### 97 Study region & geomorphic framework

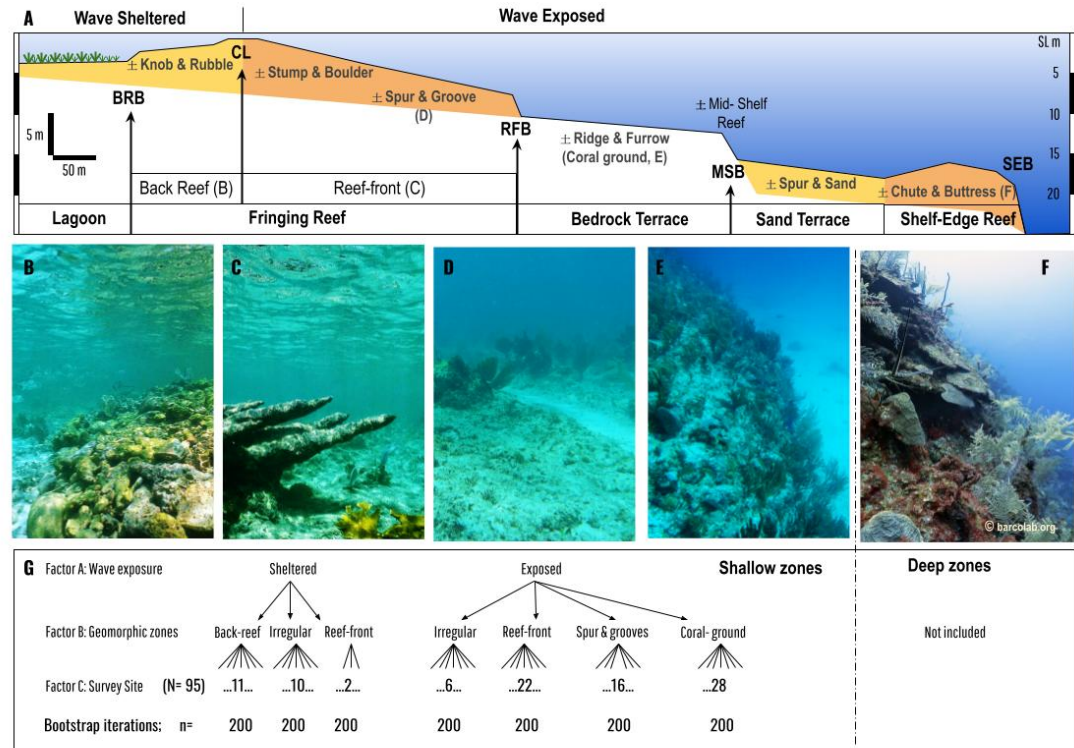
98 The Mesoamerican Reef Tract (MART), located within the Western Caribbean marine ecoregion, stretches  
 99 ~ 1000 kilometres along the coasts of the Yucatan peninsula and northeast sector of Central America  
 100 (Figure 1; [Spalding et al., 2007](#)). It is composed of shallow detached fringing reefs that consist of two main  
 101 geomorphic zones, a protected back-reef zone and an exposed reef-front zone separated by a crestline  
 102 where waves break. These breakwater structures are limited to shallow water (< 10 m deep) and are  
 103 developed over and adjacent to a bedrock terrace which is veneered by coral grounds ([Rodríguez-Martínez  
 104 et al., 2011](#)). Together the reef and terrace form a relatively consistent seascape over the inner fore-reef  
 105 shelf (< 15 m) throughout the MART ([Blanchon et al., 2017](#)). The shallow geomorphic framework of the  
 106 MART is therefore consistent with the geomorphic zonation scheme first described from Grand Cayman  
 107 by [Blanchon and Jones \(1995\)](#) and later summarized by [Blanchon \(2011\)](#), who both used slope breaks  
 108 to identify reefal boundaries. We adopted this basic geomorphic scheme for all sectors of the MART  
 109 including both Belize and Honduras.



**Figure 1.** Survey sites and their geomorphic zones in the Mesoamerican reef tract (MART). Panel A. The MART is located in the West Caribbean ecoregion (represented by the irregular light blue polygon). Panel B, C, D. Reef sites are represented by colored symbols that correspond either to their benthic geomorphic zone and/or wave-energy designation. Map product was created with QGIS 3.14 Pi ([QGIS Development Team, 2020](#))

110 In the northern Mexican sector of the MART, fringing reefs are relatively underdeveloped with

111 limited reef-fronts that only extend to a depth of  $\sim 6 - 8$  m, thereby producing a more extensive bedrock  
 112 terrace veneered by coral grounds (Blanchon et al., 2017). The edge of this terrace is marked by a  
 113 slope break (mid-shelf break) and is commonly covered by a non-accretionary coral-ground community  
 114 (Rodríguez-Martínez et al., 2011). In the Belize sector, fringing reefs transition into better developed  
 115 Barriers and Atolls, and their reef-fronts extend into deeper water covering the bedrock terrace. At some  
 116 sites, reef-front subzones like the spur-and-groove can extend all the way to the shelf edge in 25-30 m of  
 117 water (James and Ginsburg, 1979; Burke, 1982). In the Honduras sector, reef development is restricted  
 118 to the offshore Bay Island group: Roatan, Utila, Guanaja, and Cayos Cochinos. These reefs also have  
 119 extensive spurs-and-groove zones extending to the shelf edge (Almada-Villela et al., 2003).



**Figure 2.** Geomorphic zonation of an idealized shelf showing shallow reef and benthic zones typical of Mesoamerican reef seascapes (following Blanchon et al., 2017). Zones are delineated by slope breaks: Back-Reef break (BRB), Crestline (CL), Reef-Front break (RFB), Mid-Shelf break (MSB), and Shelf-Edge break (SEB). Main benthic zones in bold are divided into wave sheltered (such as lagoon and back-reef) and wave exposed (such as reef-front, bedrock terrace, sand terrace etc) (see Blanchon and Jones (1995) for detailed descriptions). Each benthic zone can be divided into sub-zones that may or maynot be present ( $\pm$ ). Coloured zones are depositional or accretionary (like the fringing reef, or shelf-edge reef) whereas non-coloured are erosional or non-accretionary (like the bedrock terrace with its superficial coral ground). Our analysis is restricted to coral communities covering the fringing reef and the adjacent bedrock terrace (coral ground). Photos B, C, D, E and F give an overview of these coral communities: Back Reef (B), Reef Front (C), Spur & Groove (D), Coral-ground, and mid-shelf reef (E), and Shelf-Edge reef (F, which is not included in the study). Panel G is a schematic of the asymmetrical design for PERMANOVA analysis encompassing three factors: wave exposure, geomorphic zones and survey site, with different levels of nested factors (back reef, reef front, irregular etc) encompassed by 2 upper levels (sheltered and exposed)

120 Following the geomorphic scheme of Blanchon (2011) we classify all sites based on retrospective  
 121 satellite imagery from virtual globes such as Google Earth and ArcGIS online. A small number of sites

122 (~ 2%) have unclear images due to cloud cover and/or sea state, and geomorphic zoning is more difficult  
123 to delineate at the subzone level (for example, defining the boundary between the spur-and-grooves and  
124 non-tree bedrock terrace). In these few cases, we classify the sites as the most common type for that depth  
125 and zone based on field experience and expert opinion. Sites where reefs are less organized (~ 17%) and  
126 lack a clear geomorphic structure, are simply classified as undifferentiated zones and assigned as either  
127 protected or exposed wave environments. Although uncommon, some of these 'exposed' zones can be  
128 found in semi-sheltered sites with complex coastal geography, (e.g. the barrier reef fronts behind offshore  
129 atolls in the Belize sector).

### 130 **Coral distribution in geomorphic zones**

131 To document the spatial distribution of scleractinian coral within shallow geomorphic zones we use  
132 information from two databases, the Caribbean Reef Information System (CRIS, Barcolab.org) and  
133 the Healthy Reefs Initiative ([www.healthyreefs.org](http://www.healthyreefs.org)), which contain qualitative data on coral  
134 cover estimates at site level. Data in these sources come from published literature, research projects,  
135 and monitoring programs. In all cases, coral cover information was obtained using two similar benthic  
136 survey methodologies (Line Intercept Transect- LIT and Point Intercept Transect-PIT) according to  
137 Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment Benthic Protocol (AGRAA, [Lang et al., 2012](#)) available at  
138 <https://www.agrra.org/coral-reef-monitoring>) and the Mesoamerican Barrier Reef  
139 System monitoring program ([Almada-Villela et al., 2003](#)). Each survey includes between six and ten  
140 transects (10 or 30 m in length) haphazardly deployed at the reef sites. From these databases we select  
141 only the most recent data from sites in a 1-10 m depth range that contain coral cover estimates at species  
142 level. After discarding sites outside these requirements (e.g., depth range, data quality at species level),  
143 we compile a subset of coral coverage from 95 survey sites between 2016 and 2018 (Table 1). This time  
144 period is chosen to avoid potential bias caused by the recent outbreak of the Stony Coral Tissue Loss  
145 Disease reported in the Mexican sector during 2018 ([Alvarez-Filip et al., 2019](#)).

146 Based on this subset, we calculate (i) the overall site live coral-cover data (LCC) and (ii) the relative  
147 coral cover of each species (i.e. the relative contribution of each species to the total coral cover). To avoid  
148 potential confusion stemming from using the term 'coral cover' to refer to the relative coral cover of  
149 each species we hereafter refer to the latter as 'coral species contribution'. In ecological studies, this is  
150 referred to as the sites taxonomic  $\beta$ -diversity and can be partitioned into two components: one reflecting  
151 species replacement between communities (turnover) and other reflecting the difference in the number of  
152 species among communities (nestedness-resultant; [Baselga, 2012](#)). However, spatial patterns within the  
153 geomorphic framework, coral-cover data are pooled and analyzed according to geomorphic zone, and not  
154 survey site. Therefore, we compare overall coral-cover data of multiple sites as a comparative sampling  
155 unit, for example, pooling coral-cover from all back-reef sites (Figure 2B). The qualitative  $\beta$ -diversity  
156 analysis entails partitioning the total dissimilarity in species composition (represented by the Sorensen  
157 index) into its turnover and nestedness components using 100 samples of 10 sites from each geomorphic  
158 zone. The analysis was conducted on Sorensen dissimilarity matrix using a betapart package available in  
159 R CRAN ([Baselga et al., 2017](#)).

### 160 **Statistical analysis**

161 The statistical approach we use for the comparative analysis of benthic parameters and their geomor-  
162 phological settings is similar to the method described by [Medina-Valmaseda et al. \(2020\)](#) who analyzed  
163 the geomorphic patterns of coral species at a single site, Punta Maroma. The main goal in using mul-  
164 tivariate analysis in that study, and in this one, is to minimize method-bias of benthic surveys from  
165 multivariate-based analyses of ecological, abundance-based variables, which include a narrow set of  
166 pre-treatments and transforming of the raw data (e.g. standardization). For the multivariate pre-treatment,  
167 we choose a medium level (square-root) of data transformation. Further transformation is followed  
168 by an ordination process where we construct the correspondent Bray-Curtis matrix of similarities. All  
169 subsequent multivariate statistical analyses and graphical outputs are performed and constructed using  
170 Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research (Primer-e version 7.0.13, serial number 4901,

171 [Clarke and Gorley, 2015](#)).

172 To compare overall coral cover and related coral species contribution to relative cover of the com-  
173 munities between geomorphic zones, we conduct an asymmetrical analyses of permutational variance  
174 (PERMANOVA) at both levels of aggregation for factor 'site' (nested within the geomorphic zones by  
175 wave exposure) and nested in wave exposure regimes on the basis of Bray-Curtis similarity measures  
176 of transformed square-root matrix of ecological data ([Anderson, 2006](#)). Including these permutations,  
177 procedures offer an alternative to Normal-based inferential methods as they are adaptable and require  
178 fewer assumptions, whereas the asymmetrical design deals with a different number of geomorphic zones  
179 by wave exposure, with three sheltered and four exposed. The experimental design consists of 3 factors  
180 (Figure 2.C): Factor A: wave exposure (fixed with a = 2 levels: sheltered and exposed), Factor B: Geo-  
181 morphic zones (random, nested in wave exposure with 5 levels: irregular, coral-ground, spur & grooves,  
182 reef-front and back reef), and Factor C: Site (random, nested in geomorphic zones, wave exposure) with  
183 95 levels. The test uses permutation of residuals under a reduced model and Type III (partial Square  
184 Sums) in 9999 permutations.

185 To test the homogeneity of multivariate data dispersion in each case, we performed a non-parametric  
186 permutational analysis of multivariate dispersion (PERMDISP), along with pairwise comparisons of  
187 the Bray-Curtis matrix of similarities. PERMDISP is performed based on distances to centroids, with  
188 P-values (p(perm)) obtained from 9999 permutations ([Anderson et al., 2006](#)). To determine the species  
189 contributions to coral cover within each geomorphic zone we conduct a two-way similarity percentage  
190 analysis (SIMPER) for zones by wave exposure, based on Bray-Curtis similarity measures of transformed  
191 square-root matrix of abundance data, making a 70 % cut-off for low contributions ([Clarke and Warwick,  
192 1994](#); [Clarke et al., 2014a](#)). The results are presented through the metric MDS of bootstrapped averages  
193 for 95 % region estimates. Bootstrap averages test iteratively resamples each group by its geomorphic  
194 zone type 200 times creating a plot of 4m dimensions multivariate effect. Such a bootstraps procedure  
195 allows better visualization of how the mean response of each data group varies with changes in predictor  
196 values if we were to collect another sample of observations from a different set of geomorphic zones  
197 ([Fieberg et al., 2009](#)). The arrangement of the number of sites by its geomorphic zone classification  
198 lacks sampling balance (Figure 2B) and therefore, another advantage of this approach is its success in  
199 estimating parameters of a statistical distribution for a balanced number of copies from our data whereas  
200 preserving the original structure of its data set ([Fieberg et al., 2020](#)).

## 201 **Extrinsic factors**

202 For the purposes of this study, we consider extrinsic factors to be the diverse environmental variables that  
203 describe the abiotic context of coral communities including physicochemical variables and non-biotic  
204 disturbances, such as depth gradient, wave exposure and hurricane impacts. To evaluate the response of  
205 the biotic multivariate data to its corresponding multivariate environmental data we select information  
206 from both benthic surveys and cyclonic disturbances available for the MART. We use depth of benthic  
207 surveys and environmental information extracted from the open-source Physical Environments of the  
208 Caribbean Sea classification of [Chollett et al. \(2012\)](#) as geographic information system layers. For this,  
209 we extract data of physical disturbances including exposure to wind- and tropical-storm waves and the  
210 number of hurricane impacts using the QGIS (v. 3.14 Pi) Point Sampling Tool plugin, v.0.5.3 available at  
211 <https://github.com/borysiasty/pointsamplingtool>. Where the plugin failed because  
212 of no-value pixels, we manually selected the neighbouring major value. Furthermore, we check the  
213 distribution of all environmental variables for skewness and outliers and log-transform all data except the  
214 depth of each sampling site (following [Clarke and Gorley, 2006](#)). Finally, we normalize data to place  
215 each variable on the same dimensionless scale (for example, [Clarke et al., 2014b](#)). Environmental data  
216 are graphically represented through a Principal Coordinate Analysis (PCO) where vectors are the raw  
217 Pearson correlations of variables with the Principal Component Analysis (PCA) values ([Torgerson, 1958](#);  
218 [Gower, 1966](#)).

219 To analyze and generate an exploratory hypothesis model on the spatial relationship between mul-  
220 tivariate data clouds of the biotic response variables (coral species distribution) and that of regional

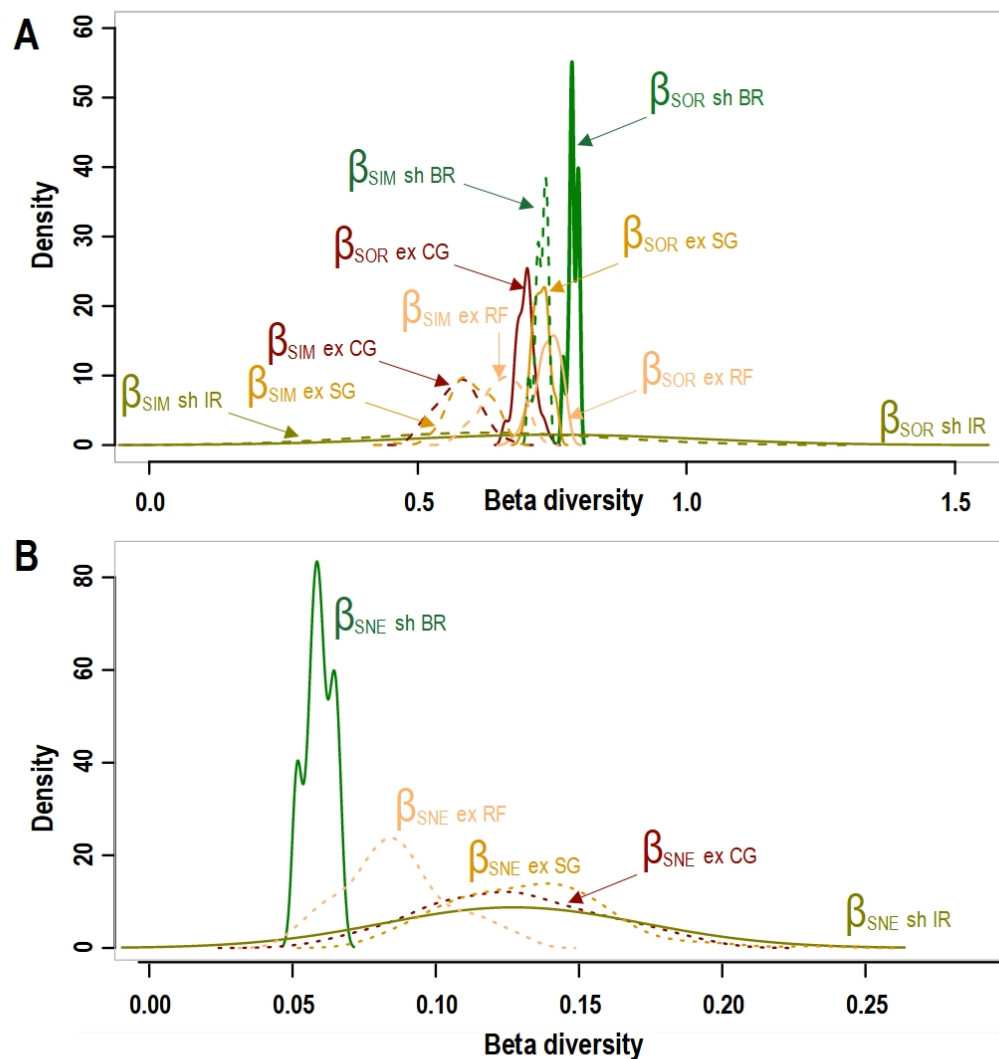
221 environmental gradients, we test a distance-based linear model (DISTLM, Legendre and Anderson, 1999).  
222 The DISTLM test includes the Bray-Curtis matrices of previously square transformed data of coral species  
223 distribution and logarithm Euclidean distance-based matrix of previously normalized environmental  
224 data in 9999 permutations within the factor Geomorphic zone for the environment. The test assumes  
225 non-linearity and additivity of the abiotic variables on the high-d community response. To visualize fitting  
226 models in multi-dimensional space we use the distance-based redundancy analysis (dbRDA, Legendre and  
227 Anderson, 1999; McArdle and Anderson, 2001) based on the Euclidean-distance matrix of environmental  
228 data.

## 229 RESULTS

### 230 Coral cover patterns in geomorphic zones

231 A total of 95 survey sites with 50 from Mexico, 25 from Belize and 20 sites from Honduras are included in  
232 this study. Sites encompass seven different types of geomorphic zones and subzones in both wave-exposed  
233 and protected environments along the regional latitudinal gradient and contain a total of 40 coral species.  
234 As shown in Figure 3 results of  $\beta$ -diversity analysis show high levels of Total  $\beta$ -diversity (Figure 3A,  
235 solid lines) for every geomorphic zone with high values and contribution of their turnover component  
236 (Figure 3B, dashed lines) and low values for their nestedness-resultant component (Figure 3B). Such  
237 results indicate that there is a low proportion of shared species between coral communities from adjacent  
238 geomorphic zones with a similar number of species. Although differences in taxonomic  $\beta$ -diversity values  
239 are clear between coral communities from sheltered back reef and exposed coral-ground zones, these  
240 are diffuse and overlapping for the communities from exposed reef front and spur & groove zones. The  
241 lower value of the nestedness-resultant fraction of Sorensen dissimilarity belongs to coral communities  
242 from sheltered back reef zones, whereas those from the irregular zones of wave-sheltered environments  
243 and wave-exposed spur & groove and coral-ground zones show almost identical patterns, indicating a  
244 confluence in these components for the exposed zones (Figure 3B). Under the setting conditions of the  
245  $\beta$ -diversity test, more sites were requested for sampling in the available datasets from two of the seven  
246 geomorphic zones. Results of the test are therefore unavailable for wave-exposed irregular zones (6  
247 sampling sites), and wave-sheltered reef fronts (2 sampling sites).

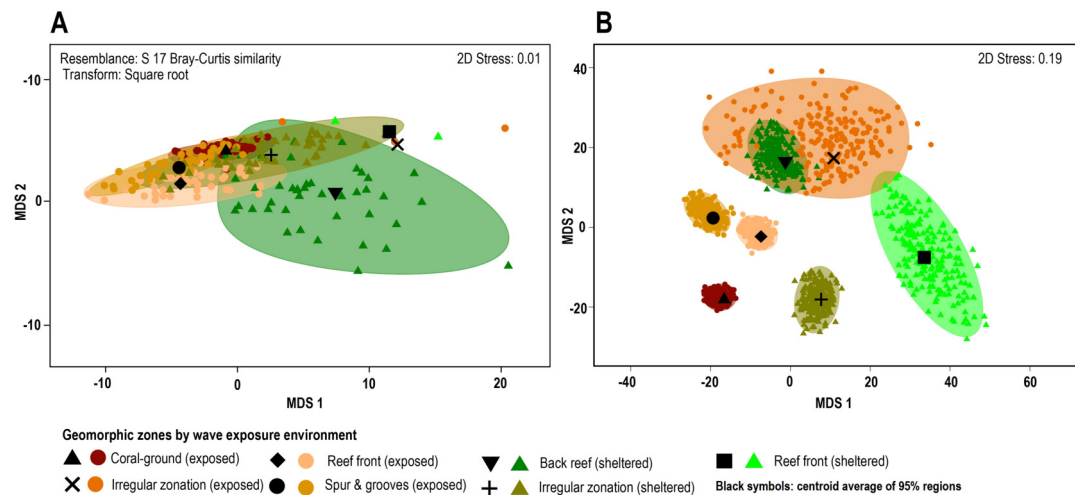
248 The results of the PERMANOVA test indicates that there are no significant differences in overall coral  
249 cover between wave sheltered and wave-exposed geomorphic zones ( $P(\text{perm})= 0.39$ ; Figure 4A; *Data*  
250 *SI*), although when species identity is included in the relative composition analysis, there are significant  
251 differences between geomorphic zones (Fig. 4B). The results of the asymmetrical PERMANOVA test  
252 including the three terms ‘wave exposure’, ‘Geo zone (wave exposure)’ and ‘site (Geo zone (wave  
253 exposure))’ show that there are marginal differences among the wave exposure environments in the  
254 structure of their assemblages ( $P(\text{perm})= 0.06$ ;  $P(\text{MC})= 0.07$ ) whereas there is a significant variability  
255 among the structure of assemblages from the geomorphic zones ( $P(\text{perm})$  and  $P(\text{MC}) < 0.01$ , Fig.4A;  
256 *Data S2*). The estimates of components of variation (S) for the three orthogonal factors are wave exposure:  
257 115.82; Geo zone nested in wave exposure: 214.98; and site nested in Geo zone nested in wave exposure:  
258 875.33. The site factor therefore contributes most to differences in species contribution, followed by the  
259 geomorphic zone, with wave exposure having the least control.



**Figure 3.** Taxonomic  $\beta$ -diversity of geomorphic zones and its components after Baselga (2012). Panel A shows the overall  $\beta$ -diversity, measured as Sorensen dissimilarity  $\beta_{SOR}$  (solid lines) and values of the turnover component, measured as Simpson dissimilarity  $\beta_{SIM}$  (dashed lines). Panel B shows values of the nestedness-resultant fraction of the Sorensen dissimilarity  $\beta_{SNE}$ . Note singular patterns in wave-sheltered back reef zones, and the similar patterns of all wave exposed zones (dotted lines) with that of the wave-sheltered irregular zone. Geomorphic zones by wave-exposure follow the colour code in Figure 1: the prefixes "sh" and "ex" correspond to wave-sheltered and wave-exposed zones respectively. Zones are denoted by BR- back reef, IR- irregular zone, RF- reef front, SG-spur & grooves, CG- coral ground.

260 A posteriori pairwise PERMDISP test at the LCC level shows homogeneity of variance in all groups  
 261 (F: 1.49, df1: 6, df2: 84; p(permutation): 0.3422; Data S3), whereas the species contribution level shows  
 262 heterogeneity in data variance involving pairwise tests for single or combined irregular and exposed zones  
 263 (F: 13.23, df1: 6, df2: 543; p(permutation): < 0.01; Data S4). Other cases, including the irregular and combined  
 264 sheltered/exposed geomorphic zones, show homogeneity in data variances (F: 13.23, df1: 6, df2: 543;  
 265 p(permutation): < 0.01; Figure 4B). In total 61% of possible pairwise tests show homogeneity in data variance  
 266 and do not show a particular trend under the current PERMANOVA design. This indicates that there are

267 differences in coral-species distribution between geomorphic zones (PERMANOVA), and in the variance  
 268 of data distribution (PERMDISP) in several zones within the same environments (Fig. 4, *Data S4*).



**Figure 4.** Coral cover patterns by geomorphic zone. Panel A shows the similarity of overall coral cover for each zone type and wave exposure, using a metric MDS of ‘whole sample’ bootstrap averages resampling the n-transsects of each sampling site 200 times (arranged by geomorphic zones and wave environment). nMDS shows the approximate 95% region estimates fitted to the bootstrap averages and the relative estimated position of centroids for each group (black symbols). Panel B shows species contribution to the relative cover within each geomorphic zone. The contribution of coral species to each geomorphic zone clearly represents long-term spatial patterns and highlights the absence of complete species homogenization across the reef seascape (3D stress: 0.08).

269 The contribution of individual species to observed differences is assessed using the SIMPER test  
 270 (*Data S5*). Results show that in exposed geomorphic zones three species overlap: *Agaricia agaricites*,  
 271 *Porites astreoides* and *Siderastrea siderea* (Average similarity: 30.0) with relative contributions of 32.2 %, 24.3 % and 15.1% respectively. In sheltered zones another trio of species overlap, *P. astreoides*, *Orbicella*  
 272 *annularis* and *Agaricia agaricites*, (Average similarity 25.7) with relative contributions of 49.0 %, 18.5  
 273 % and 8.4 % respectively (*Data S*). Interestingly, an almost identical group of species accounts for the  
 274 81.2 % average dissimilarity between samples. In terms of dissimilarity, only four species (*S. siderea*,  
 275 *Porites astreoides*, *O. annularis* and *A. agaricites*) which contribute ~ 10 %, form roughly 53 % of the  
 276 differences between samples. Overall, across all wave exposure zones, the largest average similarity of  
 277 34.9 % corresponds to the exposed Coral-ground zone, and the lowest 18.2 % to the sheltered Back-reef  
 278 zone.  
 279 zone.

#### 280 Coral species patterns and extrinsic factors

281 Average species richness (*S*, the number of species identified to lowest possible taxonomic level) increase  
 282 with depth being the lowest in sheltered back- reef (2.1) and the highest in deeper coral-ground zone  
 283 exhibit (4.9). Also species diversity as measured by the Shannon–Weiner index (*H'*) follows the same  
 284 pattern, increasing seaward from the back- reef (0.9) towards coral-ground zone (1.4; Table 1).

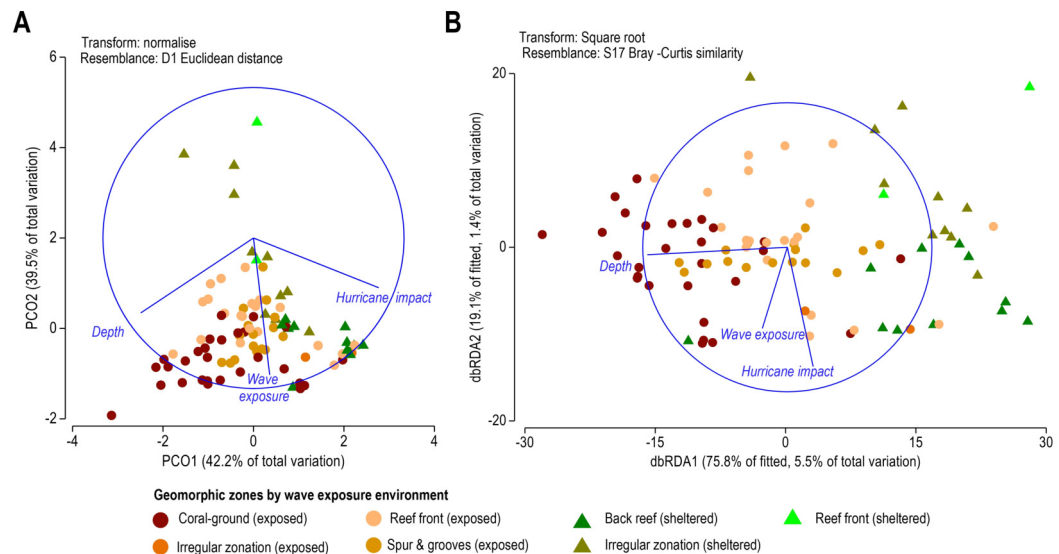


Geomorphic zone	S $\pm$ SD	H'(av.) $\pm$ SD	D $\pm$ SD	WE* $\pm$ SD	HO* $\pm$ SD
Reef Front_sheltered	2.1 $\pm$ 1.2	0.5 $\pm$ 0.5	1.8 $\pm$ 2.9	5.9 $\pm$ 0.9	14 $\pm$ 2.1
Back Reef_sheltered	3.8 $\pm$ 2.0	1.0 $\pm$ 0.5	2.8 $\pm$ 2.9	7.5 $\pm$ 0.1	18 $\pm$ 4.7
Irregular_sheleted	3.8 $\pm$ 2.0	1.0 $\pm$ 0.5	2.9 $\pm$ 2.6	6.3 $\pm$ 1.4	11 $\pm$ 2.0
Irregular_exposed	3.8 $\pm$ 2.0	1.0 $\pm$ 0.5	3.7 $\pm$ 1.8	7.6 $\pm$ 0.1	20 $\pm$ 2.8
Reef Front_exposed	3.8 $\pm$ 2.0	1.0 $\pm$ 0.5	5.9 $\pm$ 2.5	7.1 $\pm$ 0.8	12 $\pm$ 5.4
Spur & Grooves_exposed	3.9 $\pm$ 2.0	1.0 $\pm$ 0.5	6.5 $\pm$ 2.5	7.3 $\pm$ 0.5	12 $\pm$ 1.1
Coral Ground_exposed	3.9 $\pm$ 2.0	1.0 $\pm$ 0.5	11.2 $\pm$ 4.2	7.4 $\pm$ 0.2	12 $\pm$ 4.7

**Table 1.** Species richness (S), Diversity (H') and abiotic factors (D, WE, HO) by geomorphic zone and environmental exposure. Abiotic factors correspond to physical environments of the Caribbean Sea stratification scheme of mechanical disturbances acting over coral communities at the surveyed reef sites. These include both chronic disturbances from wind-driven wave exposure and acute disturbance (Chollett et al., 2012). Chronic stress, given by wave exposure (WE), is related to wind conditions between 1999–2008 for the entire basin, whereas acute stress is given by the frequency of occurrence of hurricanes (HO) with Category 1–5 magnitudes in the last 157 yr (1851–2008). Values of mechanical disturbances (\*) are extracted from geographic information layers. D: average depth in meters, WE: Wave exposure in  $\text{J m}^{-3}$ , HO: hurricane occurrence in number of events, SD: standard deviation.

285 On a regional scale, all sites are exposed to a similar wave-exposure regime regardless of geomorphic  
 286 zone, whereas hurricane impact varies between sites (Figure 5). When analyzed by geomorphic zone  
 287 and wave exposure, the average site depth varies from  $1.8 \pm 2.9$  m in sheltered reef-front zones, to  
 288  $11.2 \pm 4.2$  m in exposed coral-ground zones. Chronic stress derived from wave-exposure for these sites  
 289 varies between  $5.9 \pm 0.9$  and  $7.4 \pm 0.2 \text{ J m}^{-3}$ . Whereas acute mechanical stress derived from hurricane  
 290 frequency in the last 157 years (1851–2008) varies between  $11 \pm 2$  yr and  $20 \pm 2.8$  yr (Table 1). Regional  
 291 patterns of three selected environmental data are presented in the Principal Coordinates Analysis (PCO)  
 292 of Figure 5. It shows that the first two axes explain 81.6 % of the internal variability of these three  
 293 environmental variables, indicating that the 2-d ordination is likely to have captured the majority of the  
 294 patterns of multidimensional data variation. Accordingly, the depth of the reef site and hurricane impact  
 295 explain 42.2 % of variations of the PCO1 axis, and wave energy exposure alone explains 39.5 % of the  
 296 PCO2 axis. In addition, depth and hurricane impact appear to act inversely over coral species patterns  
 297 (Figure 5A).

298 Results from the DISTLM marginal tests (Data S6) show how much can be explained by each abiotic  
 299 variable alone, ignoring other variables. Tests show that the depth of reef sites exerts the highest influence  
 300 explaining 5.5 % of the overall variability in coral species contribution ( $p < 0.01$ , Data S4A, Fig. 5B).  
 301 Wave exposure and the number of major hurricane impacts when each is considered alone explain roughly  
 302 1 to 1.5 % ( $p < 0.01$ , Data S4A, Fig. 5B) of variability in species contribution to each geomorphic zone.  
 303 These results indicate that spatial patterns in coral species contribution by geomorphic zones are still  
 304 responsive to these three environmental variables.



**Figure 5.** Panel A. Principal Coordinates Analysis (PCO) shows the multivariate environmental data cloud of three selected variables depth, wave exposure and hurricane impact. Note the first two axes explain 81.6 % of the internal variability of the three variables with depth contrasting with hurricane and depth and wave exposure acting differently. Panel B. Distance-based Redundancy Analysis (db-RDA) graphically illustrates the Distance-based linear model (DISTLM) results. It shows correlation trends between the Bray-Curtis distance matrix of biotic response and the explanatory Euclidean distance matrix of environmental variables.

## DISCUSSION

Our findings confirm the decline in acroporids on Mesoamerican reefs and the shift to an alternate ‘weedy’ state, but show that this has not yielded a complete homogenization of the coral community. Although data analysis shows that the overall cover of corals is similar between geomorphic zones, species patterns within them are statistically different. All zones are dominated by the same community of generalist species (*Agaricia* and *Porites*), but these are distributed differently in space. In exposed zones, *Agaricia agaricites* makes the largest contribution followed by *P. astreoides* and *Siderastrea siderea*, whereas in sheltered zones *Porites astreoides* dominates followed by *Orbicella annularis* and *A. agaricites*. The species responsible for differences between zones are *S. siderea*, *P. astreoides* and *O. annularis*. These differences confirm that environmental factors such as wave and hurricane exposure still have an impact on species distribution patterns, despite the large historical decline in coral cover.

We recognise that these factors generate a weak signal in the degraded coral community and this is likely impacted by the methodological protocol. For example, only a limited number of long-term variables were considered in analysing the species distribution patterns and, two of these (waves and hurricanes), exhibit significant variability over short temporal scales. Nevertheless, both have been reported as major environmental drivers of ecological processes including species zonation (Geister, 1977; Hughes et al., 2019). Moreover, the impact of such disturbances creates an adaptive biotic response by influencing the life-history traits of coral assemblages and creating scale-dependent patterns of species distribution, with some being better adapted to hurricane impacts (e.g, Chollett and Mumby, 2012). In

324 addition, the result is also consistent with multiple reports of the increasingly important role that tropical  
325 cyclones play in shaping coral reef ecosystems at both short- and long-term scales (Blanchon et al., 1997;  
326 Lugo et al., 2000; Blanchon et al., 2017; Hogan et al., 2020; Puotinen et al., 2020). Moreover, several  
327 schemes have proposed an adaptive response of coral assemblages to wave exposure regimes (e.g. Adey  
328 and Burke, 1977; Geister, 1977). To some extent, our results augment these schemes by assigning a  
329 geomorphic framework and providing an alternative approach to imprecisely defined species-zonation  
330 limits. However, wave-fetch becomes saturated on a regional scale and its role in these schemes has  
331 been questioned (Adey, 1978). If this is accurate then it could help explain the linkage weakness in  
332 Mesoamerican reefs.

333 The replacement of former acroporid-dominated zones by modern generalist assemblages may result  
334 from a species succession associated with hurricane disturbance, where an initial post-hurricane adjustment  
335 stage is combined with the loss of species redundancy (McWilliam et al., 2018). Generalist assemblages  
336 are formed by pioneer species which are considered to be adapted to repeated disturbance but controlled  
337 by depth-related parameters. The evolutionary success of *P. astreoides*, for example, is supported by its  
338 limited longevity and its weedy life-history strategy which allows it to thrive in a wide variety of shallow  
339 habitats (Tomascik and Sander, 1987). In addition, pioneer assemblages that remain after disturbances are  
340 vestigial, given the large historical reductions in absolute abundance (which has dropped ~ 50 %) and  
341 loss in species redundancy (leaving only generalists). Consequently, some weakness is expected in the  
342 biotic-environmental signal and, with these data, it is not possible to rule-out a successional community  
343 status (González-Barríos et al., 2021). The environmental variables may also act as a proxy for other  
344 unknown variables influencing coral assemblages (Ellis et al., 2019; Hughes et al., 2019).

345 The impact of reef geomorphology on coral species composition has been largely ignored in both  
346 original (local) and regional analyses (e.g., Rioja-Nieto and Álvarez-Filip, 2019; Contreras-Silva et al.,  
347 2020; Estrada-Saldívar et al., 2019). In the case of local studies, that omission has less impact given that  
348 the environment is more homogeneous (but see Medina-Valmaseda et al., 2020), but becomes a problem  
349 at a regional scale as environment heterogeneity increases. Furthermore, many local studies pooled  
350 data from combined geomorphic zones such as the ‘fore-reef’ which lump non-accreting zones from  
351 the surrounding seascape with accretionary reef zones (Williams et al., 2015; Medina-Valmaseda et al.,  
352 2020). By providing a more accurate geomorphology, our results clearly show a pattern of depth-related  
353 geomorphic control down the entire Mesoamerican reef tract, confirming that the geomorphic framework  
354 is a long-term result of the feedback between environmental processes and coral communities. A similar  
355 finding from another site in the region has been reported by Medina-Valmaseda et al. (2020) who showed  
356 that the inclusion of geomorphic zones in factor-analysis helped identify differences in coral species  
357 distribution patterns. Together, these findings underline the importance of depth-related geomorphic  
358 controls on large-scale coral-species patterns. Indeed, it is remarkable that geomorphic control prevails on  
359 coral communities, despite the long duration over which reef decline has occurred.

360 Geomorphic context was indirectly addressed by a recent province-wide meta-analysis (Jackson  
361 et al., 2014), which highlighted the significance of reef environment and depth, amongst others. The  
362 resulting trends, however, are still based on pooling of local data, and thereby relegate the role of  
363 environmental factors. Perhaps this lack of consideration of geomorphic context in ecological studies is a  
364 methodological artifact whereby reef environment and geomorphic context are relegated to the study site  
365 section. Regardless of the cause, the use of a detailed geomorphic zonation within any ecological analysis  
366 facilitates the consideration of extrinsic long-term factors. It also provides long-term accretion boundaries  
367 to benthic communities and thus incorporates geological models of reef development which are an  
368 important source of information on spatial and temporal heterogeneity of the seascape. As a consequence,  
369 although ecological studies provide a detailed snapshot of recent changes in coral communities, without a  
370 precise geomorphic context, they risk providing an inaccurate picture of both ecological and long-term  
371 reef development (Aronson and Precht, 1997; Bellwood et al., 2004; Bruckner, 2012).

## 372 CONCLUSIONS

373 Despite a large decline in historical cover, the depauperate coral communities on fringing reefs of the  
374 Mesoamerican Reef Tract still show species-level differences between depth-related geomorphic zones.  
375 These spatial differences, however, are subtle and have been missed by previous ecological surveys, which  
376 have claimed that communities are homogenized and therefore represent an unnatural alternative state  
377 and compromise the accretion potential of future reef development. Although the decline of acroporid  
378 framebuilders has resulted in a partial homogenization between zones, it is still uncertain if the new  
379 ‘pioneer state’ is stable on the long timescales over which reef accretion occurs. Moreover, species-level  
380 differences in the distribution of pioneer species between geomorphic zones may be a response to their  
381 adaptive life-history traits after prolonged disturbance. The fact that these species are early colonizers  
382 therefore points towards a post-disturbance adjustment, and implies that this community may result from  
383 a successional failure induced by chronic anthropogenic disturbance (related to mass tourism along the  
384 Mayan Riviera). Nevertheless, the health status of local communities can vary on short-term scales and  
385 adapt to fluctuations in disturbances.

386 We conclude that an accurate analysis of spatial ecological trends in coral reefs requires a detailed  
387 geomorphic framework in order to identify subtle changes in communities at large spatial scales. If  
388 a geomorphic context is not provided, then a random selection of coral sites will under-represent the  
389 complexity in species patterns. Consequently, we suggest that including a geomorphic context is a  
390 fundamental prerequisite for accurately determining the signal of ecological changes on local, regional,  
391 and provincial scales. Finally, our results do not exclude the possibility of similar heterogeneous patterns  
392 in coral communities at other levels of organization, such as reef type.

## 393 ACKNOWLEDGMENTS

394 We are grateful with all the persons that collected the original survey data stored at the CRIS system of  
395 BARCOLAB and Healthy Reef Initiative.

## 396 ADDITIONAL INFORMATION AND DECLARATIONS

397 **Alexis E. Medina-Valmaseda** conceived and designed the experiments, performed the experiments,  
398 analyzed the data, prepared figures and/or tables, helped write and review drafts of the paper, and  
399 approved the final draft.

400 **Paul Blanchon** helped design the experiment, prepared figures, helped write, review drafts of the  
401 paper and approved the final draft.

402 **Lorenzo Álvarez-Filip** collected part of the data, performed the experiments, helped write, reviewed  
403 drafts of the paper, and approved the final draft.

404 **Esmeralda Pérez- Cervantes** collected part of the data, processed and prepared the data, analyzed  
405 the data, review drafts of the paper, and approved the final draft.

## 406 REFERENCES

- 407 Adey, W. H. (1978). Algal ridges of the caribbean sea and west indies. *Phycologia*, 17(4):361–367.  
408 Adey, W. H. and Burke, R. B. (1977). Holocene bioherms of lesser antilles—geologic control of develop-  
409 ment: Modern and ancient reefs. *Atoll Research Bulletin*.  
410 Almada-Villela, P., Sale, P., Gold-Bouchot, G., and Kjerfve, B. (2003). Manual of methods for the mbrs

- synoptic monitoring program. *Selected Methods for Monitoring Physical and Biological Parameters for Use in the Mesoamerican Region*. 155p.
- Alvarez-Filip, L., Estrada-Saldívar, N., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A., and González-Barrios, F. J. (2019). A rapid spread of the stony coral tissue loss disease outbreak in the Mexican Caribbean. *PeerJ*, 7:e8069.
- Anderson, M. J. (2006). Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 62(1):245–253. doi:[10.1111/j.1541-0420.2005.00440](https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440).
- Anderson, M. J., Ellingsen, K. E., and McArdle, B. H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*, 9(6):683–693. doi:[10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x).
- Aronson, R. B. and Precht, W. F. (1997). Stasis, biological disturbance, and community structure of a Holocene coral reef. *Paleobiology*, 23(3):326–346. doi:[10.1017/s0094837300019710](https://doi.org/10.1017/s0094837300019710).
- Aronson, R. B. and Precht, W. F. (2001). White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. In *The ecology and etiology of newly emerging marine diseases*, pages 25–38. Springer.
- Baselga, A. (2012). The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21(12):1223–1232.
- Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., De Bortoli, J., Leprieux, F., Logez, M., and Henriques-Silva, R. (2017). Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. *Package betapart, Version*, pages 1–4.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C., and Nyström, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429(6994):827–833.
- Blanchon, P. (2011). Geomorphic zonation. *Encyclopedia of modern coral reefs*, pages 469–486. doi:[10.1007/978-90-481-2639-2\\_33](https://doi.org/10.1007/978-90-481-2639-2_33).
- Blanchon, P. and Jones, B. (1995). Marine-planation terraces on the shelf around Grand Cayman: a result of stepped Holocene sea-level rise. *Journal of Coastal Research*, pages 1–33.
- Blanchon, P., Jones, B., and Kalbfleisch, W. (1997). Anatomy of a fringing reef around Grand Cayman; storm rubble, not coral framework. *Journal of Sedimentary Research*, 67(1):1–16. doi:[10.1306/d42684d7-2b26-11d7-8648000102c1865d](https://doi.org/10.1306/d42684d7-2b26-11d7-8648000102c1865d).
- Blanchon, P., Richards, S., Bernal, J. P., Cerdeira-Estrada, S., Ibarra, M., Corona-Martínez, L., and Martell-Dubois, R. (2017). Retrograde accretion of a Caribbean fringing reef controlled by hurricanes and sea-level rise. *Frontiers in Earth Science*, 5:78. doi:[10.3389/feart.2017.00078](https://doi.org/10.3389/feart.2017.00078).
- Bruckner, A. and Bruckner, R. (2006). The recent decline of *Montastraea annularis* (complex) coral populations in western Curaçao: a cause for concern? *Revista de Biología Tropical*, 54:45–58.
- Bruckner, A. W. (2012). Static measurements of the resilience of Caribbean coral populations. *Revista de Biología Tropical*, 60:39–57. doi:[10.15517/rbt.v60i0.19844](https://doi.org/10.15517/rbt.v60i0.19844).
- Burke, R. (1982). Reconnaissance study of the geomorphology and benthic communities of the outer barrier reef platform, Belize. Technical report, Citeseer.
- Chollett, I. and Mumby, P. (2012). Predicting the distribution of *Montastraea* reefs using wave exposure. *Coral Reefs*, 31(2):493–503.
- Chollett, I., Mumby, P. J., Müller-Karger, F. E., and Hu, C. (2012). Physical environments of the Caribbean sea. *Limnology and Oceanography*, 57(4):1233–1244.
- Clarke, K. and Gorley, R. (2006). Primer. *PRIMER-e, Plymouth*.
- Clarke, K. and Gorley, R. (2015). Getting started with primer v7. *PRIMER-E: Plymouth, Plymouth Marine Laboratory*, page 20.
- Clarke, K. and Warwick, R. (1994). Similarity-based testing for community pattern: the two-way layout with no replication. *Marine Biology*, 118(1):167–176. doi:[10.1007/bf00699231](https://doi.org/10.1007/bf00699231).
- Clarke, K. R., Gorley, R., Somerfield, P. J., and Warwick, R. (2014a). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Primer-E Ltd.
- Clarke, K. R., Tweedley, J. R., and Valesini, F. J. (2014b). Simple shade plots aid better long-term choices of data pre-treatment in multivariate assemblage studies. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94(01):1–16.
- Contreras-Silva, A. I., Tilstra, A., Migani, V., Thiel, A., Pérez-Cervantes, E., Estrada-Saldívar, N., Elias-Ilosvay, X., Mott, C., Alvarez-Filip, L., and Wild, C. (2020). A meta-analysis to assess long-term spatiotemporal changes of benthic coral and macroalgae cover in the Mexican Caribbean. *Scientific Reports*, 10(1):1–12.
- Côté, I., Gill, J., Gardner, T., and Watkinson, A. (2005). Measuring coral reef decline through meta-

- analyses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1454):385–395.
- 466 Cramer, K. L., O’Dea, A., Leonard-Pingel, J. S., and Norris, R. D. (2020). Millennial-scale change in  
467 the structure of a caribbean reef ecosystem and the role of human and natural disturbance. *Ecography*,  
468 43(2):283–293.
- 469 Dietzel, A., Bode, M., Connolly, S. R., and Hughes, T. P. (2020). Long-term shifts in the colony  
470 size structure of coral populations along the great barrier reef. *Proceedings of the Royal Society B*,  
471 287(1936):20201432.
- 472 Edmunds, P. J. and Bruno, J. F. (1996). The importance of sampling scale in ecology: kilometer-wide  
473 variation in coral reef communities. *Marine Ecology Progress Series*, 143:165–171.
- 474 Ellis, J. I., Jamil, T., Anlauf, H., Coker, D. J., Curdia, J., Hewitt, J., Jones, B. H., Krokos, G., Kürten, B.,  
475 Hariprasad, D., Roth, F., Carvalho, S., and Hoteit, I. (2019). Multiple stressor effects on coral reef  
476 ecosystems. *Global change biology*, 25(12):4131–4146.
- 477 Estrada-Saldívar, N., Jordán-Dalhgren, E., Rodríguez-Martínez, R. E., Perry, C., and Álvarez Filip, L.  
478 (2019). Functional consequences of the long-term decline of reef-building corals in the Caribbean:  
479 evidence of across-reef functional convergence. *Royal Society Open Science*, 6(10):190298.
- 480 Fieberg, J., Rieger, R. H., Zicus, M. C., and Schildcrout, J. S. (2009). Regression modelling of correlated  
481 data in ecology: subject-specific and population averaged response patterns. *Journal of Applied Ecology*,  
482 46(5):1018–1025.
- 483 Fieberg, J. R., Vitense, K., and Johnson, D. H. (2020). Resampling-based methods for biologists. *PeerJ*,  
484 8:e9089.
- 485 Gardner, T. A., Côté, I. M., Gill, J. A., Grant, A., and Watkinson, A. R. (2003). Long-term region-wide  
486 declines in Caribbean corals. *science*, 301(5635):958–960.
- 487 Geister, J. (1977). The influence of wave exposure on the ecological zonation of Caribbean coral  
488 reefs. In *Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium, 1977*, volume 1, pages 23–29.  
489 doi:[10.4236/ajcc.2012.11003](https://doi.org/10.4236/ajcc.2012.11003).
- 490 Gladfelter, W. B. (1982). White-band disease in *Acropora palmata*: implications for the structure and  
491 growth of shallow reefs. *Bulletin of Marine Science*, 32(2):639–643. doi:[10.1007/978-94-017-3284-0\\_2](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3284-0_2).
- 492 González-Barrios, F. J., Cabral-Tena, R. A., and Alvarez-Filip, L. (2021). Recovery disparity between  
493 coral cover and the physical functionality of reefs with impaired coral assemblages. *Global change*  
494 *biology*, 27(3):640–651.
- 495 Gower, J. C. (1966). Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate  
496 analysis. *Biometrika*, 53(3-4):325–338. doi:[10.2307/2333639](https://doi.org/10.2307/2333639).
- 497 Grigg, R. W. and Dollar, S. J. (1990). Natural and anthropogenic disturbance on coral reefs. *Ecosystems*  
498 *of the world*, 25:439–452.
- 499 Guzmán, H. M., Jackson, J. B., and Weil, E. (1991). Short-term ecological consequences of a major oil  
500 spill on panamanian subtidal reef corals. *Coral reefs*, 10(1):1–12.
- 501 Hogan, J. A., Feagin, R. A., Starr, G., Ross, M., Lin, T.-C., O’connell, C., Huff, T. P., Stauffer, B. A.,  
502 Robinson, K. L., Lara, M. C., Xue, J., Reese, B. K., Geist, S. J., Whitman, E. R., Douglas, S., Congdon,  
503 V. M., Reustle, J. W., Smith, R. S., Lagomasino, D., Strickland, B. A., Wilson, S. S., Proffitt, C. E.,  
504 Hogan, J. D., Branoff, B. L., Armitage, A. R., Rush, S. A., Santos, R. O., Campos-Cerqueira, M.,  
505 Montagna, P. A., Erisman, B., Walker, L., Silver, W. L., Crowl, T. A., Wetz, M., Hall, N., Zou,  
506 X., Pennings, S. C., Wang, L.-J., Chang, C.-T., Leon, M., McDowell, W. H., Kominoski, J. S., and  
507 Patrick, C. J. (2020). A research framework to integrate cross-ecosystem responses to tropical cyclones.  
508 *BioScience*, 70(6):477–489.
- 509 Hughes, T. P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a caribbean coral reef.  
510 *Science*, 265(5178):1547–1551.
- 511 Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S. R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-  
512 Guldborg, O., Jackson, J. B., Kleypas, J., Lough, J. M., Marshall, P., Nyström, M., Palumbi, S. R.,  
513 Pandolfi, J. M., Rosen, B., and Roughgarden, J. (2003). Climate change, human impacts, and the  
514 resilience of coral reefs. *science*, 301(5635):929–933.
- 515 Hughes, T. P., Kerry, J. T., Baird, A. H., Connolly, S. R., Chase, T. J., Dietzel, A., Hill, T., Hoey, A. S.,  
516 Hoogenboom, M. O., Jacobson, M., Kerswell, A., Madin, J. S., Mieog, A., Paley, A. S., Pratchett,  
517 M. S., Torda, G., and Woods, R. M. (2019). Global warming impairs stock–recruitment dynamics of  
518 corals. *Nature*, 568(7752):387–390.
- 519  
520

- 521 Jackson, J., Donovan, M., Cramer, K., and Lam, L. (2014). *Status and Trends of Caribbean Coral Reefs-*  
522 *1970-2012-2014 Caribbean Coral Reefs-Status Report 1970-2012 (1)*. Global Coral Reef Monitoring  
523 Network, IUCN Gland.
- 524 James, N. P. and Ginsburg, R. N. (1979). *The Seaward Margin of Belize Barrier and Atoll Reefs: Mor-*  
525 *phology, Sedimentology, Organism Distribution, and Late Quaternary History*. Blackwell Scientific.
- 526 Karlson, R. and Hurd, L. (1993). Disturbance, coral reef communities, and changing ecological paradigms.  
527 *Coral reefs*, 12(3-4):117–125.
- 528 Knowlton, N., Lang, J. C., Rooney, M. C., and Clifford, P. (1981). Evidence for delayed mortality in  
529 hurricane-damaged jamaican staghorn corals. *Nature*, 294(5838):251–252.
- 530 Kuffner, I. B., Toth, L. T., Hudson, J. H., Goodwin, W. B., Stathakopoulos, A., Bartlett, L. A., and  
531 Whitcher, E. M. (2019). Improving estimates of coral reef construction and erosion with in situ  
532 measurements. *Limnology and Oceanography*, 64(5):2283–2294.
- 533 Lang, J. C., Marks, K. W., Kramer, P. R., Kramer, P. A., and Ginsburg, R. N. (2012). Protocolos agrra  
534 version 5.5. *Ocean Research & Education*.
- 535 Legendre, P. and Anderson, M. J. (1999). Distance-based redundancy analysis: testing multispecies  
536 responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological monographs*, 69(1):1–24.
- 537 Lessios, H., Cubit, J., Robertson, D., Shulman, M., Parker, M., Garrity, S., and Levings, S. (1984). Mass  
538 mortality of diadema antillarum on the caribbean coast of panama. *Coral Reefs*, 3(4):173–182.
- 539 Lewis, J. B. (1984). The acropora inheritance: a reinterpretation of the development of fringing reefs in  
540 Barbados, West Indies. *Coral Reefs*, 3(3):117–122.
- 541 Lugo, A. E., Rogers, C. S., and Nixon, S. W. (2000). Hurricanes, coral reefs and rainforests: resistance,  
542 ruin and recovery in the caribbean. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 29(2):106–114.
- 543 Macintyre, I. and Glynn, P. (1976). Evolution of modern Caribbean fringing reef, Galeta Point, Panama.  
544 *AAPG Bulletin*, 60(7):1054–1072. doi:[10.1306/c1ea3618-16c9-11d7-8645000102c1865d](https://doi.org/10.1306/c1ea3618-16c9-11d7-8645000102c1865d).
- 545 McArdle, B. H. and Anderson, M. J. (2001). Fitting multivariate models to community data: a comment  
546 on distance-based redundancy analysis. *Ecology*, 82(1):290–297.
- 547 McWilliam, M., Hoogenboom, M. O., Baird, A. H., Kuo, C.-Y., Madin, J. S., and Hughes, T. P. (2018).  
548 Biogeographical disparity in the functional diversity and redundancy of corals. *Proceedings of the*  
549 *National Academy of Sciences*, 115(12):3084–3089.
- 550 Medina-Valmaseda, A. E., Rodríguez-Martínez, R. E., Alvarez-Filip, L., Jordan-Dahlgren, E., and  
551 Blanchon, P. (2020). The role of geomorphic zonation in long-term changes in coral-community  
552 structure on a caribbean fringing reef. *PeerJ*, 8:e10103.
- 553 Muller, E. M., Eakin, C. M., Morgan, J. A., Heron, S. F., Smith, T. B., Liu, G., Álvarez-Filip, L., Baca,  
554 B. J., Bartles, E., and Bastidas, C. (2010). Caribbean corals in crisis: record thermal stress, bleaching,  
555 and mortality in 2005. *PloS one*, 5(11):e13969.
- 556 Murdoch, T. J. and Aronson, R. B. (1999). Scale-dependent spatial variability of coral assemblages along  
557 the florida reef tract. *Coral Reefs*, 18(4):341–351.
- 558 Perry, C. T. (1999). Reef framework preservation in four contrasting modern reef environments, Discovery  
559 Bay, Jamaica. *Journal of Coastal Research*, pages 796–812. doi:[10.1038/ncomms2409](https://doi.org/10.1038/ncomms2409).
- 560 Perry, C. T. and Alvarez-Filip, L. (2019). Changing geo-ecological functions of coral reefs in the  
561 Anthropocene. *Functional Ecology*, 33(6):976–988. doi:[10.1111/1365-2435.13247](https://doi.org/10.1111/1365-2435.13247).
- 562 Puotinen, M., Drost, E., Lowe, R., Depczynski, M., Radford, B., Heyward, A., and Gilmour, J. (2020).  
563 Towards modelling the future risk of cyclone wave damage to the world's coral reefs. *Global Change*  
564 *Biology*.
- 565 QGIS Development Team (2020). *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial  
566 Foundation.
- 567 Rioja-Nieto, R. and Álvarez-Filip, L. (2019). Coral reef systems of the Mexican  
568 Caribbean: Status, recent trends and conservation. *Marine pollution bulletin*, 140:616–625.  
569 doi:[10.1016/j.marpolbul.2018.07.005](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.07.005).
- 570 Rodríguez-Martínez, R. E., Jordan-Garza, A. G., Maldonado, M. A., and Blanchon, P. (2011). Con-  
571 trols on coral-ground development along the Northern Mesoamerican Reef Tract. *PloS one*, 6(12).  
572 doi:[10.1371/journal.pone.0028461](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028461).
- 573 Rogers, C. S. and Beets, J. (2001). Degradation of marine ecosystems and decline of fishery resources in  
574 marine protected areas in the us virgin islands. *Environmental Conservation*, pages 312–322.
- 575 Schutte, V. G., Selig, E. R., and Bruno, J. F. (2010). Regional spatio-temporal trends in Caribbean coral

- 576 reef benthic communities. *Marine Ecology Progress Series*, 402:115–122. doi:[10.3354/meps08438](https://doi.org/10.3354/meps08438).
- 577 Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M., Halpern, B. S.,  
578 Jorge, M. A., Lombana, A., Lourie, S. A., Martin, K. D., Mcmanus, E., Molnar, J., Recchia, C. A., and  
579 Robertson, J. (2007). Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas.  
580 *BioScience*, 57(7):573–583.
- 581 Tomascik, T. and Sander, F. (1987). Effects of eutrophication on reef-building corals. *Marine Biology*,  
582 94(1):53–75.
- 583 Torgerson, W. S. (1958). *Theory and methods of scaling*. Wiley. doi:[10.2307/2333553](https://doi.org/10.2307/2333553).
- 584 Toth, L. T., Stathakopoulos, A., Kuffner, I. B., Ruzicka, R. R., Colella, M. A., and Shinn, E. A. (2019). The  
585 unprecedented loss of Florida’s reef-building corals and the emergence of a novel coral-reef assemblage.  
586 *Ecology*, 100(9):e02781. doi:[10.1002/ecs2.1615](https://doi.org/10.1002/ecs2.1615).
- 587 Viehman, S., Thur, S. M., and Piniak, G. A. (2009). Coral reef metrics and habitat equivalency analysis.  
588 *Ocean & Coastal Management*, 52(3-4):181–188.
- 589 Weil, E. (2004). Coral reef diseases in the wider caribbean. In *Coral health and disease*, pages 35–68.  
590 Springer.
- 591 Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional ecology*, 3(4):385–397.
- 592 Williams, S. M., Mumby, P. J., Chollett, I., and Cortés, J. (2015). Importance of differentiating orbicella  
593 reefs from gorgonian plains for ecological assessments of caribbean reefs. *Marine Ecology Progress  
594 Series*, 530:93–101.
- 595 Wood, R. (2007). The changing fate of coral reefs: lessons from the deep past. In *Geological approaches  
596 to coral reef ecology*, pages 3–27. Springer.
- 597 Woodley, J. D., Chornesky, E., Clifford, P., Jackson, J., Kaufman, L., Knowlton, N., Lang, J., Pearson,  
598 M., Porter, J., Rooney, M., Rylaarsdam, K. W., Tunnicliffe, V. J., Wahle, C. M., Wulff, J. L., Curtis, A.  
599 S. G., Dallmeyer, M. D., Jupp, B. P., Koehl, M. A. R., Neigel, J., and Sides, E. M. (1981). Hurricane  
600 allen’s impact on jamaican coral reefs. *Science*, 214(4522):749–755.
- 601 Álvarez Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Coˆt e, I. M., and Watkinson, A. R. (2009). Flattening of  
602 Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal  
603 Society B: Biological Sciences*, 276(1669):3019–3025. doi:[10.1098/rspb.2009.0339](https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0339).



## Capítulo 4

# Patrones bio-geomorfológicos a nivel de paisaje marino para el arrecife de franja de Punta Maroma en el SAM.

**"The role of geomorphic zonation in long-term changes in coral-community structure on a Caribbean fringing reef"**

Alexis Enrique Medina-Valmaseda<sup>1,2</sup>, Rosa E. Rodríguez-Martínez<sup>2</sup>, Lorenzo Alvarez-Filip<sup>2</sup>, Eric Jordan-Dahlgren<sup>2</sup> and Paul Blanchon<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México, Mexico

<sup>2</sup>Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto Morelos, Quintana Roo, Mexico

Corresponding author: alexismedina67@gmail.com

## ARTÍCULO III. PeerJ

### 4.1 Resumen

Los procesos ecológicos en los arrecifes ocurren a escalas espaciales y temporales limitadas y no todos quedan registrados en la historia geológica a largo plazo. Por lo tanto, la degradación generalizada de los arrecifes del Caribe durante los últimos 40 años brinda una oportunidad para evaluar el impacto de los cambios ecológicos más significativos sobre la estructura geológica y geomorfológica de los arrecifes. Aquí, documentamos la ecología cambiante de las comunidades en un paisaje marino dentro del contexto de su zonificación geomórfica. Al comparar entre índices ecológicos básicos de datos históricos y modernos, mostramos que en 35 años la zona del frente del arrecife se transformó de una estructura tridimensional compleja habitada por comunidades coralinas bien estructuradas a una estructura homogénea de poca complejidad casi indistinguible de la zona adyacente habitada por comunidades coralinas creciendo sobre sustrato duro. Hoy en día, los conjuntos de corales en Punta Maroma se caracterizan por el predominio de especies oportunistas que son tolerantes a condiciones ambientales adversas, incluida la sedimentación, o que se sabe que son especies pioneras en reclutar los arrecifes perturbados. Esto implica probablemente que esas comunidades coralinas se encuentran en procesos de ajuste comunitario tras el impacto de disturbios continuos como huracanes de alta intensidad o por disturbios antrópicos que afectan la zona costera de esa zona. A pesar del incremento en la similitud de sus índices ecológicos más populares, las zonas geomórficas del frente del arrecife y las comunidades coralinas del sustrato duro arrecifal aún conservan diferencias significativas en los conjuntos de coral y el hábitat bentónico y no son homogéneas. La convergencia parcial de esas comunidades coralinas ciertamente tiene consecuencias importantes para la ecología y la viabilidad geológica del arrecife y su papel en la protección costera, pero los controles físicos ambientales continúan ejerciendo un papel fundamental en el carácter y la zonificación de las comunidades bentónicas de este paisaje marino arrecifal.

## 4.2 Introducción al Artículo 3

Los arrecifes de coral se desarrollan en escalas de tiempo geológicas a través de un proceso complejo denominado acreción (Perry y Hepburn, 2008; Pandolfi et al., 2011). La mayoría considera que esto implica una interacción dinámica entre tres procesos ecológicos y sedimentológicos: crecimiento del marco arrecifal, erosión física y biológica y sedimentación y cementación internas (Rasser y Riegl, 2002; Perry y Hepburn, 2008). El crecimiento del marco se logra principalmente por los corales escleractinios pero con importantes contribuciones de los incrustadores calcificantes, como las algas coralinas incrustantes (Adey, 1975; Kikuchi & Leão, 1997). Este crecimiento está equilibrado por la erosión biológica, química y física y está mediado por gradientes ambientales en la energía del oleaje, la penetración de la luz y el flujo de sedimentos (Geister, 1977; Huston, 1985), que determinan la formación de estructura zonificada geomórficamente (Geister, 1977; Graus & Macintyre, 1989; Kennedy y Woodroffe, 2002). Si no es perturbado por tormentas y huracanes, este marco arrecifal tiene el potencial de acumularse verticalmente, ya que una cohorte de coral se desarrolla sobre otra a lo largo del tiempo produciendo el depósito de arrecife geológico durante miles de años y generando un balance positivo de crecimiento y acumulación sobre erosión y remoción (Geister, 1980; Done, 2011).

Pero incluso en aquellas zonas con un balance de acreción positivo, esa acumulación debería variar significativamente según el tamaño y la tasa de crecimiento de los corales que conforman las comunidades que dominan cada zona. Por ejemplo, el análisis de núcleos perforados en arrecifes caribeños protegidos de huracanes ha demostrado que los marcos arrecifales dominados por corales acropóridos ramificados han experimentado una acreción vertical significativa y han producido grandes estructuras de arrecifes geológicos durante el Holoceno (Macintyre & Glynn, 1976). Sin embargo, en áreas más propensas a huracanes, los núcleos obtenidos de las mismas zonas han demostrado que las estructuras de arrecifes del Holoceno están conformadas por bio detritos y consisten principalmente en restos fragmentados de corales que alguna vez cubrieron sus superficies (Blanchon, Jones y Kalbfleisch,

1997; Blanchon et al., 2017). Además, se han reportado zonas sin acreción en fondos habitados por comunidades de coral en las extensas zonas de la plataforma, tanto adyacentes como entre las estructuras de arrecifes con procesos de acreción identificados (Rodríguez-Martínez et al., 2011). Claramente, el paisaje marino ecológico de los arrecifes es complejo y transitorio, y los conjuntos de corales superficiales pueden no siempre indicar cómo se produce la acreción o incluso si es que se produce.

Con la desaparición y deterioro de los arrecifes del Caribe durante los últimos 40 años, y la decadencia de los acropóridos clave en particular (Gardner et al., 2005; Jackson et al., 2014), este complejo paisaje marino ecológico está cambiando radicalmente (Perry & Alvarez-Filip, 2019). La pérdida de biodiversidad y la homogenización biótica no solo están comprometiendo el funcionamiento ecológico de los arrecifes (Olden & Poff, 2003; Burman, Aronson & Van Woesik, 2012; Alvarez-Filip et al., 2013; Elliff & Silva, 2017) y su capacidad para proporcionar servicios locales y regionales (Alvarez-Filip et al., 2009, 2011), sino que se prevé que reduzcan su potencial de acumulación a largo plazo (Perry et al., 2013; Estrada-Saldívar et al., 2019). Sin embargo, evaluar la exactitud y validez de estas predicciones de acreción es problemático por varias razones (Lange, Perry y Alvarez-Filip, 2020). En primer lugar, la homogenización biótica derivada de la pérdida de los grandes constructores de arrecifes, como los acropóridos, dificulta la localización de los límites geomorfológicos entre las zonas de arrecifes francamente acumulativos (con acreción) y las zonas de suelo coralino adyacentes sin acreción que recubren la plataforma circundante. La combinación de tales zonas geomorfológicas daría, por tanto, potenciales de acreción menos representativos para los sistemas de arrecifes. En segundo lugar, el uso de instantáneas ecológicas para estimar el potencial de acreción de arrecifes enteros hace dos suposiciones cuestionables: primero, que los controles ambientales que existen fuera de las escalas de tiempo ecológicas no son importantes en el proceso de acreción, y segundo, que la acreción es uniforme en el espacio y el tiempo (Perry, 2011; Courtney et al., 2016; Manzello et al., 2018). En términos de controles ambientales sabemos que los huracanes han jugado un papel importante en la acumulación de sedimentos en los arrecifes del Caribe durante el Holoceno

(Blanchon et al., 2017). Sin embargo, poco se conoce sobre los cambios en las tasas de acreción, aunque parece poco probable que se mantengan constantes dado que el nivel del mar y el clima han variado durante el Holoceno (Blanchon y Shaw, 1995; Gischler, 2006; Toscano y Macintyre, 2006; Khan et al. , 2017).

### **4.3 Objetivo del estudio**

El objetivo de este estudio consiste en evaluar si se ha producido homogenización entre dos zonas geomorfológicas adyacentes de la parte expuesta al viento y el oleaje en el arrecife de Punta Maroma, México, donde se conoce la historia de acreción a largo plazo a partir de perforaciones geológicas anteriores (Blanchon et al., 2017). Esos registros geológicos muestran que las dos zonas geomorfológicas tienen diferentes historias de acreción y, sin embargo, los estudios ecológicos comúnmente las agrupan conjuntamente como la zona del “arrecife frontal”.



# The role of geomorphic zonation in long-term changes in coral-community structure on a Caribbean fringing reef

Alexis Enrique Medina-Valmaseda<sup>1,2</sup>, Rosa E. Rodríguez-Martínez<sup>2</sup>, Lorenzo Alvarez-Filip<sup>2</sup>, Eric Jordan-Dahlgren<sup>2</sup> and Paul Blanchon<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México, Mexico

<sup>2</sup> Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto Morelos, Quintana Roo, Mexico

## ABSTRACT

Ecological processes on coral reefs commonly have limited spatial and temporal scales and may not be recorded in their long-term geological history. The widespread degradation of Caribbean coral reefs over the last 40 years therefore provides an opportunity to assess the impact of more significant ecological changes on the geological and geomorphic structure of reefs. Here, we document the changing ecology of communities in a coral reef seascape within the context of its geomorphic zonation. By comparing basic ecological indices between historical and modern data we show that in 35 years the reef-front zone was transformed from a complex coral assemblage with a three-dimensional structure, to a size-homogenized and flattened one that is quasi indistinguishable from the adjacent non-accretional coral-ground zone. Today coral assemblages at Punta Maroma are characterized by the dominance of opportunistic species which are either tolerant to adverse environmental conditions, including sedimentation, or are known to be the first scleractinian species to recruit on disturbed reefs, implying they reflect a post-hurricane stage of adjustment. Despite an increase in similarity in ecological indices, the reef-front and coral-ground geomorphic zones still retain significant differences in coral assemblages and benthic habitat and are not homogeneous. The partial convergence of coral assemblages certainly has important consequences for the ecology and geological viability of the reef and its role in coastal protection, but environmental physical drivers continue to exert a fundamental role in the character and zonation of benthic communities of this reef seascape.

Submitted 28 April 2020  
Accepted 14 September 2020  
Published 22 October 2020

Corresponding author  
Alexis Enrique Medina-Valmaseda,  
alexismedina67@gmail.com

Academic editor  
Andrew Shantz

Additional Information and  
Declarations can be found on  
page 17

DOI [10.7717/peerj.10103](https://doi.org/10.7717/peerj.10103)

© Copyright  
2020 Medina-Valmaseda et al.

Distributed under  
Creative Commons CC-BY 4.0

**OPEN ACCESS**

**Subjects** Biogeography, Ecology, Marine Biology, Zoology, Climate Change Biology

**Keywords** Coral reef, Biotic homogenization, Reef-building corals, Reef accretion, Climate change

## INTRODUCTION

Coral reefs develop over geologic timescales through a complex process termed accretion (Perry & Hepburn, 2008; Pandolfi et al., 2011). Most consider this to involve a dynamic interplay between three ecological and sedimentological processes: framework growth, physical and biological erosion and internal sedimentation and cementation (Rasser & Riegl, 2002; Perry & Hepburn, 2008). Framework growth is accomplished primarily by

**How to cite this article** Medina-Valmaseda AE, Rodríguez-Martínez RE, Alvarez-Filip L, Jordan-Dahlgren E, Blanchon P. 2020. The role of geomorphic zonation in long-term changes in coral-community structure on a Caribbean fringing reef. *PeerJ* 8:e10103  
DOI [10.7717/peerj.10103](https://doi.org/10.7717/peerj.10103)

scleractinian corals but with important contributions from calcifying encrusters, such as crustose coralline algae (Adey, 1975; Kikuchi & Leão, 1997). This growth is balanced by biological, chemical and physical erosion and mediated by environmental gradients in wave-energy, light penetration, and sediment flux (Geister, 1977; Huston, 1985), and produces a layer of geomorphically zoned framework (Geister, 1977; Graus & Macintyre, 1989; Kennedy & Woodroffe, 2002). Left undisturbed by storms and hurricanes, this framework has the potential to accrete vertically, as one coralgal cohort develops over another through time producing a geological reef deposit (Geister, 1980; Done, 2011).

Vertical reef accretion is clearly dependent upon short-term ecological processes persisting over thousands of years and generating a positive balance of growth and accumulation over erosion and removal. And even in zones with a positive balance, that accretion should vary significantly depending on the size and growth rate of corals in assemblages dominating each zone. For example, analysis of cores drilled on Caribbean reefs protected from hurricanes has shown that frameworks dominated by branching Acroporid corals have undergone significant vertical accretion and produced large geological reef structures during the Holocene (Macintyre & Glynn, 1976). However, in more hurricane-prone areas, cores obtained from the same zones have shown that Holocene reef structures are biodetrital consisting mostly of the fragmented remains of corals that once covered their surfaces (Blanchon, Jones & Kalbfleisch, 1997; Blanchon et al., 2017). Furthermore, non-accretionary coral-grounds, have been reported from the extensive shelf zones both adjacent to and between the accretionary reef structures (Rodríguez-Martínez et al., 2011). Clearly the ecological seascape of reefs is complex and transient and surface coral assemblages may not always indicate how accretion occurs or even if it occurs at all.

With the demise and deterioration of Caribbean reefs during the last 40 years, and the decimation of keystone Acroporids in particular (Gardner et al., 2005; Jackson et al., 2014), this complex ecological seascape is radically changing (Perry & Alvarez-Filip, 2019). Biodiversity loss and biotic homogenization are not only compromising the ecological functioning of reefs (Olden & Poff, 2003; Burman, Aronson & Van Woessik, 2012; Alvarez-Filip et al., 2013; Elliff & Silva, 2017) and their ability to provide local and regional services (Alvarez-Filip et al., 2009, 2011), but are predicted to reduce their potential for long-term accretion (Perry et al., 2013; Estrada-Saldívar et al., 2019). Assessing the accuracy and validity of these accretion predictions, however, is problematic for several reasons (Lange, Perry & Alvarez-Filip, 2020). First, biotic homogenization stemming from the loss of large reef-builders, like Acroporids, makes it difficult to locate geomorphic boundaries between accretionary fringing-reef zones and adjacent non-accretionary coral-ground zones that veneer the surrounding shelf. Combining such geomorphic zones would therefore give less representative accretion potentials for reef systems. Second, the use of ecological “snapshots” to estimate the accretion potential of entire reefs makes two questionable assumptions: that drivers which exist outside of ecological timescales are unimportant in the accretion process, and that accretion is uniform in space and time (Perry, 2011; Courtney et al., 2016; Manzello et al., 2018). In terms of drivers, we know that hurricanes have played an important role in Caribbean reef accretion during the Holocene

(Blanchon *et al.*, 2017). However, little is known about changes in accretion rates, although it seems unlikely that they would remain constant given that sea level and climate has varied during the Holocene (Blanchon & Shaw, 1995; Gischler, 2006; Toscano & Macintyre, 2006; Khan *et al.*, 2017).

In this study, we assess if homogenization has occurred between two most adjacent windward geomorphic zones along a reef at Punta Maroma, Mexico, where the long-term history of accretion is known from drilling (Blanchon *et al.*, 2017). These geological records show the geomorphic zones have different accretion histories, and yet ecological studies commonly group them into a general “fore-reef” zone. Although our analysis of historical vs recent ecological surveys from these zones indicates that there has been some homogenization in the abundance, species composition, and size structure of coral assemblages in adjacent geomorphic zones, we find that coral communities continue to be statistically different.

## METHODS

### Study site

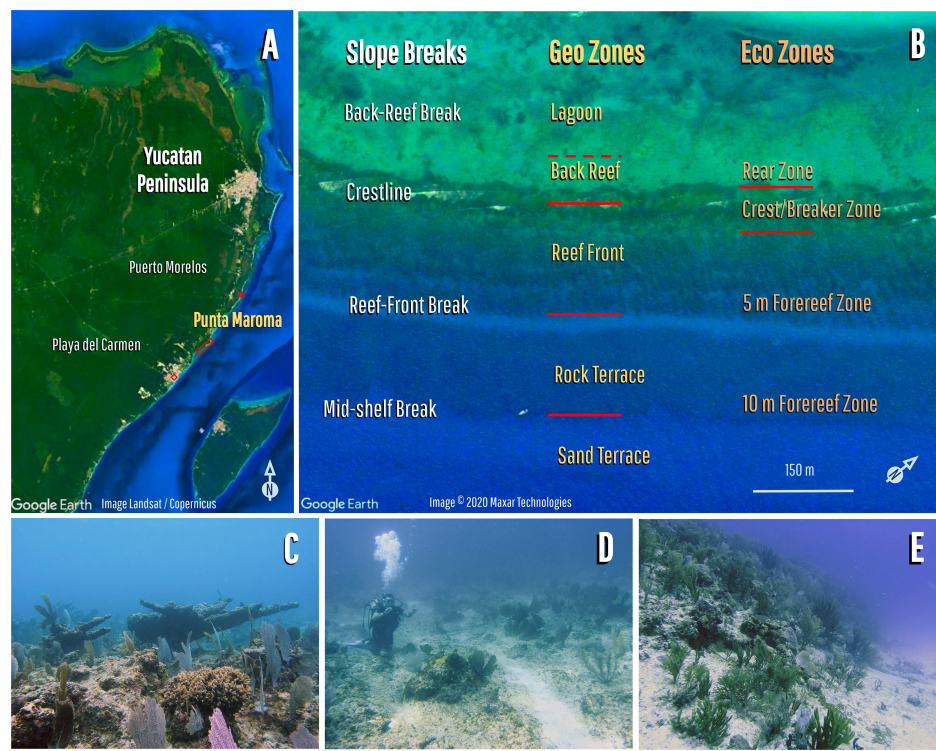
The study site is a 4.5 km-long fringing reef at Punta Maroma, in the northeastern Yucatan Peninsula, close to Playa del Carmen, Quintana Roo, Mexico (Fig. 1A). It has a typical tripartite geomorphic zonation, with a reef-front, crest, and back-reef, and is flanked by a shallow (<6 m) lagoon on its landward side, and a deeper (>8 m) coral-veneered rock terrace, on its seaward side (Fig. 1B). The geological structure of the reef front was reported by Blanchon *et al.* (2017) who showed that it consists of clast-dominated hurricane deposits, with a maximum age of 5.5 ka. Cores from this study also showed that the seaward coral-veneered rock terrace is a late Pleistocene extension of the coastal bedrock with no evidence of reef accretion during the Holocene.

The combination of these geomorphic zones produces an extensive windward ecological seascape (>2,000 m<sup>2</sup>), which consists of a shallow accretionary reef-front zone (RF), from the crest down to ~6 m depth (Fig. 1C), and a non-accretionary deeper coral-ground (CG) zone (Fig. 1D), extending from the limit of the RF out across the rock-terrace to a mid-shelf slope break (Fig. 1E) at ~10 m depth (Rodríguez-Martínez *et al.*, 2011; Blanchon *et al.*, 2017). These zones have been collectively referred to as the “fore-reef” in other studies (Fig. 1B).

### Survey methodology and historical analysis

To compare recent coral assemblages from the RF and CG zones at Punta Maroma reef, we surveyed coral species abundance and size between March and June, 2019. The sampling effort consisted of ten 30 m-long belt transects (BT), randomly placed in an orientation roughly parallel to the crestline at ~5 m (RF) and ~10 m (CG). Sample size was determined based on historical cumulative species diversity curves, empirically determined in previous studies (Jordan *et al.*, 1981; Jordán-Dahlgren, 1989). All scleractinian colonies with size ≥4 cm within 1-m-wide belt transects were sampled, including those intercepted by the belt line, following Zvuloni *et al.* (2008). Other environmental data, including depth, spatial position and distance to the mid-shelf edge,





**Figure 1** Ecological seascape and zonation of the fringing reef at Punta Maroma. (A) Location of Punta Maroma; (B) reef zonation and geomorphology showing: slope breaks and geomorphological zones (following [Blanchon et al., 2017](#)) and ecological seascape zones (following [Jordan et al., 1981](#); [Estrada-Saldívar et al., 2019](#)); (C) view of the reef-front zone (or fore reef) at ~5 m; (D) view of the rock-terrace zone (or fore reef) at ~10 m; (E) view of the mid-shelf break (or fore reef) between 10 and 15 m. [Full-size](#) DOI: 10.7717/peerj.10103/fig-1

were also recorded. Scleractinian coral species were classified based on their morphology and life history following [Estrada-Saldívar et al. \(2019\)](#). We informed the authorities of Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONAMP) prior to conducting fieldwork as it is a requirement in order to carry out activities within MPA.

To determine if coral assemblages from the RF and CG zones at Punta Maroma reef experienced changes in the last few decades, we used ecological surveys taken in 1979 ([Jordan et al., 1981](#)) and in 1985 ([Jordán-Dahlgren, 1989](#)). These data were obtained from 20-m long line-intercept transects (LIT), separated from each other by distances of 5–25 m. In these studies, the transects were delimited by plastic chains (with 2.73 cm chain links) that followed the bottom topography. Transects were taken from three zones, described as “rear-reef”, “breaker zone” and “fore-reef”. In both surveys the “fore-reef” transects were placed perpendicular to the coast at two depths: 5 and 10 m. These three zones correspond to four geomorphological zones described by [Blanchon et al. \(2017\)](#): the Back Reef (“rear reef”), Reef Crest (“breaker zone”), Reef Front (“forereef” at 5 m) and Rock Terrace and Mid-shelf break (“forereef” at 10 m). In this study we refer to the “forereef” at 10 m as the coral-ground. All scleractinian corals below the chain were

counted and measured using the chain link as the measurement unit. In 1979, the number of transects per depth was five and in 1985 four. Additionally, in 1985 colonies were measured by their maximum diameter. Every survey fulfilled the minimal sampling effort necessary to accurately describe the coral communities according to cumulative species diversity curves (Gleason, 1922). Also, because in the 1979 and 1985 *Montastrea annularis*, *Montastraea faveolata* and *M. franksi* were considered as part of the same species complex (*M. annularis*), for our 2019 surveys we combined these three species in one (*Orbicella* (formerly *Montastrea*) “*annularis*” complex).

### Approach to accretion processes

Scleractinian corals are considered to be the principal builders of three-dimensional structures of tropical coral reefs (Goreau, 1959). However, differences in skeleton stability, size and habitat distribution of coral species, can lead to differences in their preservation potential in the geological record (Greenstein, 2007). Therefore, we use a two-level classification of the role of coral species in the accretion process to reflect the presence or species contribution to the geological records. Levels were: (a) key reef-building species (key spp.), consisting of large branching Acroporids and massive *Orbicella* (formerly *Montastrea*) “*annularis*” complex (Budd et al., 2012), which are considered to be the principal reef builders in the Caribbean (Goreau, 1959; Lewis, 1984; Toth et al., 2019) and (b) less influential species like small massive, sub-massive or encrusting, digitate and foliose morphologies with lower growth rates, which participate in the accretion processes but are less represented in the geological records. This group includes some abundant species in the contemporary coral communities like *Agaricia agaricites* and *Porites astreoides* (Aronson, 2006; González-Barríos & Álvarez Filip, 2018; Toth et al., 2019).

In addition to classifying their role in accretion, we also use a species Importance Value Index (IVI) (Curtis & McIntosh, 1951; Finol Urdaneta, 1971) as a proxy to estimate the relative importance of each species in the accretion processes within each geomorphic zone. For this estimation in the pre-1990s period, we used only 1985 dataset since information of 1979 data was incomplete. The IVI of each species is calculated as  $IVI = (RA + RSD + RF)/3$ , where RA is relative abundance, calculated from the number of individuals per species with respect to the number of individuals of all species found in the community; where RSD is relative spatial dominance defined as the area covered by each species (using the colonies maximum and minimum diameters and assuming a planar area for the 2019 data) with respect to the cover of all species; and where RF is relative frequency, estimated as the proportion of transects where a species is present, normalized to the frequency of all species in the community. The analysis of IVI was carried out because different geomorphic zones within a reef have a heterogeneous accretion capacity as a consequence of the composition of the coral community and external environmental gradients (Geister, 1977; Perry, 1999).

### Method biases and uncertainties

Different benthic sampling protocols and probabilistic designs tend to produce somewhat different results, and therefore different measures and indices with their own particular

bias (Vallès, Oxenford & Henderson (2019) and others). However, if methodological bias is small relative to the real signal of change, then the latter should be detectable. Benthic survey methods are characterized by different spatial grain sizes of sampling units, and therefore the resulting abundance measurements could be described by different sampling distributions. However, Nadon & Stirling (2006) and Jokiel *et al.* (2015) reported that the method-biases associated to the results from different benthic protocols (including the two used to collect the data we analyze here), are small relative to the true signal of changes. By contrast, Vallès, Oxenford & Henderson (2019) recently claimed that switching between benthic methods and pooling data without accounting for method differences could obscure real tendencies, for example in coral coverage percentages. The actual impact of this important source of error in further analyses of data collected by distinct benthic methods depends on the specific question to be answered and how data are treated (Ohlhorst *et al.*, 1988; Chiappone & Sullivan, 1991; Beenaerts & Berghe, 2005). For instance, in our study, the comparative analysis was focused mostly in spatial and temporal changes in diversity composition and the correlation between species proportions by geomorphic zones, rather than in the estimation of temporal tendencies in any particular ecological index (e.g., coral cover). Yet, transect methods yield roughly the same estimates for coral genus diversity but tend to overestimate coral densities and coral coverage (Ohlhorst *et al.*, 1988; Beenaerts & Berghe, 2005). Therefore, we consider our analysis to be more affected by an incomplete representation of the community composition rather than another method bias. We tackle the uncertainty related to the accurate representation of coral species within each geomorphic zone reaching the asymptotic zone of species accumulation curves in each zone. Ultimately, we are aware that ecological data, including abundance data, usually violate the assumptions of traditional parametric statistics, which makes it difficult to deal with using traditional univariate methods (Fieberg, Vitense & Johnson, 2020).

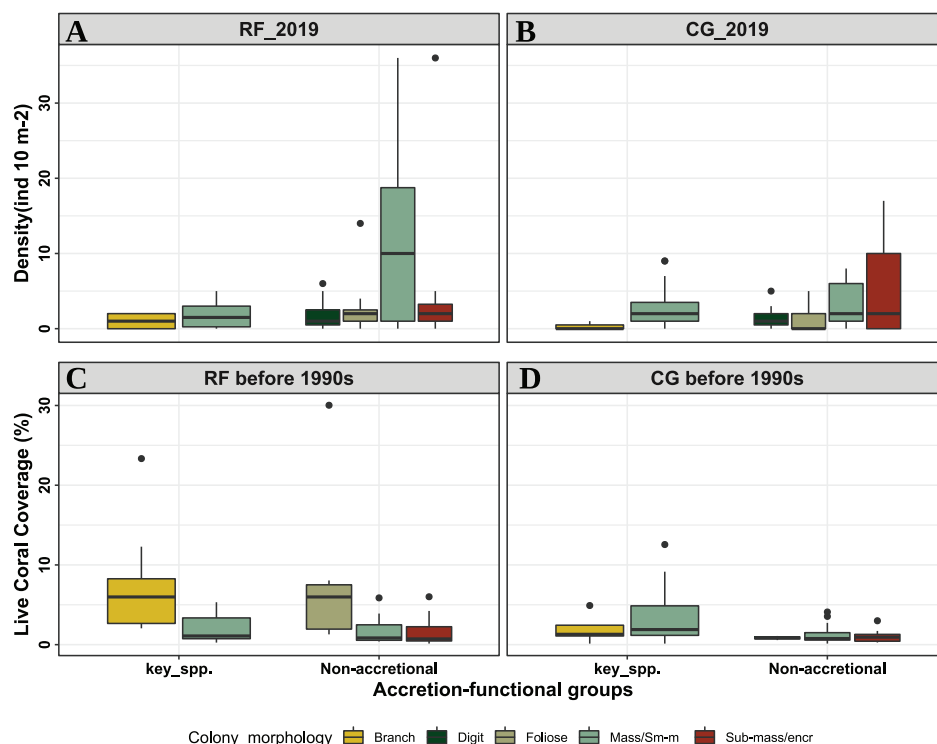
### Data transformation and statistical analyses

To tackle the challenge of statistical analysis of empirical ecological data, we selected a methodological approach based on multivariate analysis of abundance data. Although having some limitations, a multivariate approach has been recognized as more effective in dealing with ecological data (Beals, 1984; Fieberg, Vitense & Johnson, 2020). The approach includes several standard transformations of data, so the raw data were not compared. First, the absolute abundance data from the 2019 survey were transformed to relative spatial living coverage estimated from average colony maximum diameter and the number of individuals. This was then standardized by its total to reduce the differences in magnitude generated by the benthic method. Although the abundance data from 1979 and 1985 were relative measurements (percentage of live coral coverage), we standardized values again by its total to reduce method-bias related to the effect of the former benthic scheme that included other benthic classes (Vallès, Oxenford & Henderson, 2019). In addition, data were square-root transformed to reduce the differential between the largest and smallest non-zero value in the transformed matrix. The relativization process (percentage of the total sample) was followed by an ordination process where we

constructing the correspondent Bray–Curtis matrix of similarities. Additionally, each data set was transformed into Presence/Absence data and generated correspondent Jaccard matrix. Each specific multivariate test demands its additional pre-treatment procedure for the best performance. All subsequent multivariate statistical analyses were performed using Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research (Primer-e version 7.0.13, serial number 4901) (Clarke & Gorley, 2015). Graphical outputs were constructed using the free software platform of *R Core Team* (2013) and Primer-e v7.0.13.

To determine the contribution of species to coral assemblages in each zone through time, we conducted a two-way similarity percentage analysis (SIMPER) for zones by time period, based on Bray–Curtis similarity measures of transformed square-root matrix of abundance data, making a 70% cut-off for low contributions (Clarke & Warwick, 1994; Clarke et al., 2014). To evaluate changes in diversity we conducted a PERMANOVA and PERMDISP tests on the basis of a Jaccard transformed data matrix using previously transformed to Presence/Absence data. PERMDISP test on the basis of Jaccard matrix has been reported as a reliable test to identify changes in beta-diversity (Anderson, 2006; Anderson, Ellingsen & McArdle, 2006). Shade plots were created to visualize the relative contribution of all surveyed coral species to the assemblages of each geomorphic zone before the 1990s and in 2019.

To compare coral assemblages between geomorphic zones we performed two pairwise PERMANOVA tests for zones by time period, based on Bray–Curtis similarity measures of transformed square-root matrix of abundance data and in Jaccard matrix of presence-absence. To evaluate changes in coral communities of the two zones through time, we performed a two-way crossed permutational analysis (PERMANOVA) of the Bray–Curtis matrix under an orthogonal design of two fixed factors: time, with three levels (1979, 1985 and 2019), and zone, with two levels (RF and CG). Additionally, for the factor year, we designated two linear contrasts: C1 (1979 vs 1985) and C2 (1979 and 1985 vs 2019). Linear contrast is a statistical procedure that allows comparing different sub-sets of data, whereas other sub-sets can be excluded from the comparison. Search for the possibility of pooling the data subsets from 1979 and 1985 stemmed from the previous knowledge that the 1990s decade is considered a turnover moment for coral reefs worldwide, including Punta Maroma reef (Odériz et al., 2014). Therefore, we expected no differences between those data whereas the pooling process leads to a balanced design in further analysis of periods of interest. The test was done using permutation of residuals under a reduced model and Type III (partial Square Sums) in 9,999 permutations (Anderson, 2001, 2017; Anderson & Braak, 2003). To measure and test the homogeneity of multivariate dispersions of data, we performed a non-parametric permutational analysis of multivariate dispersions (PERMDISP), along with pairwise comparisons of Bray–Curtis matrix of similarities. PERMDISP was performed on the basis of distances to centroids, with *P*-values obtained using permutations (*P* (perm)) and 9,999 permutations, giving the best overall results expected in terms of type I error and power (Anderson, 2006). The results are presented in a Principal coordinates analysis (PCO; (Torgerson, 1958; Gower, 1966)) constructed by calculating the distances between samples in a transformed Bray–Curtis similarity merged matrix of previously standardized



**Figure 2** Box Plots of Coral colony densities in reef-front (A) and coral-ground (B) zones in 2019. Box Plots (C) and (D) show Live coral coverage in reef front and coral-ground zones respectively before the 1990s, by accretion-functional groups, coral morphology and geomorphic zone in two reef zones at Punta Maroma reef. For the period before 1990s (C and D), data from 1979 and 1985 were pooled together. The bottom and top of the box are the first and third quartiles, respectively, the black line inside the box is the median. Whiskers are the lowest datum still within 1.5 times that of the lower quartile and the highest datum still within 1.5 times that of the upper quartile. RF: Reef front, or accretionary zone, CG: Coral-ground or non-accretionary zone; key spp.: key “reef-building” species; non-accretionary: less influential species for accretion processes. [Full-size !\[\]\(0c0f8cc6eca4f663c17a652926046967\_img.jpg\) DOI: 10.7717/peerj.10103/fig-2](https://doi.org/10.7717/peerj.10103/fig-2)

and square-root transformed relative abundances matrices, for both periods in time. Pearson correlation coefficients of selected taxa were superimposed over the PCO as vectors to indicate the taxa that most strongly contributed to reef community variation. The taxa selected were derived from a similarity percentage breakdown (SIMPER) analysis of the characteristic and distinguishing reef taxa.

## RESULTS

### Contemporary assemblages

In 2019, we identified and measured 724 coral colonies in the RF zone and 732 colonies in the CG zone, resulting in coral densities of 2.41 0.89 and 2.44 0.95 col·m<sup>-2</sup> respectively (Figs. 2A and 2B). In the RF zone, coral colonies belong to 23 species of 13 genera, and five species account for 89.4% of the colonies in the sample: *Porites astreoides* (55.7%), *Agaricia agaricites* (11.9%), *Siderastrea siderea* (9.4%), *Agaricia tenuifolia* (6.9%), and

**Table 1** Coral species and number of colonies recorded in two geomorphic zones at Punta Maroma reef seascape before 1990s and in 2019. Coral species are classified according to their growth morphology (Darling et al., 2012). CG: Coral-ground zone, RF: Reef front zone of the fringing reef. Key reef-building spp.: large “reef-building” species, Non-accretional Spp.: less influential species for accretion processes.

Accretion potential of species and Colony morphology	Species richness	Before 1990s		Species richness		2019	
		RF	CG	RF	CG	RF	CG
<b>Key reef-building Spp.</b>							
<b>Massive:</b>	4	11	26	7		78	253
<i>Colpophyllia natans</i> , <i>Diploria labyrinthiformis</i> , <i>Montastraea cavernosa</i> , <i>M. annularis</i> spp. Complex ( <i>Orbicella faveolata</i> , <i>O. annularis</i> ), <i>Pseudodiploria. strigosa</i> , <i>Siderastrea siderea</i> .							
<b>Branching:</b>	2	16	5	3		15	5
<i>Acropora palmata</i> , <i>A. cervicornis</i> , <i>A. prolifera</i>							
<b>Non-accretional Spp.</b>							
<b>Small massive:</b>	9	10	26	6		408	136
<i>Solenastrea bournoni</i> , <i>Isophyllia rigida</i> , <i>Favia fragum</i> , <i>Dichocoenia stokesii</i> , <i>Meandrina meandrites</i> , <i>Porites astreoides</i>							
<b>Sub-massive or encrusting:</b>	3	11	14	3		121	254
<i>Agaricia agaricites</i> , <i>S. radians</i> , <i>Stephanocoenia intersepta</i>							
<b>Digitates:</b>	2	3	0	3		49	50
<i>Porites porites</i> , <i>P. furcata</i> , <i>P. divaricata</i>							
<b>Foliaceous:</b>	1	7	0	5		53	34
<i>Agaricia fragilis</i> , <i>A. humilis</i> , <i>A. tenuifolia</i> , <i>A. lamarcki</i> , <i>Helioseris cucullata</i> , <i>Mycetophyllia lamarckiana</i>							
<b>Total number of colonies by zone</b>		<b>55</b>	<b>74</b>			<b>724</b>	<b>732</b>

*Porites porites* (5.5%); the other 18 species represent the remaining 10.6% of the sample, with none representing over 5% (Table 1). In the CG zone, coral colonies belong to 23 species of 16 genera, and five species account for 81.5% of the sample: *A. agaricites* (32.5%), *P. astreoides* (15.8%), *Montastraea cavernosa* (10.2%), *S. siderea* (16.4%), and *P. porites* (6.4%). The coral species that are considered to contribute most to reef accretion (Acroporids and some massive forms) represent 35% of colonies in the non-accretionary CG zone, whereas they represent only 12.8% in the RF zone with the species *Acropora palmata* represented by a minimal number of individuals. In both zones combined, these “key” reef builders represent 23.9% of all colonies.

Coral colony sizes in both the RF and CG zones are predominantly small, independent of their morphology (mean =  $17.9 \pm 14.7$  cm in the RF and  $19.3 \pm 15.4$  cm in the CG) (Data S1A and S1B), with only 2.5% of them having diameters larger than 50 cm in both zones. Additionally, coral colonies of all morphologies have low heights in both zones (mean =  $6.5 \pm 8.0$  cm in the RF and  $10.8 \pm 11.1$  cm in the CG). Corals with massive and sub-massive encrusting morphologies dominate both zones contributing 83.8% of the colonies in the RF and 87.8% in the CG (Fig. 2A), but the identity of the dominant species differs, with the small massive *P. astreoides* dominating in the RF zone and the sub-massive

encruster *A. agaricites* in the CG zone. The SIMPER test shows the groups of species that co-occur between transects (Data S2), and indicates that four species have a high degree of overlap within the CG zone: *A. agaricites*, *S. siderea*, *P. astreoides*, and *M. cavernosa* (Average similarity: 70.7), whereas in the RF zone three species overlap: *P. astreoides*, *A. agaricites* and *S. siderea* (Average similarity: 58.4).

### Historical assemblages

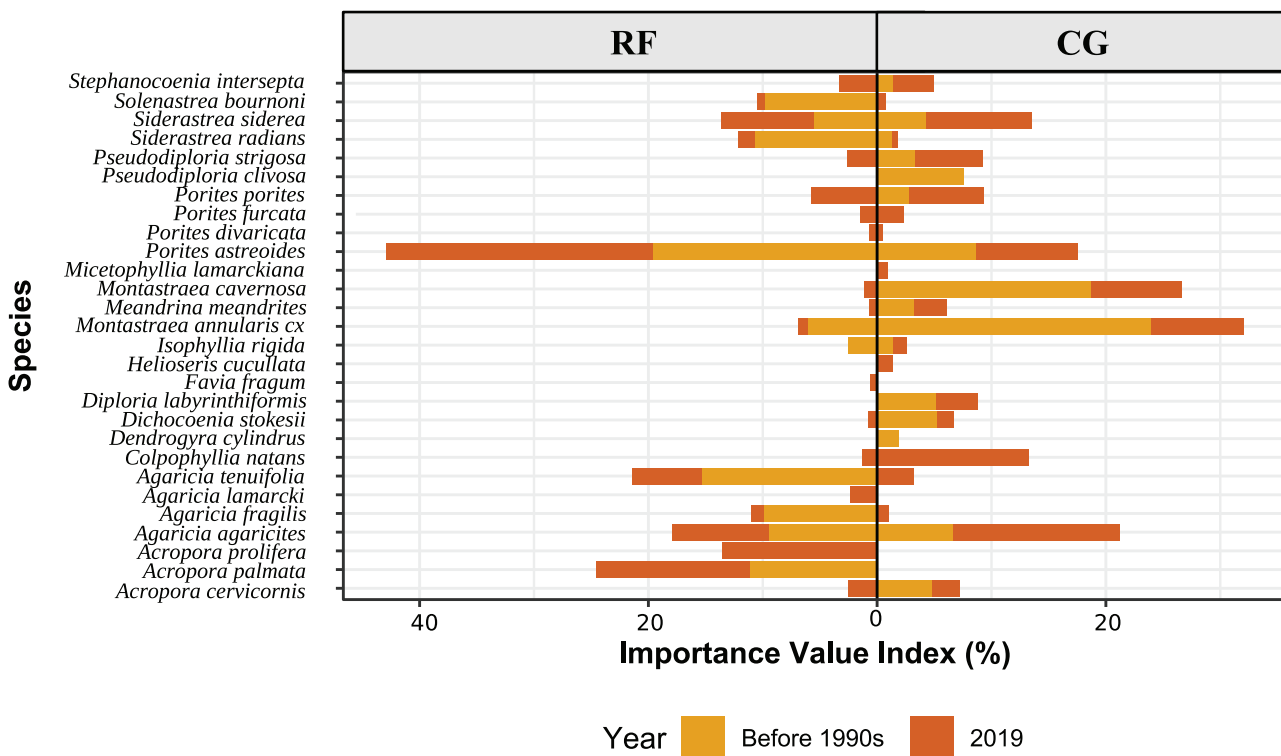
Historically, all coral morphologies had higher coral coverage in the RF zone than in the CG zone; the RF zone showed a dominance of branching morphologies and the CG zone a dominance of massive ones (Table 1; Figs. 2C and 2D). The SIMPER test for historical data shows three species overlapped in the RF zone: *Ac. palmata*, *Acropora cervicornis*, and *Ag. tenuifolia* (Average similarity: 52.8) and five in the CG zone: *M. cavernosa*, *Dichocoenia stokesii*, *S. siderea*, *Ag. agaricites*, and *Orbicella* complex (Average similarity: 42.6) (Data S1). In the RF zone, *Ag. tenuifolia* and *Ac. palmata* accounted for the largest live coral coverage (30.0% and 23.3% respectively), and in the CG zone the dominant species were *Orbicella* species and *M. cavernosa* (12.6% and 9.2% respectively, Table 1). In 1985, the average diameter maximum of coral colonies (mean =  $42.1 \pm 24.4$  cm) was more than double of those in 2019 (mean =  $18.6 \pm 3.2$  cm, Data S1A).

According to the Importance Value Index, the main species in the RF zone in 1985 were *P. astreoides*, *Ag. tenuifolia* and *Ac. palmata* and in 2019 they were *P. astreoides*, *Acropora prolifera* and *Ac. palmata*. The main species in the CG zone in 1985 were *Orbicella* species, *M. cavernosa*, *P. astreoides* and *Pseudodiploria clivosa*, and in 2019 they were *Ag. agaricites*, *Colpophilia natans* and *S. siderea*. So in RF zone, the relative importance of *Ac. palmata* and *P. astreoides* increased in time whereas that of *Ag. tenuifolia* decreased, and in CG zone the dominant species were replaced (Fig. 3; Data S3).

### Comparative analysis of coral communities

Coral assemblage of the CG zone underwent significant changes in beta diversity (PERMDISP, Jaccard matrix,  $F_c: 4.59$ ,  $P(\text{perm}) < 0.01$ ; Table 2; Data S4A), as shown in the shade plot (Fig. 4). Changes in the coral community composition of the two zones and heterogeneity in species distribution were analyzed using a two-way crossed (orthogonal) PERMANOVA. This shows strong balanced effect of zone- and time-factors over coral assemblages ( $P < 0.001$  for each test; Estimates of components of variations: 1155.5 and 1105.5 respectively; Data S4B). The test indicates a statistically significant interaction in the effects of zone and time ( $P < 0.001$ ), although the combined effect was lower (Estimates of components of variations: 390.9). Linear contrasts indicate that the effect of time was relevant when comparing 2019 vs before 1990s although there was an effect of zonation. A posteriori PERMANOVA pairwise test for both zone- and time-factors vs the zone factor, shows that the average similarity between FR and CG groups is 52.6 (Table 2; Data S4B).

These differences in abundance and composition of coral assemblages for the two zones through time are mirrored in a Principal Coordinates Analysis (PCO) ordination procedures (Fig. 5; Data S5), which shows that *A. agaricites*, *S. siderea*, *M. cavernosa*, and



**Figure 3** Ecological Importance Value Index of coral species by geomorphic zones in Punta Maroma reef before 1990s (based on 1985 data) and in 2019. The index is based on the relative abundance, frequency and spatial contribution of each species with respect to the coral assemblage. The x axis represents the importance value index (IVI) in percentages and the y axis lists the coral species by it scientific accepted names. RF: Reef front, CG: coral-ground. [Full-size DOI: 10.7717/peerj.10103/fig-3](https://doi.org/10.7717/peerj.10103/fig-3)

*P. astreoides* have a strong negative relationship with the PCO1 axis (indicative of 2019 sites), while *Ag. agaricites*, *S. siderea* and *Ac. cervicornis* are neutrally related to the PCO2 axis. However, the main reef builders (acroporids and orbicellids) are strongly and positively related to the PCO1 axis (indicative of the period before 1990s), with *A. palmata* being positively related to RF zone before 1990s, whereas species of *M. annularis* spp. complex are related to CG zone (Fig. 5). Other species, such as *M. cavernosa*, *D. stokesii*, and *P. strigosa*, have strong negative relationships with negative sections of both axes (indicative of the CG zone). The two main axes of PCO based on abundance data reflect 35.8% (PCO1) and 24% (PCO2) of the variability inherent in the resemblance matrix. However, in the PCO based on Presence/absence data (Data S5), less of the variability inherent in the resemblance matrix is reflected by the two main axes 28.1% and 16.8% respectively.

A posteriori pairwise PERMDISP test highlights that the RF zone conserve a homogeneous dispersion in variances before 1990s and 2019 data, whereas the CG zone shows heterogeneity in variance of data (*P* (tables): 0.59 and < 0.01 respectively; Data S4C). Therefore, the analyses indicate changes between period before 1990s and 2019 in the





**Figure 4** Comparison of the contemporary and historical abundance for each species at transect level. Color shaded plots of fourth root transformed species abundance (rows) by transect (columns) and zone (A and B: reef front RF and coral-ground, CG respectively for contemporary (2019) and (C and D): reef front, RF and coral-ground, CG for historical (before 1990s) data). (A) The (ribbon) colored scale is shown in the key with back-transformed counts where white squares indicate zero counts or species accounting for 5% or less of the total abundance. The x axis represents the transect depth (in meters) of n-samples. The y axis represents coral species. [Full-size !\[\]\(9d188a796ceef961be962a3cd4b57b68\_img.jpg\) DOI: 10.7717/peerj.10103/fig-4](https://doi.org/10.7717/peerj.10103/fig-4)

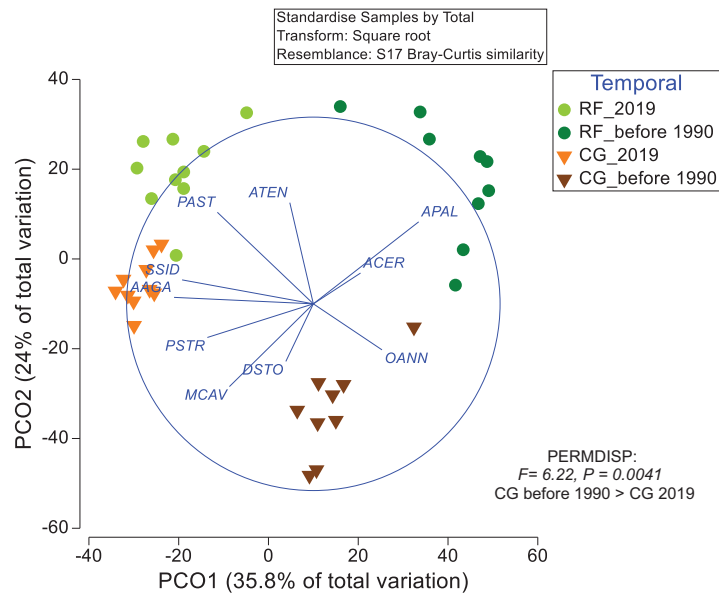
**Table 2 Results of PERMANOVA and PERMDISP tests.** A synthesis of data transformation and pre-treatment procedure is presented for abundance and diversity data analyses. Bold font indicates statistically-significant differences (pairwise tests) or statistically significant interaction in the effects of factors. C1: Contrast analysis of factor year comparing 1979 vs. 1985; C2: Contrast analysis of factor year comparing pooled (1979/1985) vs. 2019; LIT: line intercept transect, BT: belt transect, CG: Coral-ground zone, RF: Reef front zone of the fringing reef; Some tests are highlighted with an (\*) because the potential effect of data pooling in the test result (see section “Method” biases and uncertainties and Discussion for more information).

<b>Raw data type</b>	1979 and 1985: Relative abundance (live coral coverage %) 2019: Absolute abundance (number of individuals)					
<b>Primary transform</b>	1979 and 1985: Standardize by total sample 2019: standardize by total sample					
<b>Analysis</b>	<b>Abundance</b>			<b>Diversity</b>		
Overall transform	Square root of standardized data			Presence-absence		
Resemblance	Bray-Curtis similarities matrix			Jaccard similarities matrix		
<b>Two-ways PERMANOVA</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P (perm)</b>	<b>P (MC)</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P (perm)</b>	<b>P (MC)</b>
<b>Factor Year (3 levels: 1979, 1985, 2019)</b>	13.77	<0.01*	<0.01*	5.45	<0.01	<0.01
C1: Contrast 1979 vs 1985 (LIT)	2.12	0.09	0.13	1.59	0.12	0.15
C2: Contrast (1979/1985) vs 2019 (LIT vs BT)	23.23	<0.01*	<0.01*	8.90	<0.01	<0.01
<b>Factor Zone (2 levels: RF, CG)</b>	18.27	<0.01	<0.01	11.15	<0.01	<0.01
<b>Factor Year × Zone</b>	3.16	<0.01	<0.01	1.86	<0.01	0.02
C1: RF/CG 1979 vs RF/CG 1985 (LIT)	1.18	0.46	0.41	0.78	0.66	0.59
C2: RF/CG (79/85) vs RF/CG 2019 (LIT vs BT)	4.49	<0.01*	<0.01*	2.77	<0.01	<0.01
<b>PERMANOVA (pair-wise tests)</b>	<b>t</b>	<b>P (perm)</b>		<b>t</b>	<b>P (perm)</b>	
RF 1979 vs CG 1979 (LIT)	2.95	<0.01	<0.01	2.25	0.07	0.03
RF 1985 vs CG 1985 (LIT)	2.12	0.03	0.02	1.97	0.03	0.02
RF 2019 vs CG 2019 (LIT)	2.93	<0.01	<0.01	2.05	<0.01	0.01
<b>PERMDISP (pair-wise tests)</b>						
C2: CG (79/85) vs CG 2019 (LIT vs BT)	6.22	<0.01*		4.59	<0.01	
C2: RF (79/85) vs RF 2019 (LIT vs BT)	0.08	0.95		0.96	0.39	

composition of both zones (PERMANOVA) and in the variance of sample distribution (PERMDISP) in the CG zone.

## DISCUSSION

Regrettably, like in other Caribbean reefs, coral assemblages covering the reefal seascape at Punta Maroma have declined markedly in the past 35 years. Prior to the 1990s, there was a clear differentiation of coral assemblages between the shallow reef front (RF) and the deeper coral-ground (CG), with the former having higher presence of *Acropora* spp. and *Ag. tenuifolia*, and the latter with higher presence of small massive species such as *M. cavernosa*, *S. siderea*, *D. stokesii* and *Ag. agaricites*. These coral assemblages had become more homogeneous in abundance and species composition, with similarity among zones rising from 21.49%, before the 1990s, to 48.32%, by 2019 (Data S4B). Furthermore, by 2019, both the accretionary RF and the non accretionary CG community had the same coral species richness ( $S = 23$ ), roughly the same colony density (2.4 per  $m^2$ ) and were



**Figure 5** Principal Component Analysis (PCO) derived from the Bray–Curtis similarity matrix constructed using a fourth root transformed matrix of standardized abundances of scleractinian coral species in two sampling zones at Punta Maroma reef seascape before 1990s and in 2019: a frontal zone of a fringing reef (RF) and a coral-ground (CG) zone. Vectors visualize, through Pearson correlation coefficient, the potential monotonic relationship between the species accounting for 70% of total abundances and ordination axes a PCO. AAGA: *Ag. agaricites*, ATEN: *Ag. tenuifolia*, ACER: *Ac. cervicornis*, APAL: *Ac. palmata*, DSTO: *D. stokesii*, MCAV: *M. cavernosa*, OANN CX: *Orbicella* spp. complex, PAST: *Po. astreoides*, PSTR: *Ps. strigosa*, SSID: *S. siderea*.

Full-size DOI: 10.7717/peerj.10103/fig-5

dominated by small colonies (<20 cm) of *S. siderea*, *P. astreoides*, *Ag. agaricites*, and *P. porites*. However, according to the Index Value of Importance (IVI), reef builders like *Ac. palmata* conserved its high ecological value in the RF zone, despite its reduction in abundance through time, and the *Orbicella* (formerly *Montastrea*) reef-building group has a high value in the CG zone through time, despite the fact that this is a non-accretionary zone.

Reductions of live coral cover and decline in the abundance of large key reef-building species have been reported from other Caribbean reefs, together with the increase in the similarity of the coral assemblages and concomitant decrease in the visual difference amongst shallow adjacent coral-reef zones (Gardner et al., 2003; Jackson et al., 2014). Although the boundaries between these reef communities have often been defined by both biological and geological characteristics, these definitions have been inconsistent (e.g., ecozones in Fig. 1B). For example, Estrada-Saldívar et al. (2019) recently reported that similar ecological changes led to functional convergence and homogenization between back-reef and fore-reef sites along the north-east Yucatan, including the one at Punta Maroma. However they considered the RF and CG zones as a single “fore-reef” zone. A similar approach was followed by Jordan et al. (1981) to describe the windward zone of the entire Mexican Caribbean. Our findings show that on a more detailed scale,

however, this ecological homogenization is incomplete and that each geomorphic zone still retains differences. A good example are the PERMANOVA results of pairwise tests based on abundance data. Although these could be obscured by uncertainties related to the method bias and disparate nature of raw abundance metrics, differences are also supported by the sibling test based on presence-absence data, which is more reliable. Furthermore the homogenization of colony sizes by 2019 imply that the absolute-abundance data could be used as an estimate of coral coverage. Further indication that abundance values are involved are the lower levels of variability in the resemblance matrix illustrated by PCO axes in the presence/absence version compared to the sibling PCO axes in abundance. Thus, we show that changes in beta-biodiversity identified by biodiversity analysis are partially responsible for the main temporal differences. It may be that this “partial” homogenization results from a convergence in species succession within each geomorphic zone, as reported on other Caribbean reefs (Curran *et al.*, 1995; Aronson & Precht, 1997).

As highlighted by the statistical analysis, ecological differences in species distribution and their relative importance between adjacent geomorphic zones may be related to long-term environmental processes. Despite changes in community structure, the RF zone still has an irregular substrate, with stumps of dead *A. palmata* and several acroporid spur-and-groove sets that slope up to the crest, and the CG zone is still a flat undulating rocky terrace crossed by shallow furrows and coral veneered ridges. These conditions favor the persistence of sediment-tolerant species, like *M. cavernosa*, *A. agaricites* (Lasker, 1980; Erfemeijer *et al.*, 2012) and *S. siderea* in the CG zone, whereas in the RF zone the higher dominance of *P. astreoides*, which colonized space vacated by *A. palmata* may be a successional stage following disturbance. If this interpretation is correct then it highlights the importance of long-term adaptive responses of coral species to geomorphic substrates.

Although retaining some of their geomorphic character, these once easy to differentiate geomorphic zones are now more difficult to separate based on coral cover or other ecological indices. This difficulty stems from the functional loss of major reef builders such as Acroporids (e.g., *A. palmata*, *A. cervicornis*) which are largely responsible for long-term accretion in shallow Caribbean reefs (Macintyre & Glynn, 1976; Blanchon *et al.*, 2017; Toth *et al.*, 2019). These losses were likely driven by multiple strikes from major Hurricanes that crossed the study area (Allen in 1980; Gilbert in 1988; Emily in 2005 and Wilma in 2005), and their coincident timing with white band/pox epidemics that were decimating acroporids elsewhere (Gladfelter, 1982; Lewis, 1984; Aronson & Precht, 2001; Bruckner, 2002). Although there is debate over the proximate cause (hurricanes vs disease outbreaks) the result was the same: a partial convergence of shallow coral communities with a concomitant structural deterioration (Jackson *et al.*, 2014; Elliff & Silva, 2017). At Punta Maroma the largest decline in Acropids had taken place by the mid-1980s, and no additional evidence of large-scale species succession has been reported since, although disturbances have not decreased (Nyström, Folke & Moberg, 2000; Schutte, Selig & Bruno, 2010; Graham, Nash & Kool, 2011; Rioja-Nieto & Álvarez-Filip, 2019). This rapid decline at Punta Maroma is likely related to a regional species succession stemming from the widespread mortality of *A. palmata* and *A. cervicornis*, and their

replacement by more successful representatives of the Agariciidae and Poritidae, as reported previously [Aronson & Precht \(2001\)](#).

The rapid transition to a partially homogenized coral community at Punta Maroma today is inconsistent with the reef's Holocene record, implying the importance of these changes for the future accretion potential of the reef. But assessing the contribution of key reef-building species, such as *A. palmata*, in this accretion process based on their current ecological condition is a challenging exercise which depends on the type of ecological indicator used. Analysis of changes in species abundance and composition on a relatively short time-scale indicates a reduction in its contribution and an inferred loss in accretion potential. However, more complex measures than relative abundance, like the IVI analysis, indicates that some acroporids have retained their relative importance, highlighting the important contribution of this species to reef accretion. This is because the IVI includes other data such as colony size in addition to species abundances, and so gives a more complete picture. Nevertheless, such indices may still not provide an accurate picture of which species is important for accretion. For example, relative abundance data indicate that the CG zone now has more reef-building species, implying a higher accretion potential, despite the fact that CG zone has been repeatedly reported as non-accretional one ([Rodríguez-Martínez et al., 2011](#); [Blanchon et al., 2017](#)). As a consequence, even the best-suited ecological indices of reef-accretion potential may not give accurate estimates unless the geomorphic context of coral communities is considered in more detail. Furthermore, although ecological studies may provide a detailed snapshot of historical timescales, they may not be fully representative of the long-term development in complex geomorphologically zoned reef structures ([Aronson & Precht, 1997](#); [Bellwood et al., 2004](#); [Bruckner, 2012](#)). For example, [Vallès, Oxenford & Henderson \(2019\)](#) recently demonstrate that each reef type has its own pattern of coral coverage and that between reef types there are differences not related to method bias. Similarly, intrinsic ecological patterns can also be identified with more detailed scrutiny of the geomorphic zonation because, as we have shown here, differences occur not just in coral coverage but in the taxonomic groups. Thus, by using geomorphic zones and other than coral coverage metrics, our results suggest the presence of within reef types (additional to those among reef types) ecological patterns.

Finally, the ecological dynamics of reef-building communities raises an interesting question about how they create geological structures over thousands of years. Ecological assessments assume that reef accretion potential is a function of the carbonate production rate of the site (gross production of primary and secondary producers less gross erosion of bioeroders ([Perry & Morgan, 2017](#))), and therefore this balance defines the persistence of reef structure. Whereas those core processes undoubtedly lead to accretion, other processes are poorly represented, like physical erosion and transport of coral skeletons by storm swell or hurricane, and the patchiness and species zonation inherent to biological processes ([Perry, 1999](#); [Purkis & Kohler, 2008](#)). Although it is challenging to incorporate physical erosion within the accretion potential estimates, geomorphic zonation is a more predictable factor with definable boundaries ([Blanchon, 2011](#)). Furthermore, the assumptions that reefs were always covered by dense coral thickets or

inhabited the same contemporary reef areas is questionable and ignores processes that exist outside of ecological timescales, for example, changes in sea level and the related processes of retrogradation or progradation of the reef structure (*Graus & Macintyre, 1989*). Indeed, little is known about the patterns of long-term accretion because geological reconstructions are largely two dimensional, deriving data from single drill holes or drill transects, and therefore assume accretion is a homogeneous process in space and time. It may be, for example, that accretion is heterogeneous in space and time and that some sections of a reef develop at different intervals, in different areas through time. In this case, some ecological conditions may not be representative of geological trends (*Jackson, 1992*).

## CONCLUSIONS

Over the last 40 years, coral assemblage data show that the two main windward geomorphic zones at Punta Maroma have maintained ecologic and benthic differences, implying that physical environmental drivers continue to exert a fundamental control on this reefal seascape. As a consequence, we suggest that a consideration of geomorphic zonation is a fundamental prerequisite for determining the accretion potential of entire reef systems. These results also indicate that there has been a partial homogenization of coral assemblages over that interval involving the loss of key reef-building species, which has raised concern about future accretion potential and the role of reef structures for coastal services. However, by considering the more detailed changes between geomorphic zones, our data do not rule out the possibility that accretion may in-fact be heterogeneous in space and time and that present-day coral communities may be the result of successional failure induced by chronic anthropogenic disturbance related to mass tourism along the Mayan Riviera.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful with E. Perez-Cervantes and N. Estrada-Saldívar who participated in the coral surveys of 2019, and with L.M. Guzmán, A. González de la Parra and M. Sánchez who assisted in the survey of 1979 and 1985. I. Ortega, E.G. Islas Domínguez and F. Medellín assisted with data collection and logistics. Edlin Guerra Castro assisted greatly with multivariate statistical data analysis.

## ADDITIONAL INFORMATION AND DECLARATIONS

### Funding

Alexis E. Medina-Valmaseda was supported by a PhD scholarship (No. 666383) from CONACyT. Paul Blanchon was funded by the Mexican Council of Science and Technology (CONACyT, A1-S-18879) and the Universidad Nacional Autónoma de México (DGAPA/PAPIIT RN214819). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

### Grant Disclosures

The following grant information was disclosed by the authors:

CONACyT: 666383.

Mexican Council of Science and Technology (CONACyT): A1-S-18879.

Universidad Nacional Autónoma de México: DGAPA/PAPIIT RN214819.

### Competing Interests

The authors declare that they have no competing interests.

### Author Contributions

- Alexis Enrique Medina-Valmaseda conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.
- Rosa E. Rodríguez-Martínez analyzed the data, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.
- Lorenzo Alvarez-Filip performed the experiments, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.
- Eric Jordan-Dahlgren analyzed the data, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.
- Paul Blanchon conceived and designed the experiments, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, and approved the final draft.

### Field Study Permissions

The following information was supplied relating to field study approvals (i.e., approving body and any reference numbers):

This study did not involve the collection of samples or manipulation of the habitats, therefore a permit is not needed. However, we informed the authorities of Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONAMP) prior to conducting fieldwork as it is a requirement in order to carry out activities within MPA.

### Data Availability

The following information was supplied regarding data availability:

The raw data and code are available in the [Supplemental Files](#) and at GitHub: [https://github.com/AlexisMedina2019/Medina-Valmaseda\\_PeerJ\\_48068\\_Punta\\_Maroma\\_SuppData](https://github.com/AlexisMedina2019/Medina-Valmaseda_PeerJ_48068_Punta_Maroma_SuppData).

### Supplemental Information

Supplemental information for this article can be found online at <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.10103#supplemental-information>.

## REFERENCES

- Adey WH. 1975. The algal ridges and coral reefs of St. Croix: their structure and Holocene development. *Atoll Research Bulletin* 187:1–67 DOI 10.5479/si.00775630.187.1.

- Alvarez-Filip L, Carricart-Ganivet JP, Horta-Puga G, Iglesias-Prieto R. 2013. Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific Reports* 3(1):3486 DOI 10.1038/srep03486.
- Alvarez-Filip L, Dulvy NK, Gill JA, Côté IM, Watkinson AR. 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1669):3019–3025 DOI 10.1098/rspb.2009.0339.
- Alvarez-Filip L, Gill J, Dulvy N, Perry A, Watkinson A, Côté I. 2011. Drivers of region-wide declines in architectural complexity on Caribbean reefs. *Coral Reefs* 30(4):1051–1060 DOI 10.1007/s00338-011-0795-6.
- Anderson M, Braak CT. 2003. Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *Journal of Statistical Computation and Simulation* 73(2):85–113 DOI 10.1080/00949650215733.
- Anderson MJ. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26(1):32–46 DOI 10.1111/j.1442-9993.2001.01070.
- Anderson MJ. 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62(1):245–253 DOI 10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x.
- Anderson MJ. 2017. Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). *Wiley Statsref: Statistics Reference Online* 1–15 DOI 10.1002/9781118445112.stat07841.
- Anderson MJ, Ellingsen KE, McArdle BH. 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9(6):683–693 DOI 10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x.
- Aronson RB. 2006. Global change and biotic homogenization of coral reefs. In: *2006 Philadelphia Annual Meeting*.
- Aronson RB, Precht WF. 1997. Stasis, biological disturbance, and community structure of a Holocene coral reef. *Paleobiology* 23(3):326–346 DOI 10.1017/S0094837300019710.
- Aronson RB, Precht WF. 2001. White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. In: *The Ecology and Etiology of Newly Emerging Marine Diseases*. Springer, 25–38.
- Beals EW. 1984. Bray-curtis ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data. *Advances in Ecological Research* 14:1–55.
- Beenaerts N, Berghe EV. 2005. Comparative study of three transect methods to assess coral cover, richness and diversity. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* 4(1):29–38 DOI 10.4314/wiojms.v4i1.28471.
- Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nyström M. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429(6994):827–833 DOI 10.1038/nature02691.
- Blanchon P. 2011. Geomorphic zonation. In: Hopley D, ed. *Encyclopedia of Modern Coral Reefs*. Dordrecht: Springer, 469–486.
- Blanchon P, Jones B, Kalbfleisch W. 1997. Anatomy of a fringing reef around Grand Cayman; storm rubble, not coral framework. *Journal of Sedimentary Research* 67(1):1–16 DOI 10.1306/d42684d7-2b26-11d7-8648000102c1865d.
- Blanchon P, Richards S, Bernal JP, Cerdeira-Estrada S, Ibarra M, Corona-Martínez L, Martell-Dubois R. 2017. Retrograde accretion of a Caribbean fringing reef controlled by hurricanes and sea-level rise. *Frontiers in Earth Science* 5:78 DOI 10.3389/feart.2017.00078.
- Blanchon P, Shaw J. 1995. Reef drowning during the last deglaciation: evidence for catastrophic sea-level rise and ice-sheet collapse. *Geology* 23(1):4–8 DOI 10.1130/0091-7613(1995)023<0004:RDDTLD>2.3.CO;2.
- Bruckner AW. 2002. *Priorities for effective management of coral diseases*. Washington, D.C.: US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration.



- Bruckner AW. 2012.** Static measurements of the resilience of Caribbean coral populations. *Revista de Biología Tropical* **60**:39–57 DOI [10.15517/rbt.v60i0.19844](https://doi.org/10.15517/rbt.v60i0.19844).
- Budd AF, Nunes FL, Weil E, Pandolfi JM. 2012.** Polymorphism in a common Atlantic reef coral (*Montastraea cavernosa*) and its long-term evolutionary implications. *Evolutionary Ecology* **26**(2):265–290 DOI [10.1007/s10682-010-9460-8](https://doi.org/10.1007/s10682-010-9460-8).
- Burman SG, Aronson RB, Van Woosik R. 2012.** Biotic homogenization of coral assemblages along the Florida reef tract. *Marine Ecology Progress Series* **467**:89–96 DOI [10.3354/meps09950](https://doi.org/10.3354/meps09950).
- Chiappone M, Sullivan K. 1991.** A comparison of line transect versus linear percentage sampling for evaluating stony coral (Scleractinia and Milleporina) community similarity and area coverage on reefs of the central Bahamas. *Coral Reefs* **10**(3):139–154 DOI [10.1007/BF00572173](https://doi.org/10.1007/BF00572173).
- Clarke K, Gorley R. 2015.** *Getting started with primer v7. PRIMER-E: Plymouth.* Plymouth: Plymouth Marine Laboratory, 20.
- Clarke K, Warwick R. 1994.** Similarity-based testing for community pattern: the two-way layout with no replication. *Marine Biology* **118**(1):167–176 DOI [10.1007/BF00699231](https://doi.org/10.1007/BF00699231).
- Clarke KR, Gorley R, Somerfield PJ, Warwick R. 2014.** *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation.* Devon: Primer-E Ltd.
- Courtney TA, Andersson AJ, Bates NR, Collins A, Cyronak T, De Putron SJ, Eyre BD, Garley R, Hochberg EJ, Johnson R, Musielewicz S, Noyes TJ, Sabine CL, Sutton AJ, Toncin J, Tribollet A. 2016.** Comparing chemistry and census-based estimates of net ecosystem calcification on a rim reef in Bermuda. *Frontiers in Marine Science* **3**:181 DOI [10.3389/fmars.2016.00181](https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00181).
- Curran H, Smith D, Meigs L, Pufall A, Greer M. 1995.** The health and short-term change of two coral patch reefs, Fernandez Bay, San Salvador Island, Bahamas. *Oceanographic Literature Review* **8**(42):674–675.
- Curtis JT, McIntosh RP. 1951.** An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* **32**(3):476–496 DOI [10.2307/1931725](https://doi.org/10.2307/1931725).
- Done T. 2011.** *Coral reef, definition.* Dordrecht: Springer, 261–267.
- Elliff CI, Silva IR. 2017.** Coral reefs as the first line of defense: shoreline protection in face of climate change. *Marine Environmental Research* **127**:148–154 DOI [10.1016/j.marenvres.2017.03.007](https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.03.007).
- Ertemeijer PL, Riegl B, Hoeksema BW, Todd PA. 2012.** Environmental impacts of dredging and other sediment disturbances on corals: a review. *Marine Pollution Bulletin* **64**(9):1737–1765 DOI [10.1016/j.marpolbul.2012.05.008](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.05.008).
- Estrada-Saldívar N, Jordán-Dalhgren E, Rodríguez-Martínez RE, Perry C, Alvarez-Filip L. 2019.** Functional consequences of the long-term decline of reef-building corals in the Caribbean: evidence of across-reef functional convergence. *Royal Society Open Science* **6**(10):190298 DOI [10.1098/rsos.190298](https://doi.org/10.1098/rsos.190298).
- Fieberg JR, Vitense K, Johnson DH. 2020.** Resampling-based methods for biologists. *PeerJ* **8**(2):e9089 DOI [10.7717/peerj.9089](https://doi.org/10.7717/peerj.9089).
- Finol Urdaneta H. 1971.** Nuevos parámetros a considerarse en el análisis estructural de las selvas vírgenes tropicales. *Revista Forestal Venezolana* **14**(21):29–42 DOI [10.1098/rsos.190298](https://doi.org/10.1098/rsos.190298).
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR. 2003.** Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science* **301**(5635):958–960 DOI [10.1126/science.1086050](https://doi.org/10.1126/science.1086050).
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR. 2005.** Hurricanes and Caribbean coral reefs: impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. *Ecology* **86**(1):174–184 DOI [10.1890/04-0141](https://doi.org/10.1890/04-0141).

- Geister J. 1977.** The influence of wave exposure on the ecological zonation of Caribbean coral reefs. In: *Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium*. Vol. 1. 23–29.
- Geister J. 1980.** Calm-water reefs and rough-water reefs of the Caribbean Pleistocene. *Acta Palaeontologica Polonica* **25**(3–4):541–556.
- Gischler E. 2006.** Comment on “corrected western Atlantic sea-level curve for the last 11,000 years based on calibrated 14 C dates from *Acropora palmata* framework and intertidal mangrove peat” by Toscano and Macintyre. *Coral Reefs* **22**:257–270 (2003), and their response in coral reefs **24**:187–190 (2005). *Coral Reefs* **25**(2):273–279 DOI [10.1007/s00338-006-0101-1](https://doi.org/10.1007/s00338-006-0101-1).
- Gladfelter WB. 1982.** White-band disease in *Acropora palmata*: implications for the structure and growth of shallow reefs. *Bulletin of Marine Science* **32**(2):639–643 DOI [10.1007/978-94-017-3284-02](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3284-02).
- Gleason HA. 1922.** On the relation between species and area. *Ecology* **3**(2):158–162 DOI [10.2307/1929150](https://doi.org/10.2307/1929150).
- González-Barríos FJ, Álvarez Filip L. 2018.** A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Ecological Indicators* **95**:877–886 DOI [10.1016/j.ecolind.2018.08.038](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.08.038).
- Goreau TF. 1959.** The Ecology of Jamaican Coral Reefs I. Species Composition and Zonation. *Ecology* **40**(1):67–90 DOI [10.2307/1929924](https://doi.org/10.2307/1929924).
- Gower JC. 1966.** Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* **53**(3–4):325–338 DOI [10.1093/biomet/53.3-4.325](https://doi.org/10.1093/biomet/53.3-4.325).
- Graham N, Nash K, Kool J. 2011.** Coral reef recovery dynamics in a changing world. *Coral Reefs* **30**(2):283–294 DOI [10.1007/s00338-010-0717-z](https://doi.org/10.1007/s00338-010-0717-z).
- Graus RR, Macintyre IG. 1989.** The zonation patterns of Caribbean coral reefs as controlled by wave and light energy input, bathymetric setting and reef morphology: computer simulation experiments. *Coral Reefs* **8**(1):9–18 DOI [10.1007/BF00304687](https://doi.org/10.1007/BF00304687).
- Greenstein BJ. 2007.** Taphonomy: detecting critical events in fossil reef-coral assemblages. In: *Geological Approaches to Coral Reef Ecology*. Springer, 31–60.
- Huston M. 1985.** Patterns of species diversity on coral reefs. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**(1):149–177 DOI [10.1146/annurev.es.16.110185.001053](https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.001053).
- Jackson J, Donovan M, Cramer K, Lam L. 2014.** *Status and Trends of Caribbean Coral Reefs-1970-2012-2014 Caribbean Coral Reefs-Status Report 1970-2012 (1)*. Caribbean: Global Coral Reef Monitoring Network, IUCN Gland.
- Jackson JBC. 1992.** Pleistocene perspectives on coral reef community structure. *American Zoologist* **32**(6):719–731 DOI [10.1093/icb/32.6.719](https://doi.org/10.1093/icb/32.6.719).
- Jokiel PL, Rodgers KS, Brown EK, Kenyon JC, Aeby G, Smith WR, Farrell F. 2015.** Comparison of methods used to estimate coral cover in the hawaiian islands. *PeerJ* **3**(5):e954 DOI [10.7717/peerj.954](https://doi.org/10.7717/peerj.954).
- Jordan E, Merino M, Moreno O, Martín E. 1981.** Community structure of coral reefs in the Mexican Caribbean. In: *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium*. Vol. 2. 303–308.
- Jordán-Dahlgren E. 1989.** Efecto de la morfología del sustrato en el desarrollo de la comunidad coralina. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* **16**:105–118.
- Kennedy D, Woodroffe C. 2002.** Fringing reef growth and morphology: a review. *Earth-Science Reviews* **57**(3–4):255–277 DOI [10.1016/S0012-8252\(01\)00077-0](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(01)00077-0).

- Khan NS, Ashe E, Horton BP, Dutton A, Kopp RE, Brocard G, Engelhart SE, Hill DF, Peltier W, Vane CH, Scatena FN. 2017. Drivers of Holocene sea-level change in the Caribbean. *Quaternary Science Reviews* 155:13–36 DOI 10.1016/j.quascirev.2016.08.032.
- Kikuchi RD, Leão Z. 1997. Rocas (Southwestern Equatorial Atlantic, Brazil): an atoll built primarily by coralline algae. In: *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*. Vol. 1. 731–736.
- Lange ID, Perry CT, Alvarez-Filip L. 2020. Carbonate budgets as indicators of functional reef health: a critical review of data underpinning census-based methods and current knowledge gaps. *Ecological Indicators* 110:105857 DOI 10.1016/j.ecolind.2019.105857.
- Lasker HR. 1980. Sediment rejection by reef corals: the roles of behavior and morphology in *Montastrea cavernosa* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 47(1):77–87 DOI 10.1016/0022-0981(80)90139-2.
- Lewis JB. 1984. The *Acropora* inheritance: a reinterpretation of the development of fringing reefs in Barbados, West Indies. *Coral Reefs* 3(3):117–122 DOI 10.1007/BF00301955.
- Macintyre I, Glynn P. 1976. Evolution of modern Caribbean fringing reef, Galeta Point, Panama. *AAPG Bulletin* 60(7):1054–1072 DOI 10.1306/c1ea3618-16c9-11d7-645000102c1865d.
- Manzello DP, Enochs IC, Kolodziej G, Carlton R, Valentino L. 2018. Resilience in carbonate production despite three coral bleaching events in 5 years on an inshore patch reef in the Florida Keys. *Marine Biology* 165(6):1–11 DOI 10.1007/s00227-018-3354-7.
- Nadon M-O, Stirling G. 2006. Field and simulation analyses of visual methods for sampling coral cover. *Coral Reefs* 25(2):177–185 DOI 10.1007/s00338-005-0074-5.
- Nyström M, Folke C, Moberg F. 2000. Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology & Evolution* 15(10):413–417 DOI 10.1016/S0169-5347(00)01948-0.
- Odériz I, Mendoza E, Leo C, Santoyo G, Silva R, Martínez R, Grey E, López R. 2014. An alternative solution to erosion problems at Punta Bete-Punta Maroma, Quintana Roo, Mexico: Conciliating tourism and nature. *Journal of Coastal Research* 71(Suppl. 1):75–85 DOI 10.2112/SI71-009.1.
- Ohlhorst SL, Liddell W, Taylor R, Taylor M. 1988. Evaluation of reef census techniques. In: *Sixth International Coral Reef Symposium*. Vol. 2. 319.
- Olden JD, Poff NL. 2003. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *American Naturalist* 162(4):442–460 DOI 10.1086/378212.
- Pandolfi JM, Connolly SR, Marshall DJ, Cohen AL. 2011. Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. *Science* 333(6041):418–422 DOI 10.1126/science.1204794.
- Perry C. 2011. Carbonate budgets and reef framework accumulation. In: *Encyclopedia of Modern Coral Reefs: Structure, Form and Process*. Dordrecht: Springer, 185–190.
- Perry C, Morgan K. 2017. Bleaching drives collapse in reef carbonate budgets and reef growth potential on southern Maldives reefs. *Scientific Reports* 7(1):40581 DOI 10.1038/srep40581.
- Perry CT. 1999. Reef framework preservation in four contrasting modern reef environments, Discovery Bay, Jamaica. *Journal of Coastal Research* 15(3):796–812 DOI 10.1038/ncomms2409.
- Perry CT, Alvarez-Filip L. 2019. Changing geo-ecological functions of coral reefs in the Anthropocene. *Functional Ecology* 33(6):976–988 DOI 10.1111/1365-2435.13247.
- Perry CT, Hepburn L. 2008. Syn-depositional alteration of coral reef framework through bioerosion, encrustation and cementation: taphonomic signatures of reef accretion and reef

- depositional events. *Earth-Science Reviews* **86**(1–4):106–144  
DOI [10.1016/j.earscirev.2007.08.006](https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2007.08.006).
- Perry CT, Murphy GN, Kench PS, Smithers SG, Edinger EN, Steneck RS, Mumby PJ. 2013.** Caribbean-wide decline in carbonate production threatens coral reef growth. *Nature Communications* **4**(1):1–7 DOI [10.1038/ncomms2409](https://doi.org/10.1038/ncomms2409).
- Purkis SJ, Kohler KE. 2008.** The role of topography in promoting fractal patchiness in a carbonate shelf landscape. *Coral Reefs* **27**(4):977–989 DOI [10.1007/s00338-008-0404-5](https://doi.org/10.1007/s00338-008-0404-5).
- R Core Team. 2013.** *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna: The R Foundation for Statistical Computing.
- Rasser M, Riegl B. 2002.** Holocene coral reef rubble and its binding agents. *Coral Reefs* **21**(1):57–72 DOI [10.1007/s00338-001-0206-5](https://doi.org/10.1007/s00338-001-0206-5).
- Rioja-Nieto R, Álvarez-Filip L. 2019.** Coral reef systems of the Mexican Caribbean: status, recent trends and conservation. *Marine Pollution Bulletin* **140**:616–625  
DOI [10.1016/j.marpolbul.2018.07.005](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.07.005).
- Rodríguez-Martínez RE, Jordan-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](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028461).
- Schutte VG, Selig ER, Bruno JF. 2010.** Regional spatio-temporal trends in Caribbean coral reef benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* **402**:115–122 DOI [10.3354/meps08438](https://doi.org/10.3354/meps08438).
- Torgerson WS. 1958.** *Theory and methods of scaling*. Hoboken: Wiley.
- Toscano MA, Macintyre IG. 2006.** Reply to Gischler E, Comment on Toscano and Macintyre (2005): corrected western Atlantic sea-level curve for the last 11,000 years based on calibrated 14 C dates from *Acropora palmata* framework and intertidal mangrove peat Coral Reefs **22**:257–270 (2003), and their response in Coral Reefs **24**:187–190 (2005). *Coral Reefs* **25**(2):281–286 DOI [10.1007/s00338-006-0102-0](https://doi.org/10.1007/s00338-006-0102-0).
- Toth LT, Stathakopoulos A, Kuffner IB, Ruzicka RR, Colella MA, Shinn EA. 2019.** The unprecedented loss of Florida’s reef-building corals and the emergence of a novel coral-reef assemblage. *Ecology* **100**(9):e02781 DOI [10.1002/ecy.2781](https://doi.org/10.1002/ecy.2781).
- Vallès H, Oxenford HA, Henderson A. 2019.** Switching between standard coral reef benthic monitoring protocols is complicated: proof of concept. *PeerJ* **7**(2):e8167  
DOI [10.7717/peerj.8167](https://doi.org/10.7717/peerj.8167).
- Zvuloni A, Artzy-Randrup Y, Stone L, Van Woesik R, Loya Y. 2008.** Ecological size-frequency distributions: how to prevent and correct biases in spatial sampling. *Limnology and Oceanography: Methods* **6**(3):144–153 DOI [10.4319/lom.2008.6.144](https://doi.org/10.4319/lom.2008.6.144).

## **Capítulo 5**

# **Patrones de desarrollo espacio-temporal a escalas geológicas para el arrecife de franja de Punta Maroma en el SAM**

**Patrones espacio-temporales del desarrollo geológico del  
arrecife de franja de Punta Maroma, Quintana Roo en el  
Atlántico Este**

### **Nota**

El estudio correspondiente a los patrones de desarrollo espacio-temporal a escalas geológicas para el arrecife de franja de Punta Maroma será objeto de un artículo ya en proceso de redacción pero que por razones de tiempo quedó fuera de la tesis en el formato actual.

## 5.1 Introducción

Los estudios ecológicos han demostrado que en los últimos 40 años muchos arrecifes del Caribe han experimentado un cambio de fase transitando desde un ecosistema dominado por corales a otro dominado por las macroalgas (Done, 1992; Hughes, 1994). Sin embargo, nuestra comprensión espacial de esos procesos ecológicos a mediano y largo plazo en los arrecifes modernos se basa en gran medida en estudios realizados sobre una misma sección de los arrecifes por años o décadas en aras de su replicabilidad. Pero la escala espacial de tales polígonos o secciones suele ser pequeña en relación con el tamaño y la variabilidad inherente a los sistemas arrecifales enteros que representan (McManus and Polsenberg, 2004). Tampoco se conoce con certeza si esos sitios de referencia son verdaderamente representativos del desarrollo del arrecife, o si ese desarrollo es espacialmente homogéneo o heterogéneo a escalas de cientos o miles de años. La suposición de que cualquiera de esos sitios en particular es representativo del desarrollo del arrecife es, por lo tanto, cuestionable en este contexto (Pandolfi et al., 2003). Hasta la fecha, tampoco existen estudios geológicos que hayan documentado la estructura interna de los arrecifes modernos con suficiente detalle como para determinar si el desarrollo de la estructura geológica arrecifal subyacente es homogéneo en el espacio y el tiempo. Esto se debe a que los estudios abocados a realizar reconstrucciones geológicas del desarrollo del arrecife también se basan en el supuesto teórico de que una única sección es representativa de ese desarrollo. Consecuentemente, en la conformación de los paradigmas del desarrollo arrecifal (Capítulo 1) tanto desde la perspectiva ecológica como geológica, ha dominado un enfoque que asume que el desarrollo de estos es homogéneo en las diferentes escalas espaciales y temporales.

La degradación y la desaparición de las comunidades de arrecifes poco profundas debido a causas antropogénicas se considera ampliamente como una amenaza para la respuesta de mantenimiento en el tiempo de los arrecifes y algunos estudios han demostrado que las crestas de arrecife degradadas están asociadas con la erosión de la costa (Sheppard et al., 2005). Sin embargo, un desarrollo geológico es-

parcialmente heterogéneo implicaría la existencia de mecanismos naturales de compensación, responsables de eventuales períodos de deterioro y recuperación involucrados en un desarrollo temporal desfasado del ecosistema de una misma estructura o incluso región y por consiguiente, ni los modelos estructurales ni las predicciones que se sustentan sobre las bases de un modelo de desarrollo espacial homogéneo pueden ser válidos para estimar procesos espaciales como la futura acreción y la respuesta de esos arrecifes.

## 5.2 Metodología

### 5.2.1 Área de estudio

El área de estudio se corresponde con un arrecife de franja de tipo cresta separado de la costa (*Coastal fringing reef crest type (Detached)*), la tipología morfométrica más común de arrecife somero según el sistema de clasificación propuesto por Blanchon y colaboradores (Capítulo 2). La estructura tiene una extensión aproximada de 4.5 km a lo largo de su cresta que divide casi simétricamente sus dos zonas principales, el arrecife posterior y el arrecife frontal ( $120.1 \pm 31.7$  y  $131.5 \pm 24.7$  m respectivamente). Según información procesada a partir de datos de información espacial para esa estructura disponibles en el producto GIS **Cobertura Bentónica del Ecosistema Arrecifal Coralino del Caribe Mexicano: Cabo Catoche - Xcalak. 2018** del geoportel de CONABIO ([Cerdeira-Estrada et al., 2018](#)), la cobertura espacial actual de la estructura (Figura 5.1) está dominada por macroalgas en su zona posterior y por tocones y cantos rodados en su zona frontal, estos últimos provenientes de restos de corales. La cobertura actual de corales constructores arrecifales, en contraste, es muy baja y varía a lo largo de la estructura. Según [Medina-Valmaseda et al. \(2020\)](#), las densidades actuales en promedio son inferiores a 15 individuos por cada 10 metros cuadrados y predominan los corales masivos pequeños y sub-masivos incrustantes, en particular de los géneros *Porites* (*P. astreoides*), *Siderastrea* (*S. siderea*) y *Agaricia* (*A. agaricites* y *A. tenuifolia*).

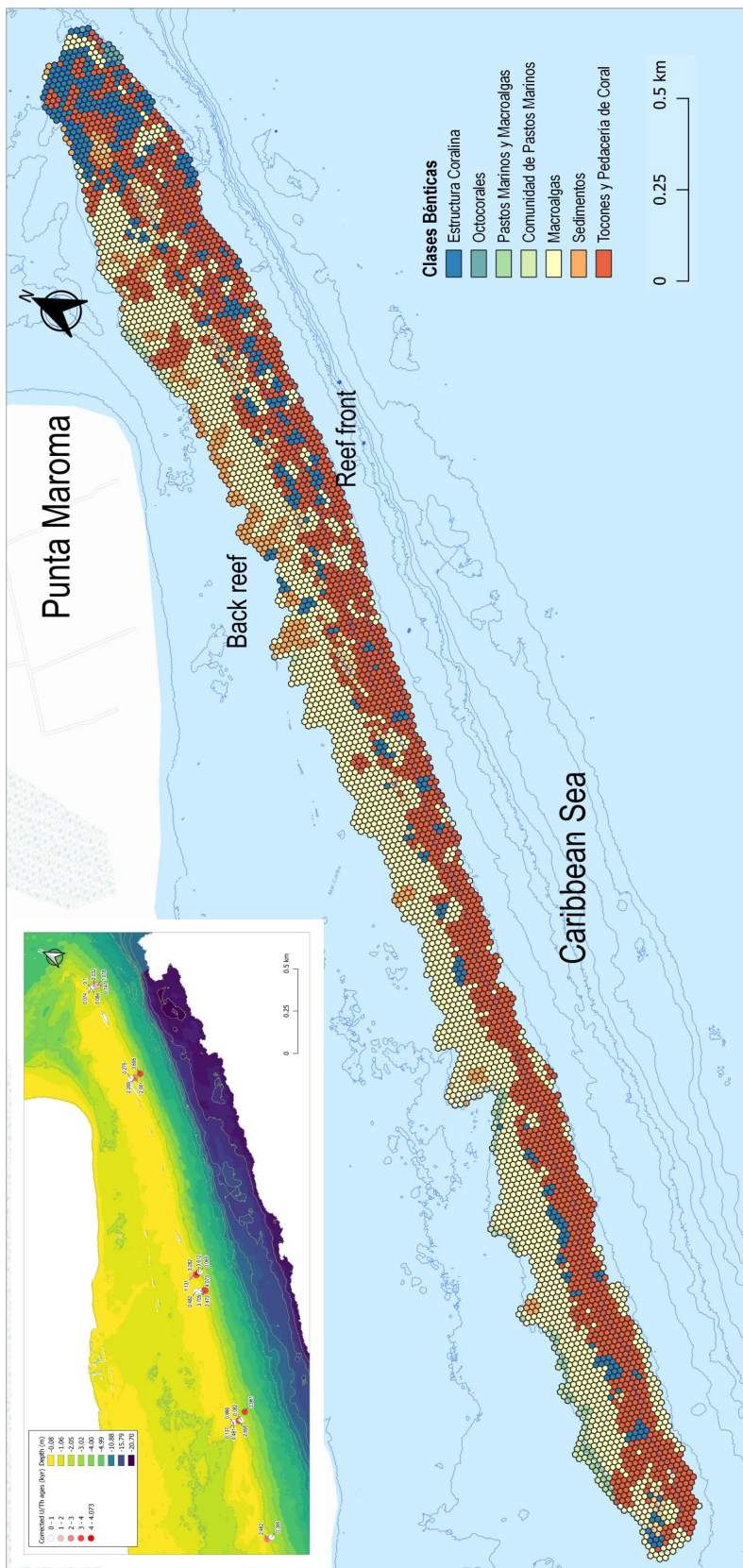


Figura 5.1: Distribución espacial de las principales clases benthicas de la estructura actual del arrecife de Punta Maroma (modificado del geo portal de CONABIO). Note la presencia dominante de tocones y pedacera de coral consistente con la hipótesis de un control en los procesos de acreción y crecimiento de la estructura arrecifal por ciclos de destrucción recuperación tras el impacto de huracanes y tormentas severas (Blanchon et al, 2017)



Desde la perspectiva geológica, el arrecife de Punta Maroma fue estudiado por [Blanchon et al. \(2017\)](#) utilizando información de corales fósiles extraídos a lo largo de un transecto único de perforación en el sector norte de la estructura. El estudio identificó que la estructura interna del arrecife está compuesta aproximadamente en un 90% por clastos de corales. Los fósiles fueron fechados utilizando el desequilibrio en la serie de decaimiento de  $^{238}\text{U}$  (Fechaamiento U-Th) por Uranio/Torio con edades entre 5.46 y 1.81 miles de años y su distribución espacial dentro del perfil arrecifal permitió a los autores sugerir que al menos en ese sector a lo largo de tiempos geológicos ocurrió un proceso de desplazamiento hacia la costa de la estructura (retrogradación) y en consecuencia, se sugirió que la estructura se ha desarrollado bajo el control de procesos reiterados de destrucción y regeneración controlados por el impacto del oleaje de tormentas severas y huracanes, congruente con un modelo de acreción controlado por estos disturbios. Adicionalmente, los autores plantearon la hipótesis de un crecimiento espacial de la estructura en varios de esos ciclos bajo el efecto combinado de este control con la elevación del nivel del mar durante el Holoceno temprano que posibilitaron un proceso de deriva de la estructura paralelo a la costa en dirección sur y bajo la protección de la isla de Cozumel.

En este estudio abordamos los patrones de crecimiento de la estructura del arrecife de franja de Punta Maroma desde un enfoque multidisciplinario que abarca tanto los patrones espaciales actuales de cobertura béntica como del registro subsuperficial. Al analizar la distribución espacial de las clases bénticas actuales con énfasis en las zonas de tocones y pedacería de coral, documentamos las tendencias y extensión del desarrollo geológico de la estructura en la actualidad. Al analizar patrones espaciales de las muestras geológicas obtenidas de transectos longitudinales múltiples a lo largo del perfil arrecifal de una misma estructura, documentamos la composición del registro de coral, así como la estructura de edades del depósito subsuperficial del arrecife e identificamos los posibles patrones de desarrollo de la estructura geológica subyacente bajo las comunidades coralinas contemporáneas que habitan el arrecife. Al combinar estos datos de varias secciones se puede deter-

minar si existen evidencias suficientes para determinar si el desarrollo del arrecife ha sido homogéneo o heterogéneo en el espacio y el tiempo.

### 5.2.2 Análisis Espacial del Arrecife Contemporáneo

Con el objetivo de visualizar los patrones actuales que caracterizan la cobertura béntica contemporánea de la estructura de Punta Maroma se realizó un análisis de estas utilizando como referencia la información espacial de los atributos correspondientes a esa estructura dentro del producto GIS **Cobertura Bentónica del Ecosistema Arrecifal Coralino del Caribe Mexicano: Cabo Catoche - Xcalak. 2018** del geportal de CONABIO (Cerdeira-Estrada et al., 2018). A pesar de las incertidumbres y retos asociados a establecer un vínculo entre la comunidad contemporánea y su registro geológico subyacente (Capítulo 1), el análisis espacial de determinados elementos estructurales del arrecife permite explorar su extensión y los patrones de distribución, por ejemplo, de áreas de interés dentro de la cobertura béntica con incidencia potencial en el registro fósil del arrecife como es el caso de las áreas de Tocones y pedacería de coral (*stump & boulders*) que se conoce conforman mayoritariamente el registro fósil de este tipo de estructura en la región (Blanchon and Shaw, 1995). Desde el punto de vista logístico, esa información resulta de importancia para efectos de localización y accesibilidad al registro fósil de la estructura. La subzona de interés (frente arrecifal) con predominio de esta clase béntica se extiende desde la cresta hasta la isobata de los 3 metros de profundidad del arrecife y reviste especial interés desde el punto geológico por la abundancia de detritus provenientes de la especie *A. palmata*, un coral clave en los estudios de fechado geológico por su uso como indicador ambiental en estudios de elevación del nivel del mar en la región de Atlántico oeste (Lighty et al., 1982; Toscano and Macintyre, 2003; Blanchon, 2005). Para caracterizar la naturaleza de la distribución espacial de esa unidad de interés se utilizó una técnica basada en la distribución de las áreas (test de Moran local; Hamylton, 2017). El estadístico de correlación espacial correspondiente, el Índice de Moran I, en este caso, devuelve un coeficiente de correlación de la variable analizada (extensión espacial) así como la fuerza y la dirección de la

dependencia espacial ([Hamylton, 2017](#)) en base a una clasificación tripartita (sean las áreas agrupadas, aleatorias o dispersas). Sin embargo, la calidad y precisión del análisis depende de la fuente primaria de datos (producto GIS). En nuestro caso, por ejemplo, la mayor incertidumbre se asocia a la naturaleza mixta de las clases (mezcla de áreas con cobertura viva- (por ejemplo, corales, macroalgas) y áreas de sustrato expuesto (por ejemplo, tocones y pedacería, arena) en base a la coloración de pixel en las imágenes procesadas y, por consiguiente, los resultados obtenidos deben ser considerados con precaución dada la probabilidad de solapamiento de las clases bénticas de origen biológico (por ejemplo, macroalgas) sobre el sustrato conformado por tocones y pedacería), una situación real que enfrentan muchos estudios de este tipo. Por otra parte, la variabilidad espacial de las áreas dentro de una misma clase demanda que los datos sean transformados de forma tal, que se considere un balance del peso de las áreas en la distribución espacial en base al atributo de extensión de área en metros cuadrados. Con ese objetivo, se impone la creación de una rejilla regular tipo hexágonos a la cual se le asigna el valor de extensión del área real en metros cuadrados de la clase correspondiente, como paso previo al análisis de vecinos más cercanos sobre el cual descansa el procedimiento del test de distribución espacial ([Anselin and Florax, 1995](#)). Para obtener el mapa de tendencias espaciales en los patrones de distribución (Moran local) de los tocones y pedacería de coral recurrimos a varios paquetes de tratamiento de productos SIG (sf ([Pebesma, 2018](#)); rgdal; spdep ([Bivand and Wong, 2018](#)); tmap y maptools; ([Tennekes, 2018](#)) disponibles en la plataforma de acceso libre ([R Core Team, 2013](#)) mientras que para la elaboración del producto gráfico final del mapa se utilizó otro software de código abierto, Quantum GIS 3.18 Zurich ([QGIS Development Team, 2009](#)).

### 5.2.3 Colecta de Corales Fósiles

La colecta de los corales fósiles se realizó mediante técnicas tradicionales de geología terrestre (utilizando cincel y marro) con el apoyo de equipos de buceo autónomo. Por problemas técnicos, este estudio no contó con el equipamiento de perforación

necesario para replicar el registro fósil en toda su extensión (profundidad) y nos limitamos a la capa subsuperficial del mismo. Para delimitar la extensión de los transectos geológicos y la colecta de los fósiles a fechar se consideró la información espacial obtenida del análisis previo que permitió optimizar el acceso al registro subsuperficial, tomando en consideración las limitaciones del método a utilizar y la protección de las comunidades coralinas contemporáneas. El acceso al registro consolidado se realizó a través de las acumulaciones de sedimentos ligeros (arena suelta) localizados en los desniveles de la estructura contemporánea entre los 0.1 y los 3 metros de profundidad (datos de batimetría de **CONABIO**) siguiendo la línea de un transecto imaginario perpendicular a la cresta y con una extensión aproximada correspondiente a la zona frontal. Con base en la información disponible de estudios previos, se conoce que el componente principal del registro fósil de los arrecifes de franja en el Atlántico y en particular, el de Punta Maroma, es la especie *Acropora palmata* (por ejemplo, [Blanchon et al., 1997](#); [Lighty et al., 1982](#); [Blanchon et al., 2017](#)). Consecuentemente, siempre que fue posible se buscó su presencia dentro de la muestra. Sin embargo, la bondad del método de colecta utilizado permitió a su vez recolectar otras especies fósiles cuando estas estaban presentes de manera tal que se lograra una mejor representatividad de la comunidad fósil. Las muestras colectadas fueron trasladadas al laboratorio para su posterior preparación y fechado.

#### 5.2.4 Geocronología

Las muestras de corales fósiles fueron fechadas utilizando desequilibrio en la serie de decaimiento de  $^{238}\text{U}$  (fechamiento U/Th) en las instalaciones del laboratorio de Estudios Isotópicos (LEI) del Centro de Geociencias de la UNAM con la ayuda de un espectrómetro de masas y analizador dual con colectores múltiples Thermo Neptune Plus (ID-MC-ICPMS). El proceso comprende el uso de un spike de  $^{233}\text{U}$  (IRMM-051) y de  $^{229}\text{Th}$ , de alta pureza calibrados contra soluciones de Urananita en equilibrio secular (Harwell Uraninite y Mineral de Uranio de Schwartzwalder Mine). La metodología de fechado se corresponde con aquella de separación y pu-

rificación de Uranio y Torio descrita en [Hernández-Mendiola et al. \(2011\)](#). Los cocientes de actividades fueron calculados considerando las constantes de decaimiento para  $^{230}\text{Th}$  y  $^{234}\text{U}$  reportadas por [Cheng et al. \(2013\)](#) para  $^{238}\text{U}$  y las reportadas por [Jaffey et al. \(1971\)](#), y  $^{232}\text{Th}$  reportadas por [Audi et al. \(2003\)](#). Las edades crudas (raw ages) fueron corregidas por la contribución de Th detrítico utilizando una isocrona de dos puntos, considerando la relación atómica  $^{232}\text{Th}/^{238}\text{U}$  de la fracción detrítica similar a la de la corteza terrestre =  $3.8 \pm 1.2$  ([McDonough and Sun, 1995](#)), y con  $[^{230}\text{Th}/^{238}\text{U}]$  y  $[^{234}\text{U}/^{238}\text{U}]$  igual a  $1.0 \pm 0.1$  ([Ludwig and Paces, 2002](#)). Las mismas constantes fueron utilizadas para el cálculo de edad, utilizando ISOPLOT-R ([Vermeesch, 2018](#)). Todas las preparaciones de las muestras se llevaron a cabo en un laboratorio limpio de clase 100, con blancos típicamente inferiores a 3 pg de  $^{238}\text{U}$  y 1 pg de  $^{232}\text{Th}$ . Como método de control de calidad del fechado de estos carbonatos marinos y a la vez parte del proceso, se utilizó el  $\delta^{234}\text{U}$ , una relación para la cual se considera que su valor actual en el ambiente marino es un punto de referencia importante respecto a la fiabilidad al momento de utilizar las edades basadas en la serie U como archivos clave dentro de una investigación paleoclimática ([Edwards et al., 2003](#); [Stirling and Andersen, 2009](#)). En trabajos anteriores por ejemplo, este método ha demostrado ser útil para determinar si los esqueletos de carbonato de los cuales provienen las muestras han estado sujetos a efectos de sistema abierto ([Cheng et al., 2000](#)).

## 5.3 Resultados

### 5.3.1 Análisis Espacial del Arrecife Contemporáneo

Las áreas de tocones y pedacería de coral (Figura 2) conforman el mayor porcentaje (~ 53 – 63%) de cobertura béntica y del substrato de la zona frontal del arrecife de Punta Maroma. Según los metadatos que acompañan al producto GIS de donde se extrajo la información espacial, la definición de esta clase se caracteriza por densidades altas de algas rojas incrustantes (~ 40%) y densidades medio altas de gorgonáceos de talla pequeña (~ 20%), fundamentalmente del género *Gorgonia* (*Gorgonia flabellum*). Las macroalgas están representadas por *Rhodophytas* calcáreas, eventualmente acompañadas de bajas densidades de antozoarios (*Palythoa* sp.). Los constructores arrecifales (scleractinios) en cambio, se localizan de forma aislada y ocupan menos del 5%, principalmente en los bordes de la terraza (Blanchon et al., 2017), donde las condiciones ambientales permiten el desarrollo exitoso de los reclutas. El micro relieve es accidentado, con una rugosidad media-alta y domina la roca descubierta (laja) debido a la alta energía de oleaje que caracteriza esa zona. Tanto los patrones de distribución de tocones y pedacería de coral como la correlación espacial entre sus áreas aledañas varían a lo largo de la estructura (Figura 5.1). Nuestros resultados indican una mayor cohesión o agrupamiento entre áreas de similar extensión (sean grandes o pequeñas) para la región norte, con valores positivos del índice de Moran Local entre 2 y 1 (azul) y mantienen un comportamiento similar pero más moderado entre 0 y 1 (verde) para el resto de la estructura. Hacia el centro y el sur, sin embargo, se pueden apreciar zonas contiguas de diferente extensión indicando cambios en el arreglo espacial de las zonas aledañas con tendencia hacia una distribución aleatoria a las que corresponden valores negativos del índice de Moran Local (identificados en rojo). Los mayores índices de cohesión entre las áreas de tocones y pedacería de coral hacia el norte de la estructura probablemente sean resultado de la acción constante de determinados impulsores ambientales como la energía del oleaje mientras que hacia el sur la extensión de las áreas de tocones y pedacería se vuelva más variable y difusa indicando probablemente un control de

esa zona de la estructura por eventos variables como por ejemplo huracanes y tormentas severas. Los cambios detectados por la prueba no paramétrica en el arreglo espacial de distribución de los tocones y pedacería de coral no permiten corroborar la hipótesis nula de no asociación espacial entre las áreas de tocones y pedacería de coral de la zona frontal del arrecife de franja de Punta Maroma y, por tanto, su distribución a lo largo de la estructura observa patrones diferenciales. A nivel estructura las áreas colindantes tienden al agrupamiento espacial (autocorrelación positiva) (Moran I Statistic (global):  $9.69 e^{-01}$ , varianza:  $2.2 e^{-16}$ ). Tal resultado de signo positivo es mayor y contrario al valor esperado ( $-8.54e^{-05}$ ) bajo un esquema de aleatorización para los datos balanceados del desfase entre áreas continuas. Ese sería el comportamiento esperado tratándose de áreas vinculadas a organismos vivos que tienden al agrupamiento espacial por vínculo comunitario cuyo resultado a escalas temporales geológicas ha sido la consolidación de la estructura arrecifal de Punta Maroma habitada por comunidades bénticas en su superficie. La autocorrelación espacial de todas las clases que en su conjunto conforman el arrecife de Punta Maroma.

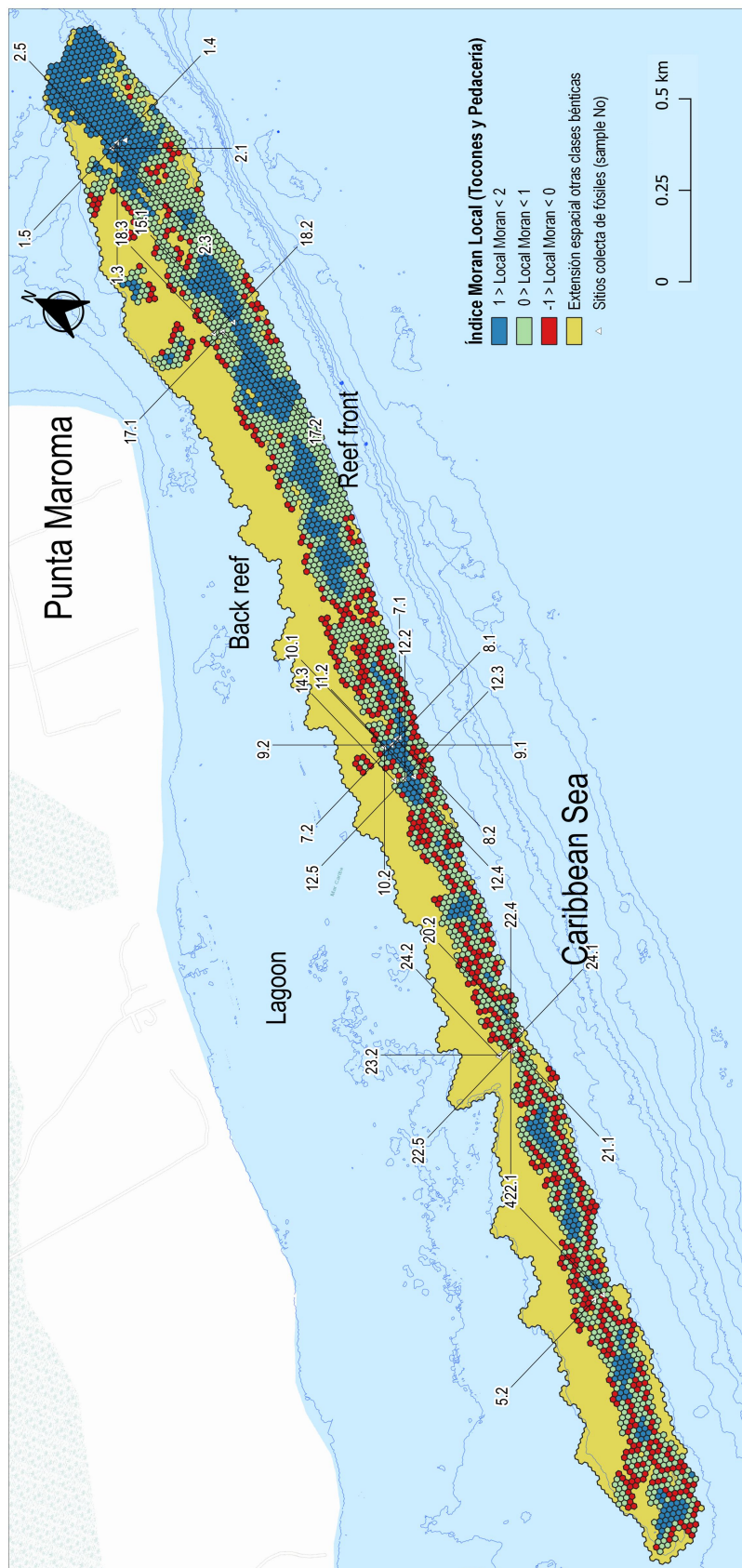


Figura 5.2: Mapa de la variabilidad espacial indicando los patrones de autocorrelación espacial de las áreas de tocones y pedacería de coral según el índice de Moran I (Local) para áreas de vecinos más cercanos. Adicionalmente se muestra la localización relativa de las muestras fósiles dentro del registro subsuperficial de la zona frontal de la estructura de Punta Maroma. Nótese los cambios en la extensión espacial de las áreas de tocones y pedacería de coral de esa zona arrecifal. El análisis espacial con la ayuda del Índice de Moran local muestra áreas consolidadas de extensión similar en la zona norte de la estructura (Local Moran positivo, azul)



### 5.3.2 Datos del fechado de los fósiles

La variabilidad espacial del registro fósil del arrecife de franja se analizó en base a 68 muestras provenientes de 24 sitios de colecta distribuidos espacialmente a lo largo del arrecife frontal de Punta Maroma. Del total de muestras, 51 muestras fueron fósiles de *Acropora palmata* y 17 fósiles entre los que se identificaron otras 5 especies: *Porites astreoides*, *Siderastrea siderea*, *Orbicella faveolata*, *Stephanocoenia intercepta* y *Colpophyllia natans*. La ubicación espacial de los sitios de colecta se representa en la Figura 5.2 a través de un índice para el sitio y un subíndice para cada muestra (por ejemplo, la muestra 24.2 se corresponde con el sitio de colecta 24 y la muestra 2 de este sitio). De ese total de muestras se logró fechar un total de 43 (Tabla 5.1). La mayoría de las muestras fechadas corresponden a fósiles de *A. palmata* (31 muestras) que incluyen 12 muestras repetidas en varios sitios con fines de replicabilidad del análisis. Esta redundancia de muestras nos permite evaluar no solo la variabilidad espacial del registro fósil a nivel espacial en la estructura, sino localmente para un mismo sitio de muestreo y una misma especie. La muestra total de fechado incluye además, tres *P. astreoides*, dos *O. faveolata*, una *C. natans* y una *S. intercepta* así como 4 muestras de corales fósiles no identificados a ese nivel.

Según su edad, el 32% de las muestras recabadas del registro subsuperficial corresponden a los últimos 0.5 ka y tienen una edad promedio de  $0.184 \pm 0.140$  ka mientras que el segundo grupo etario de fósiles con mejor representación (7 muestras) corresponde al período comprendido entre 2-2.5 ka atrás. El fósil de mayor edad fechado corresponde a una de las muestras no identificadas a nivel taxonómico cuya edad es de  $4.07 \pm 0.08$  ka, mientras que el fósil más joven corresponde a *A. palmata* con una edad de sólo  $0.065 \pm 0.0001$  ka. Los datos de fechado no lograron corroborar una tendencia espacial a lo largo del gradiente latitudinal de la estructura (Figura 5.3A). Si bien a la zona norte central corresponde el valor de menor antigüedad del registro ( $0.65 \pm 0.0001$  ka), también aporta el de mayor antigüedad ( $4.07 \pm 0.08$  ka). A lo largo de toda la extensión estructura, los valores mínimos de edad, la varianza de los datos, así como la mediana y la desviación estándar de los mismos presentan un comportamiento similar.



El control de calidad del proceso de fechado identificó que seis de las 43 muestras del estudio (10.1-496, 10.2-513, 3.5-510, 9.1-511, 8.2-515 y 23.2-501; Tabla 5.1) presentan valores atípicos de  $\delta^{234}\text{U}$  en comparación con el valor estable reportado para este parámetro en los corales hermatípicos modernos ( $145.86 \pm 1.9$  ‰,  $2\sigma$ ; Cheng et al., 2000).

Las zonas expuestas del arrecife frontal con profundidades entre 0.5 y 3 metros con predominio de tocones y pedacería de coral se corresponden con tres subzonas geomorfológicas (escarpe somero y macizos y canales, “*spur & grooves*”) y muestran edades mínimas y máximas bastante cercanas ( $0.065 \pm 0.0001$  -  $0.074 \pm 0.0005$  ka y  $4.06 \pm 0.04$  ka -  $4.07 \pm 0.08$  ka). A diferencia de lo anterior, los patrones etarios a lo largo del gradiente geomorfológico sí presentan una clara tendencia espacial entre una zona somera (cresta) de edades más jóvenes y la zona más profunda (“*spur & grooves*”) de edades más antiguas (Kruskal-Wallis p: 0.015, p corregido: 0.045), separadas por la zona de transición intermedia del escarpe somero; Figura 5.3B). Varios períodos comparten un número similar de muestras ( $5 \pm 1$ ) con rangos de

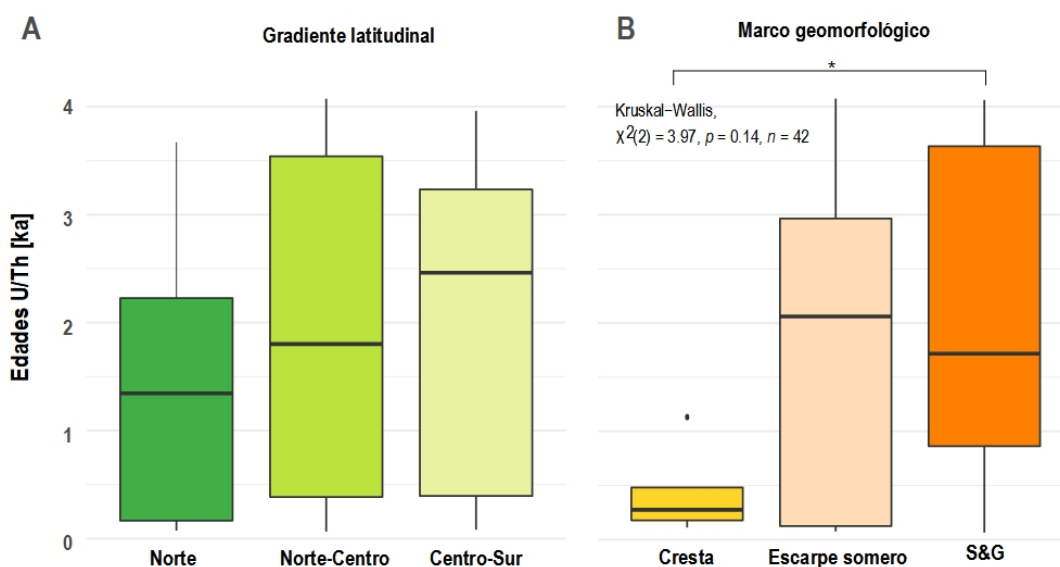


Figura 5.3: Diagrama de Cajas y Bigotes de la distribución etaria (edades corregidas del par isotópico Uranio/Torio) para las 43 muestras del registro fósil del arrecife de Punta Maroma. Panel A: Arreglo de la muestra etaria de la estructura a lo largo del gradiente latitudinal de la estructura. Panel B: Arreglo similar de las muestras en correspondencia con el marco geomorfológico de la estructura del arrecife.

edades comprendidos entre 0.5-1.5 ka y entre los 3 y más de 4 ka. Resulta contrastante, sin embargo, el bajo número de muestras entre los 1.5-2 y 2.5-3 ka pues ambos períodos cuentan con una muestra única para cada uno de ellos (1.980 y 2.695 ka respectivamente; Figura 5.4A).

## 5.4 Discusión

Los tocones y pedacería de coral de la zona frontal del arrecife de franja de Punta Maroma dominan la zona frontal expuesta a alta energía del oleaje aunque se distribuyen de manera irregular y presentan cambios significativos a lo largo del eje latitudinal de la estructura. Sus patrones de correlación espacial indican que este tipo de sustrato expuesto en la zona norte tiene una mayor cohesión entre áreas de similar extensión mientras que hacia el sur su distribución tiende a diseminarse irregularmente presentando diferencias en la extensión de áreas colindantes. El registro fósil subsuperficial correspondiente a estas áreas no presenta patrones temporales específicos y se caracteriza por la heterogeneidad del registro con edades que fluctúan entre los  $0.065 \pm 0.0001$  ka y los  $4.07 \pm 0.08$  ka de antigüedad aproximadamente. A pesar de esta variabilidad etarea, las condiciones de preservación de los fósiles permite su identificación a nivel de especies en base a características morfológicas del esqueleto de los corales y solo dos de ellos no pudieron identificarse a ese nivel. Estos últimos se recabaron de la zona más profunda donde según varios estudios (por ejemplo, [Perry, 1998](#)), los procesos de erosión son más acentuados lo que afecta las condiciones óptimas de preservación de rasgos distintivos de los remanentes de coral. A lo largo del gradiente latitudinal de la estructura se observa un registro subsuperficial heterogéneo por la edad de sus fósiles, sin embargo, la distribución etaria en correspondencia con el gradiente geomorfológico analizado sí muestra una tendencia espacial donde predominan edades más jóvenes en la zona más somera y edades más viejas en la zona más profunda. Sin embargo, dos períodos de tiempo exhiben una representatividad restringida en la muestra que, por la

forma en que se recolectaron los datos, podría indicar algunos cambios temporales en la comunidad béntica correspondientes a esos períodos.

El agrupamiento espacial que exhiben tanto los tocones y pedacera de coral como las restantes clases bénticas (por ejemplo, parches de macroalgas) es un resultado debido a los fundamentos de origen biológico de las estructuras arrecifales cuyo desarrollo, además, se estima controlado por la acción de disturbios como el oleaje de tormentas severas y huracanes (Blanchon et al., 2017). Mientras los organismos biológicos y en particular aquellos de vida sésil tienden a la agrupación por razones de índole fisiológico (historia de vida adaptativa a óptimos de luz, profundidad, estrategias de reclutamiento) y de adaptación a patrones ambientales a lo largo del gradiente arrecifal (Capítulos 3 y 4). Algo similar ocurre con los sedimentos y restos de material calcáreo que, a lo largo del tiempo, se acumulan en correspondencia con la acción de disturbios crónicos como el oleaje o agudos como las tormentas y huracanes que favorecen el agrupamiento de los componentes abióticos (sedimentos y restos de corales).

La señal resultante de esos impulsores ambientales ha sido observada tanto en enfoques ecológicos que han identificado una distribución espacial de las especies a lo largo del marco geomorfológico (por ejemplo, Geister, 1977; Rodríguez-Martínez et al., 2011; Williams et al., 2015; Medina-Valmaseda et al., 2020) como en enfoques geológicos que han identificado un registro geológico compuesto fundamentalmente por pedacera de coral y sedimentos provenientes de la acción devastadora de tormentas y huracanes (modelo de acreción por control de huracanes y tormentas severas; Blanchon et al., 1997, 2017; Braithwaite et al., 2000; Meyer et al., 2003; Blanchon and Perry, 2004). Algunos trabajos como el de Geister (1977) incluso han indicado posibles mecanismos intermedios responsables de la presencia de vacíos en el gradiente de distribución de las especies que tal vez incidan en la distribución irregular del registro fósil resultante de la acción crónica (por temporadas) del fuerte oleaje de las tormentas capaz de dislocar y movilizar los restos de corales y sedimentos que impedirían el reclutamiento de las especies en determinadas zonas creando vacíos (“gaps”). Según esta aproximación, los procesos de destrucción

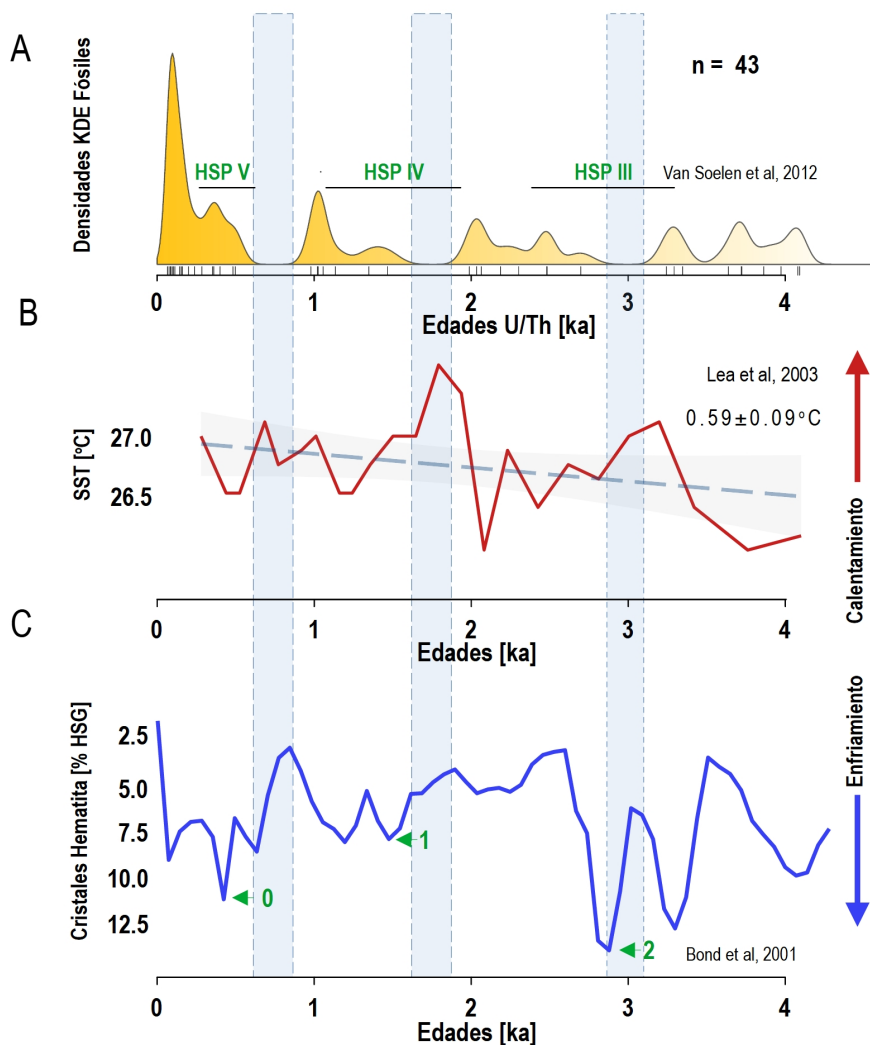


Figura 5.4: Distribución de la muestra etaria del estudio dentro de la variabilidad paleoclimática correspondiente al subperíodo del Holoceno superior/ tardío (Piso/Edad Megalayense, 4.2 - presente). Panel A: Las estimaciones de densidad de fósiles (KDE) según las 43 edades de la muestra de este estudio. En la grafica se identifica la temporalidad de los períodos de tormentas del Holoceno (HSP) según Van Soelen et al., (2012). Panel B. Registro de la variabilidad en la temperatura para similar período (SST) medida a partir de los cambios en la tasa de acumulación Mg/Ca en foraminíferos de un sedimento de la cuenca de Cariaco (modificado de Lea et al, 2003). Panel C: Eventos paleoclimáticos para el período del estudio (eventos Bond; flechas horizontales y números verdes) identificados en una secuencia temporal de tasas de sedimentación de cristales de Hematita (porcentajes) correspondientes al apilamiento de 4 núcleos de sedimentos profundos de la cuenca del Atlántico Norte (MC52-V29191-MC21 y GGC22, línea roja). Los datos se corresponden con aquellos de la Figura 2.G en Bond et al, 2001.

-regeneración del marco arrecifal de los arrecifes someros del Atlántico Este son controlados por la acción de tormentas severas y huracanes (Blanchon et al., 2017). Sin embargo, los períodos intermedios entre estos eventos aportan cierta estabilidad ambiental que permite la estabilización del registro fósil tras el paso de esos disturbios agudos (huracanes y tormentas severas) por lo que, lo más probable es que, tanto los disturbios agudos como los procesos ecológicos que ocurren sobre la base de buenas condiciones ambientales sean responsables en conjunto del desarrollo de los arrecifes someros.

La posibilidad de contar con una muestra espacial del registro fósil a nivel de estructura en toda su extensión (capa subsuperficial) ofrece la oportunidad de identificar ciertas señales espacio temporales en escalas geológicas que con el enfoque tradicional de un transecto simple no pueden ser detectadas. De la muestra obtenida, por ejemplo, se puede inferir que al menos la capa subsuperficial del arrecife de Punta Maroma no es homogénea ni en el espacio, ni en el tiempo. Aunque podría resultar de limitaciones en el diseño de muestreo, la muestra recabada nos permite apreciar vacíos temporales (interrupciones) en el registro geológico con patrones cíclicos de aproximadamente 1-1.4 ka (Figura 5.4A), el último de los cuales sucedió aproximadamente hace 0.5 ka cuando se refleja un incremento en la intensidad de los procesos acumulativos a juzgar por elevado número de muestras (32% del total). De manera similar, el estudio de las tasas de acreción de esta misma estructura en el sector norte (Blanchon et al., 2017) tampoco documentó fósiles para esos períodos a pesar de que el análisis incluyó muestras a lo largo de un perfil de perforación vertical.

De manera general, las edades obtenidas a partir de la serie U en este estudio soportan el control de calidad basado en la replicabilidad (submuestras repetidas) y con base en los valores de  $\delta^{234}\text{U}$  obtenido para cada una que resultan congruente con el  $\delta^{234}\text{U}_{\text{SW}}$  del agua marina de  $146.8 \pm 0.1\%$  ( $2\sigma$ ; Andersen et al., 2010). Resulta interesante, sin embargo, que los incrementos respecto al valor esperado del  $\delta^{234}\text{U}$  en las seis muestras con valores marginales de  $\delta^{234}\text{U} \geq 150 \%$  ( $2\sigma$ ), se localizan en la secciones norte y centro norte de la estructura. Esta agrupación espacial

de esa anomalía en el  $\delta^{234}\text{U}$  pudiera, en consecuencia, estar sugiriendo la existencia de algún proceso local que afecta el equilibrio de U para esta zona, probablemente a partir de pequeñas cantidades de intercambio diagenético de uranio en estas muestras que son relativamente jóvenes, pero entre las más antiguas de la muestra. Sin embargo, estudios anteriores que han estudiado el  $\delta^{234}\text{U}$  en corales modernos han demostrado que ese valor ha permanecido relativamente estable y similar al del agua de mar durante los últimos 10-13 ka (Edwards et al., 1993). Aún así, durante el estudio de conjuntos de datos extensos tanto del Atlántico como del Pacífico, Chutcharavan and Dutton (2021) encontraron discrepancias considerables entre el  $\delta^{234}\text{U}$  de un subconjunto de datos con respecto al valor medio de agua de mar con valores de  $\delta^{234}\text{U}$  que variaban hasta en un 2%, lo que motivó a los autores a sugerir que se expandiera el umbral de tolerancia del valor aceptable del  $\delta^{234}\text{U}$  desde un 140 ‰ a un 152 ‰, al menos para ese período. Para nuestro caso de estudio, sin embargo, con muestras de edades mucho más jóvenes que las de ese estudio, solo queda la conjetura de asociar los valores atípicos a la presencia de procesos de diagénesis temprana en algunos casos, tal vez motivados por procesos locales que escapan a nuestro conocimiento actual. Quizá incluso esos procesos estén vinculados al efecto de mezclas de masas de aguas de diferente composición geoquímica. Nos referimos en específico a la posibilidad de un efecto por el aporte estacionario de agua dulce asociada a venas subterráneas provenientes del manglar cercano y que se han identificado debajo de la estructura más o menos a la altura a partir de la cual se detectaron esos valores atípicos. Lamentablemente, el estudio no incluyó métodos que pudieran identificar la presencia de cambios diagenéticos en las muestras previo a su preparación para el fechado. Esta conjetura sin embargo no explica por qué solo una parte minoritaria de las muestras fue afectada. Una última posibilidad mucho más real y posible que ya ha sido invocada por otros autores en otros casos (por ejemplo, Chutcharavan et al., 2018), se relaciona con sesgos sutiles y no resueltos en el proceso de preparación de las muestras o incluso en el protocolo de calibración de los instrumentos del laboratorio que podrían resultar en compensaciones sistemáticas, eventualmente de unos pocos por mil en esas muestras.



Las interrupciones temporales en el registro fósil a juzgar por los datos de este estudio coinciden con algunos de los eventos paleo-climáticos relacionados con cambios abruptos en las temperaturas del planeta (Figura 5.4B) conocidos como eventos Bond (0.4 ka B.P., 1.4 ka B.P., 2.8 ka B.P., 4.2 ka B.P, Figura 5.4C) para los cuales se ha documentado una periodicidad similar (1000-1400 años; [Bond et al., 1997, 2001](#); [Shaowu, 2009](#)). Aparte de la discusión académica sobre la existencia de tales eventos (por ejemplo, [Wanner et al., 2008](#); [Shaowu, 2009](#)), una explicación posible a esa coincidencia podría ser que durante esos períodos la actividad de acreción se afectó resultado del encadenamiento de varios eventos paleo climáticos asociados a:

- i. la reducción en la fuerza del cinturón termohalino del Atlántico Norte que originó los Eventos de enfriamiento del Holoceno (*Holocene cold events*).
- ii. Los cambios en la localización de la Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ) resultantes de esos cambios en la circulación termohalina del Atlántico Norte.
- iii. Un reforzamiento abrupto del impacto de tormentas severas en el Atlántico Norte resultante de los cambios en la localización de la ITCZ (*Holocene storm periods* – HSP, Figura 5.4A), de los cuales se han documentado coincidentemente el HSP II (4,500–3,950 cal BP), HSP III (3,300–2,400 cal BP), HSP IV (1,900–1,050 cal BP) and HSP V (600–250)([Liu and Fearn, 2000](#); [Lane et al., 2011](#); [Van Soelen et al., 2012](#)).

Más allá de estas coincidencias temporales de los vacíos en el registro geológico de Punta Maroma con los paleo eventos climatológicos, el estudio permite postular las siguientes conclusiones preliminares:

- i. La distribución espacial de las comunidades bénticas que habitan el arrecife de Punta Maroma, así como las acumulaciones de sedimentos expuestos (tocones y pedacería de coral) exhibe patrones de distribución espacial que podrían atribuirse a la acción de disturbios crónicos (patrones de oleaje) y agudos (oleaje de tormentas severas y huracanes).

- ii. Aunque la información temporal de larga duración resulta insuficiente para corroborar un proceso de deriva o retrogradación de la estructura hacia el sur en el tiempo como el propuesto por [Blanchon et al. \(2017\)](#) para la estructura, la señal espacial contemporánea de los precursores del registro fósil sí indican la posible presencia de tal proceso como se pudiera inferir de los patrones espaciales de distribución de tocones y pedacería (Figura 5.2).

Es probable que, de haber ocurrido el proceso de deriva y crecimiento de la estructura de Punta Maroma hacia el sur, su señal temporal dentro del registro se haya debilitado producto de los procesos reiterados de destrucción-regeneración de las comunidades coralinas y la correspondiente movilización de los sedimentos (tocones y pedacería de corales) por la acción de los huracanes y tormentas. Un mecanismo probable es que esos disturbios actuando reiteradamente antes de la consolidación dentro del registro de los sedimentos ya alterados por disturbios anteriores, haya causado la removilización y mezcla de los mismos favoreciendo el surgimiento de los patrones espaciales y temporales que se observan actualmente y que requieren de períodos de buen tiempo lo suficientemente extensos como para consolidar los sedimentos bajo la acción estabilizadora de las comunidades biológicas y los procesos posteriores de diagénesis. Si bien el estudio no logró obtener evidencia suficiente para validar la hipótesis del desarrollo espacio-temporal de Punta Maroma como había sido predicho, los patrones espaciales sin embargo, si son congruentes con el modelo de control por huracanes y tormentas severas del crecimiento arrecifal para los arrecifes someros de la región predicho anteriormente por varios autores ([Blanchon et al., 1997](#); [Braithwaite et al., 2000](#); [Blanchon and Perry, 2004](#)).

Adicionalmente, la heterogeneidad espacial identificada dentro de una misma capa (subsuperficial) del registro geológico de la estructura a escalas geológicas levanta nuevas interrogantes con posibles implicaciones regionales a la vez que aporta información que invalida el paradigma establecido de que un solo transecto geológico es suficiente para definir los procesos geológicos de una estructura arrecifal. Por otra parte, los hiatos temporales en el registro de una especie clave para este tipo de estructuras (*Acropora palmata*) tanto en este estudio, como en el anterior

(Blanchon et al., 2017) demanda un estudio pormenorizado que permita abordar la importante pregunta ecológica sobre los patrones de desarrollo de las comunidades coralinas de la especie dominante *A. palmata* a grandes escalas temporales en la región puesto que, en base a los resultados obtenidos, se pudiera inferir que su desarrollo o al menos su predominio dentro del registro geológico no ha sido constante en el tiempo y por consiguiente, varios paradigmas asociados a la especie debería ser revisados.

## **Capítulo 6**

# **Discusión General y Conclusiones**

## 6.1 Discusión General

El objetivo de esta investigación estuvo dirigido a realizar una actualización del conocimiento teórico (capítulo I) y empírico (Capítulos II-IV) sobre el vínculo entre el contexto geomorfológico asociado a los arrecifes someros del Holoceno y las comunidades coralinas en su condición de productores primarios del marco arrecifal. Desde un enfoque multidisciplinario (geológico y ecológico), el análisis abarca las diferentes escalas espaciales en las cuales se desarrollan los procesos geológicos y ecológicos vinculados a la dinámica de los arrecifes de coral, partiendo desde la distribución geográfica de las distintas tipologías geomorfológicas de los arrecifes someros lineales dentro de las eco- regiones de la provincia del Atlántico Oeste y Mar Caribe (Spalding et al., 2007) hasta la distribución espacial de las especies de coral dentro de las comunidades coralinas tanto a nivel de una eco-región específica (para el Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM; Capítulo III), como para un paisaje marino en particular como lo es el caso de la formación del arrecife de franja de Punta Maroma, dentro del propio SAM (Capítulo IV). De manera preliminar, se abordan las características espaciotemporales (geológicas) para esa misma estructura (capítulo V).

Los hallazgos clave sustentados en comparaciones de datos empíricos tanto geomorfológicos como ecológicos se pueden resumir de la siguiente manera:

1. CAPÍTULO II: Dentro de la tipología geomorfológica de los arrecifes lineales someros a nivel de las eco-regiones en conjunto se pueden identificar 16 de los 32 subtipos posibles clasificados según 4 niveles de detalle geomorfológico que comprenden:
  - (a) Su fisiografía: arrecifes costeros y arrecifes de banco.
  - (b) Su morfología principal: arrecifes de franja y arrecifes de barrera.
  - (c) Su morfología somera: arrecife de cresta y arrecife de meseta ("*flat*").
  - (d) Su relación con tierra firme: arrecifes adosados a la costa y arrecifes separados de la tierra firme.

De esos 16 subtipos solamente 9 son tipologías comunes mientras que las restantes 7 son más bien escasas o raras por alguna razón aún por definir y que no se consideró como parte de este trabajo.

2. CAPÍTULO II: La tipología geomorfológica dominante en toda la provincia son los arrecifes de franja que comprenden el 88.6% mientras los arrecifes de barrera conforman sólo el 10.3% del total. En correspondencia, los subtipos más comunes considerando el esquema de clasificación adoptado son los arrecifes costeros de franja tipo cresta separados de la tierra firme (*Coast Fringing reefs Crest type (Detached)*) con 336 estructuras de ese tipo y los arrecifes de franja de tipo meseta adosados a tierra firme (*Coast Fringing reefs Flat type (Attached)*) con 210 estructuras.
3. CAPÍTULO III: Dentro de una eco-región en particular (SAM) es posible detectar diferencias en la distribución espacial de las especies constructoras de los arrecifes que responden a un marco geomorfológico cuyas bases geológicas resumen el resultado de un control ambiental a escalas de tiempo geológicas. Esto, a pesar de que las comunidades han estado sometidas a los embates del cambio climático y global por más de 50 años y al hecho innegable que han sido impactadas por estos disturbios de manera tal que ha ocurrido un proceso de homogenización parcial y se han perdido especies que se consideran claves para la persistencia de las formaciones arrecifales en el futuro dado su rol determinante en la conformación del registro geológico (géneros *Acropora* y *Orbicella*).
4. CAPÍTULO IV: Dentro de un paisaje arrecifal se pueden identificar diferencias similares entre las comunidades coralinas que habitan las diferentes zonas geomorfológicas y esto incluye aquellas diferencias entre zonas geomorfológicas para las cuales se tiene constancia de procesos de acreción arrecifal y aquellas zonas para las cuales no ha sido probado científicamente la manera en que eventualmente participarían de este tipo de procesos. Tal situación previene, sobre la base del conocimiento geológico contra un tratamiento lige-

ro del marco geomorfológico por las posibles implicaciones que esto pudiera ejercer en detectar señales confiables de los procesos de acreción.

5. CAPÍTULO V: Desde una perspectiva espacial y a escalas temporales de larga duración (geológicas) se pueden identificar procesos temporales de desarrollo arrecifal con una base geomorfológica y que presuntamente responde a los mismos controles ambientales identificados a las otras escalas espaciales y temporales.

A partir de estos resultados se validó la objetividad del sistema jerárquico de clasificación geomorfológica para los arrecifes someros de la provincia Atlántico Oeste y Mar Caribe y se profundizó en las diferencias morfológicas entre los diferentes subtipos arrecifales considerando solamente variables espaciales de la estructura (extensión de las principales zonas geomorfológicas del arrecife frontal y posterior, distancia hasta el borde inflexión de la terraza marina y la sinuosidad y continuidad de la zona de rompiente correspondiente - cresta o meseta). A pesar de no considerarse dentro de las variables de análisis aquellas involucradas en los niveles de detalle geomorfológico correspondientes a los niveles (a- distancia hasta la costa) y (b- profundidad de la laguna arrecifal), se encontraron diferencias consistentes en los arreglos estructurales correspondientes, lo que resulta un claro indicio de que existen diferencias geomorfológicas entre varios de esos subtipos geomorfológicos probablemente condicionadas por impulsores ambientales de conformidad con los criterios establecidos sobre las fuerzas ambientales que controlan el desarrollo natural de los arrecifes (Capítulo I, Tabla 1). Igualmente, el predominio de varias tipologías a lo largo de un gradiente latitudinal geográfico (Capítulo 2) permite conjeturar el rol preponderante de esos mismos impulsores, visto que esas diferencias pueden ser rastreadas en base al predominio en esas ecorregiones de impactos vinculados a disturbios agudos como los huracanes que anteriormente han sido señalados como posible control sobre el desarrollo de los arrecifes en las eco-regiones donde predominan los arrecifes tipo cresta (por ejemplo, el SAM, [Blanchon et al., 1997](#); [Blanchon and Perry, 2004](#); [Braithwaite et al., 2000](#); [Blanchon et al., 2017](#)) mientras

que en las regiones donde predominan los disturbios crónicos como la energía del oleaje se ubican en eco-regiones alejadas del impacto de los primeros con un posible control por patrones de oleaje en épocas de nortes (por ejemplo, las costas caribeñas de Panamá, Sur y Centroamérica, [Adey, 1975](#); [Macintyre and Glynn, 1976](#)).

De manera similar, los estudios de índices ecológicos de distribución de las especies de los principales constructores arrecifales, los corales Escleractinios en los subsiguientes capítulos (III y IV) permiten identificar determinados patrones espaciales en la distribución de las especies que estudios previos han señalado responden al control de ciertos impulsores ambientales (profundidad, luz, energía de oleaje) que en su conjunto continúan modulando y determinando el desarrollo arrecifal. La persistencia de una señal de control ambiental sobre la distribución de especies y por tanto sobre el desarrollo arrecifal persiste tras medio siglo de incremento en la incidencia de disturbios crónicos y agudos asociados al cambio climático y global ([Hoegh-Guldberg, 1999](#); [Hughes et al., 2003](#); [Pandolfi et al., 2003](#)). Sin embargo, resulta necesario destacar que la señal de control ambiental muestra indicios de debilitamiento asociados a procesos de homogenización parcial de las comunidades coralinas en algunos de sus índices más reconocidos (por ejemplo, [Burman et al., 2012](#); [Estrada-Saldívar et al., 2019](#)) y la pérdida de especies claves para el mantenimiento tanto de los servicios ecosistémicos que brindan los arrecifes y cuyos efectos presuntamente pueden impactar el desarrollo futuro de los mismos como lo son *Acropora palmata* y *Orbicella*. Al respecto resulta oportuno señalar que el uso pervasivo de términos inexactos para referirse al contexto geomorfológico y espacial de cada caso particular pueden elegirse en una fuente importante de error en los análisis, lo cual fue abordado de manera reiterada en los capítulos de esta tesis aplicado a las diferentes escalas espaciales mientras que de manera teórica se abordó en el capítulo introductorio.

En el contexto de debilitamiento de esa señal que no sabemos temporal o permanente, y de procesos ecológicos como los cambios de fase ([Alvarez-Filip et al., 2009, 2011, 2013](#)), algunos trabajos han resaltado diferencias ecológicas asociadas al marco geomorfológico a los distintos niveles de análisis, desde diferencias entre



tipos y subtipos de arrecifes (por ejemplo, [Vallès et al., 2019](#) y Capítulo II) hasta el nivel de organización de una estructura arrecifal en específico (Capítulo IV). Por lo tanto, consideramos que en aquellos estudios (tanto ecológicos como geológicos como bio-geomorfológicos) cuyo objetivo fundamental se enmarca en predecir la continuidad de unas estructuras que han prevalecido tras varias extinciones masivas de especies y mutado a formas organizacionales completamente diferentes se debe acentuar el uso de un marco geomorfológico que permita, sobre la base del conocimiento geológico resumido en ese marco, incrementar los niveles de acierto y exactitud en la evaluación de los procesos a las diferentes escalas temporales y espaciales a que acontecen y en el alcance de los cambios identificados. Finalmente, el rol determinante de esos controles ambientales es responsable en primera instancia de un desarrollo arrecifal heterogéneo en el espacio y en el tiempo por lo cual, ningún análisis a escala local es capaz de resumir por sí solo una tendencia global de desarrollo de los arrecifes incluso a nivel intra estructural como se demostró de manera preliminar en el capítulo V.

## **6.2 Conclusiones y Perspectivas futuras**

El futuro incierto que enfrentan los arrecifes de coral en la mayor parte del mundo producto del cambio climático y global es motivo de preocupación no solo de la comunidad científica que los estudia sino de la humanidad en su conjunto por la importancia invaluable del conjunto de servicios ecosistémicos que aportan. En base a los resultados obtenidos en los análisis de los procesos arrecifales a las diferentes escalas espaciales y temporales concluimos que se ha recopilado información suficiente para corroborar el rol determinante que continúan ejerciendo los controles ambientales naturales sobre la distribución geográfica tanto de los tipos de arrecifes someros como de las comunidades coralinas que los habitan. La señal de ese rol de los controles ambientales, que fuera estipulada como parte de los axiomas del desarrollo natural de los arrecifes llega hasta nuestros días a pesar de medio siglo de cambio climático y global y se hace patente a través de un marco geomorfológico específico que en constante interacción con los procesos ecológicos permite la persistencia de los arrecifes de coral, aun cuando es innegable que algunos cambios trascendentales han acompañado a este corto período de tiempo.

## Bibliografía

- Adey, W. H. (1975), 'The algal ridges and coral reefs of St. Croix: their structure and Holocene development', *Atoll Research Bulletin* . 28, 131
- Adey, W. H. (1978), 'Coral reef morphogenesis: a multidimensional model', *Science* 202(4370), 831–837. 28, 53
- Adey, W. H. and Burke, R. B. (1977), *Holocene Bioherms of Lesser Antilles—Geologic Control of Development: Modern and Ancient Reefs*, AAPG Special Volumes. 28
- Alvarez-Filip, L., Carricart-Ganivet, J. P., Horta-Puga, G. and Iglesias-Prieto, R. (2013), 'Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality', *Scientific reports* 3, 3486. 131
- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Côté, I. M. and Watkinson, A. R. (2009), 'Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1669), 3019–3025. 131
- Alvarez-Filip, L., Gill, J., Dulvy, N., Perry, A., Watkinson, A. and Côté, I. (2011), 'Drivers of region-wide declines in architectural complexity on Caribbean reefs', *Coral Reefs* 30(4), 1051. 131
- Andersen, M., Stirling, C., Zimmermann, B. and Halliday, A. (2010), 'Precise determination of the open ocean  $^{234}\text{U}/^{238}\text{U}$  composition', *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* 11(12). 122
- Anderson, M. J. (2005), 'Permutational multivariate analysis of variance', *Department of Statistics, University of Auckland, Auckland* 26, 32–46. 37
- Anderson, M. J. and Robinson, J. (2003), 'Generalized discriminant analysis based on distances', *Australian & New Zealand Journal of Statistics* 45(3), 301–318. 38
- Anderson, M. J. and Willis, T. J. (2003), 'Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology', *Ecology* 84(2), 511–525. 38
- Andréfouët, S., Muller-Karger, F. E., Robinson, J. A., Kranenburg, C. J., Torres-Pulliza, D., Spraggins, S. A. and Murch, B. (2006), Global assessment of modern coral reef extent and diversity for regional science and management applications: a view from space, in 'Proceedings of the 10th International Coral Reef Symposium', Vol. 2, ICRS, pp. 1732–1745. 50
- Anselin, L. and Florax, R. J. (1995), Small sample properties of tests for spatial dependence in regression models: Some further results, in 'New directions in spatial econometrics', Springer, pp. 21–74. 110

- Appendini, C. M., Urbano-Latorre, C. P., Figueroa, B., Dagua-Paz, C. J., Torres-Freyermuth, A. and Salles, P. (2015), 'Wave energy potential assessment in the Caribbean low level jet using wave hindcast information', *Applied energy* **137**, 375–384. [53](#)
- Aronson, R. B. and Precht, W. F. (2001), White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs, in 'The ecology and etiology of newly emerging marine diseases', Springer, pp. 25–38. [13](#)
- Audi, G., Bersillon, O., Blachot, J. and Wapstra, A. H. (2003), 'The nubase evaluation of nuclear and decay properties', *Nuclear physics A* **729**(1), 3–128. [112](#)
- Baldini, L. M., Baldini, J. U., McElwaine, J. N., Frappier, A. B., Asmerom, Y., Liu, K.-b., Pruger, K. M., Ridley, H. E., Polyak, V., Kennett, D. J. et al. (2016), 'Persistent northward North Atlantic tropical cyclone track migration over the past five centuries', *Scientific reports* **6**(1), 1–8. [53](#)
- Benway, H. M., Mix, A. C., Haley, B. A. and Klinkhammer, G. P. (2006), 'Eastern Pacific warm pool paleosalinity and climate variability: 0–30 kyr', *Paleoceanography* **21**(3). [6](#)
- Bernal, J. P., Lachniet, M., McCulloch, M., Mortimer, G., Morales, P. and Cienfuegos, E. (2011), 'A speleothem record of Holocene climate variability from southwestern Mexico', *Quaternary Research* **75**(1), 104–113. [6](#)
- Bivand, R. S. and Wong, D. W. S. (2018), 'Comparing implementations of global and local indicators of spatial association', *Test (Madr.)* **27**(3), 716–748.  
**URL:** <http://dx.doi.org/10.1007/s11749-018-0599-x> [110](#)
- Blanchon, P. (2005), 'Comments on "corrected western Atlantic sea-level curve for the last 11,000 years based on calibrated 14 c dates from *Acropora palmata* framework and intertidal mangrove peat" by Toscano and Macintyre [coral reefs (2003) 22: 257–270]', *Coral Reefs* **24**(2), 183–186. [109](#)
- Blanchon, P. (2011), 'Geomorphic zonation', *Encyclopedia of modern coral reefs* pp. 469–486. [12](#), [34](#), [36](#)
- Blanchon, P. and Jones, B. (1995), 'Marine-planation terraces on the shelf around Grand Cayman: a result of stepped Holocene sea-level rise', *Journal of Coastal Research* pp. 1–33. [34](#), [36](#)
- Blanchon, P., Jones, B. and Kalbfleisch, W. (1997), 'Anatomy of a fringing reef around Grand Cayman; storm rubble, not coral framework', *Journal of Sedimentary Research* **67**(1), 1–16. [34](#), [36](#), [111](#), [120](#), [125](#), [130](#)
- Blanchon, P. and Perry, C. T. (2004), 'Taphonomic differentiation of *Acropora palmata* facies in cores from Campeche Bank Reefs, Gulf of México', *Sedimentology* **51**(1), 53–76. [120](#), [125](#), [130](#)

- Blanchon, P., Richards, S., Bernal, J. P., Cerdeira-Estrada, S., Ibarra, M., Corona-Martínez, L. and Martell-Dubois, R. (2017), 'Retrograde accretion of a Caribbean fringing reef controlled by hurricanes and sea-level rise', *Frontiers in Earth Science* **5**, 78. [52](#), [54](#), [108](#), [111](#), [113](#), [120](#), [122](#), [125](#), [126](#), [130](#)
- Blanchon, P. and Shaw, J. (1995), 'Reef drowning during the last deglaciation: evidence for catastrophic sea-level rise and ice-sheet collapse', *Geology* **23**(1), 4–8. [12](#), [109](#)
- Bloom, A. L. (1974), 'Geomorphology of reef complexes'. [28](#)
- Bond, G., Kromer, B., Beer, J., Muscheler, R., Evans, M. N., Showers, W., Hoffmann, S., Lotti-Bond, R., Hajdas, I. and Bonani, G. (2001), 'Persistent solar influence on North Atlantic climate during the Holocene', *science* **294**(5549), 2130–2136. [6](#), [124](#)
- Bond, G., Showers, W., Cheseby, M., Lotti, R., Almasi, P., DeMenocal, P., Priore, P., Cullen, H., Hajdas, I. and Bonani, G. (1997), 'A pervasive millennial-scale cycle in North Atlantic Holocene and glacial climates', *science* **278**(5341), 1257–1266. [6](#), [124](#)
- Braithwaite, C., Montaggioni, L., Camoin, G., Dalmasso, H., Dullo, W.-C. and Mangini, A. (2000), 'Origins and development of Holocene coral reefs: a revisited model based on reef boreholes in the Seychelles, Indian Ocean', *International Journal of Earth Sciences* **89**(2), 431–445. [120](#), [125](#), [130](#)
- Brown, B. E. (1997), 'Adaptations of reef corals to physical environmental stress', *Advances in marine biology* **31**, 221–299. [13](#)
- Bruckner, A. W. and Bruckner, R. J. (2006), 'Consequences of yellow band disease (YBD) on *Montastraea annularis* (species complex) populations on remote reefs off Mona Island, Puerto Rico', *Diseases of aquatic organisms* **69**(1), 67–73. [13](#)
- Burman, S. G., Aronson, R. B. and van Woesik, R. (2012), 'Biotic homogenization of coral assemblages along the Florida reef tract', *Marine Ecology Progress Series* **467**, 89–96. [131](#)
- Cerdeira-Estrada, S., Martínez-Clorio, M., Cruz, L. R.-D. L., Kolb, M., Gonzales-Posada, A., Uribe-Martínez, A., Martell-Dubois, R., Garza-Pérez, J., Alvarez-Filip, L., Cruz-López, M. and Ressler, R. (2018), 'Cobertura bentónica del Ecosistema Arrecifal Coralino del Caribe Mexicano: Cabo Catoche - Xcalak. 2018', Catálogo de metadatos geográficos. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. [106](#), [109](#)
- Cheng, H., Adkins, J., Edwards, R. L. and Boyle, E. A. (2000), 'U-Th dating of deep-sea corals', *Geochimica et Cosmochimica Acta* **64**(14), 2401–2416. [112](#), [118](#)

- Cheng, H., Edwards, R. L., Shen, C.-C., Polyak, V. J., Asmerom, Y., Woodhead, J., Hellstrom, J., Wang, Y., Kong, X., Spötl, C. et al. (2013), 'Improvements in  $^{230}\text{Th}$  dating,  $^{230}\text{Th}$  and  $^{234}\text{U}$  half-life values, and u-Th isotopic measurements by multi-collector inductively coupled plasma mass spectrometry', *Earth and Planetary Science Letters* **371**, 82–91. [112](#)
- Chutcharavan, P. M. and Dutton, A. (2021), 'A global compilation of u-series-dated fossil coral sea-level indicators for the last interglacial period (marine isotope stage 5e)', *Earth System Science Data* **13**(7), 3155–3178. [123](#)
- Chutcharavan, P. M., Dutton, A. and Ellwood, M. J. (2018), 'Seawater  $^{234}\text{u}/^{238}\text{u}$  recorded by modern and fossil corals', *Geochimica et Cosmochimica Acta* **224**, 1–17. [123](#)
- Clarke, K. and Gorley, R. (2015), 'Primer version 7: User manual/tutorial', *PRIMER-E* **192**. [38](#)
- Clarke, K. R. (1993), 'Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure', *Australian journal of ecology* **18**(1), 117–143. [37](#)
- Clarke, K. R., Gorley, R., Somerfield, P. J. and Warwick, R. (2014), *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, Primer-E Ltd. [37](#)
- Connell, J. (1997), 'Disturbance and recovery of coral assemblages', *Coral reefs* **16**(1), S101–S113. [12](#)
- Cook, K. H. and Vیزی, E. K. (2010), 'Hydrodynamics of the Caribbean low-level jet and its relationship to precipitation', *Journal of Climate* **23**(6), 1477–1494. [53](#)
- Cortés, J., Fonseca, A. C., Nivia-Ruiz, J., Nielsen-Muñoz, V., Samper-Villarreal, J., Salas, E., Martínez, S. and Zamora-Trejos, P. (2010), 'Monitoring coral reefs, sea-grasses and mangroves in Costa Rica (CARICOMP)', *Revista de Biología Tropical* **58**, 1–22. [16](#)
- Côté, I., Gill, J., Gardner, T. and Watkinson, A. (2005), 'Measuring coral reef decline through meta-analyses', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **360**(1454), 385–395. [14](#), [15](#)
- Cramer, K. L., Jackson, J. B., Donovan, M. K., Greenstein, B. J., Korpanty, C. A., Cook, G. M. and Pandolfi, J. M. (2020), 'Widespread loss of Caribbean acroporid corals was underway before coral bleaching and disease outbreaks', *Science Advances* **6**(17), eaax9395. [13](#)
- Darwin, C. (1842), *The Structure and Distribution of Coral Reefs: Being the First Part of the Geology of the Voyage of the Beagle... During the Years 1832-1836*, Smith, Elder. [27](#), [50](#)
- Davis, W. M. (1928), *The coral reef problem*, 9, American Geographical Society of New York. [8](#)

- Done, T. (1982), 'Patterns in the distribution of coral communities across the central Great Barrier Reef', *Coral reefs* **1**(2), 95–107. [7](#)
- Done, T. (2011), *Coral Reef, Definition*, Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 261–267. [12](#)
- Done, T. J. (1992), 'Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance', *Hydrobiologia* **247**(1-3), 121–132. [105](#)
- Eakin, C. M., Morgan, J. A., Heron, S. F., Smith, T. B., Liu, G., Alvarez-Filip, L., Baca, B., Bartels, E., Bastidas, C., Bouchon, C. et al. (2010), 'Caribbean corals in crisis: record thermal stress, bleaching, and mortality in 2005', *PloS one* **5**(11), e13969. [13](#)
- Edwards, R., Gallup, C. and Cheng, H. (2003), 'Uranium-series dating of marine and lacustrine carbonates', *Reviews in Mineralogy and Geochemistry* **52**(1), 363–405. [112](#)
- Edwards, R. L., Beck, J. W., Burr, G., Donahue, D., Chappell, J., Bloom, A., Druffel, E. and Taylor, F. (1993), 'A large drop in atmospheric  $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$  and reduced melting in the younger dryas, documented with 230th ages of corals', *Science* **260**(5110), 962–968. [123](#)
- Estrada-Saldivar, N., Jordán-Dalhgren, E., Rodríguez-Martínez, R. E., Perry, C. and Álvarez Filip, L. (2019), 'Functional consequences of the long-term decline of reef-building corals in the Caribbean: evidence of across-reef functional convergence', *Royal Society Open Science* **6**(10), 190298. [131](#)
- Gardner, T. A., Côté, I. M., Gill, J. A., Grant, A. and Watkinson, A. R. (2003), 'Long-term region-wide declines in Caribbean corals', *science* **301**(5635), 958–960. [13](#), [14](#)
- Geister, J. (1977), The influence of wave exposure on the ecological zonation of Caribbean coral reefs, in 'Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium, 1977', Vol. 1, pp. 23–29. [7](#), [28](#), [120](#)
- Geister, J. (1983), 'Holozäne Westindische Korallenriffe: Geomorphologie, ökologie und Fazies', *Facies* **9**(1), 173–283. [11](#), [12](#)
- Gladfelter, W. B. (1982), 'White-band disease in *Acropora palmata*: implications for the structure and growth of shallow reefs', *Bulletin of Marine Science* **32**(2), 639–643. [13](#)
- Glynn, P. W. (1973), 'Aspects of the ecology of coral reefs in the western Atlantic region', *Biology and geology of coral reefs* **2**, 271–324. [28](#), [30](#), [52](#)
- Goreau, T. and Burke, K. (1966), 'Pleistocene and Holocene geology of the island shelf near Kingston, Jamaica', *Marine Geology* **4**(3), 207–224. [28](#)

- Goreau, T. F. (1959), 'The ecology of Jamaican coral reefs i. Species composition and zonation', *Ecology* **40**(1), 67–90. [7](#), [27](#), [28](#), [52](#)
- Goreau, T. F. (1969), 'Post Pleistocene urban renewal in coral reefs', *Micronesica* **5**(2), 323–326. [8](#), [28](#), [32](#)
- Goreau, T. F. and Goreau, N. I. (1973), 'Coral reef project—papers in memory of Dr. Thomas F. Goreau. 17. the ecology of Jamaican coral reefs. ii. Geomorphology, zonation, and sedimentary phases', *Bulletin of Marine Science* **23**(2), 399–464. [7](#)
- Goreau, T. F. and Wells, J. (1967), 'The shallow-water Scleractinia of Jamaica: revised list of species and their vertical distribution range', *Bulletin of Marine Science* **17**(2), 442–453. [7](#)
- Graham, N. A., Bellwood, D. R., Cinner, J. E., Hughes, T. P., Norström, A. V. and Nyström, M. (2013), 'Managing resilience to reverse phase shifts in coral reefs', *Frontiers in Ecology and the Environment* **11**(10), 541–548. [12](#)
- Graus, R. R. and Macintyre, I. G. (1989), 'The zonation patterns of Caribbean coral reefs as controlled by wave and light energy input, bathymetric setting and reef morphology: computer simulation experiments', *Coral reefs* **8**(1), 9–18. [12](#)
- Guilcher, A. (1988), *Coral reef geomorphology*, Vol. 1, John Wiley & Sons Incorporated. [50](#)
- Guzmán, H. M. (1991), 'Restoration of coral reefs in Pacific Costa Rica', *Conservation Biology* **5**(2), 189–194. [14](#)
- Hamylton, S. M. (2017), *Spatial analysis of coastal environments*, Cambridge University Press. [109](#), [110](#)
- Harris, J. L., Lewis, L. and Smith, J. (2015), 'Quantifying scales of spatial variability in algal turf assemblages on coral reefs', *Marine Ecology Progress Series* **532**, 41–57. [13](#)
- Hernández-Mendiola, E., Bernal, J. P., Lounejeva, E., Mortimer, G. and McCulloch, M. T. (2011), 'U-series dating of carbonates using inductively coupled plasma-quadrupole mass spectrometry', *Quaternary Geochronology* **6**(6), 564–573. [112](#)
- Hoegh-Guldberg, O. (1999), 'Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs', *Marine and freshwater research* **50**(8), 839–866. [131](#)
- Hopley, D. (2011), Reef classification by Hopley (1982), in 'Encyclopedia of Modern Coral Reefs: structure, form and process. Encyclopedia of Earth Science', Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 850–854. [29](#)
- Hopley, D., Parnell, K. and Isdale, P. (1989), 'The Great Barrier Reef marine park: dimensions and regional patterns', *Australian Geographical Studies* **27**(1), 47–66. [50](#)



- Hubbard, D. K. (1986), 'Sedimentation as a control of reef development: St. Croix, USVI', *Coral reefs* 5(3), 117–125. [13](#)
- Hubbard, D. K. (2015), Reef biology and geology—not just a matter of scale, in 'Coral reefs in the Anthropocene', Springer, pp. 43–66. [15](#)
- Hughes, T. P. (1994), 'Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a caribbean coral reef', *Science* 265(5178), 1547–1551. [12](#), [13](#), [14](#), [105](#)
- Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S. R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J. B., Kleypas, J. et al. (2003), 'Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs', *science* 301(5635), 929–933. [131](#)
- Jackson, J., Donovan, M., Cramer, K. and Lam, L. (2014), *Status and Trends of Caribbean Coral Reefs-1970-2012-2014 Caribbean Coral Reefs-Status Report 1970-2012 (1)*, Global Coral Reef Monitoring Network, IUCN Gland. [13](#), [14](#)
- Jaffey, A., Flynn, K., Glendenin, L., Bentley, W. t. and Essling, A. (1971), 'Precision measurement of half-lives and specific activities of  $^{235}\text{u}$  and  $^{238}\text{u}$ ', *Physical review C* 4(5), 1889. [112](#)
- Karlson, R. and Hurd, L. (1993), 'Disturbance, coral reef communities, and changing ecological paradigms', *Coral reefs* 12(3), 117–125. [14](#)
- Kinsey, D. (1981), The Pacific/Atlantic reef growth controversy, in 'Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium', Vol. 1, pp. 493–498. [7](#), [16](#)
- Kleypas, J. A. (2007), Constraints on predicting coral reef response to climate change, in 'Geological approaches to coral reef ecology', Springer, pp. 386–424. [15](#)
- Kleypas, J. A., Buddemeier, R. W., Archer, D., Gattuso, J.-P., Langdon, C. and Opdyke, B. N. (1999), 'Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs', *science* 284(5411), 118–120. [13](#)
- Kleypas, J. A., Buddemeier, R. W. and Gattuso, J.-P. (2001), 'The future of coral reefs in an age of global change', *International Journal of Earth Sciences* 90(2), 426–437. [13](#)
- Knowlton, N., Lang, J. C., Rooney, M. C. and Clifford, P. (1981), 'Evidence for delayed mortality in hurricane-damaged Jamaican staghorn corals', *Nature* 294(5838), 251–252. [13](#)
- Ladd, H. and Tracey, J. (1949), 'The problem of coral reefs', *The Scientific Monthly* 69(5), 297–305. [8](#)
- Lane, P., Donnelly, J. P., Woodruff, J. D. and Hawkes, A. D. (2011), 'A decadal-resolved paleo hurricane record archived in the late holocene sediments of a florida sinkhole', *Marine Geology* 287(1-4), 14–30. [6](#), [124](#)

- Lang, J. C., Marks, K. W., Kramer, P. R., Kramer, P. A. and Ginsburg, R. N. (2012), 'Protocolos AGRRA version 5.5', *Ocean Research & Education* . 16
- Lange, I. D., Perry, C. T. and Alvarez-Filip, L. (2020), 'Carbonate budgets as indicators of functional reef "health": A critical review of data underpinning census-based methods and current knowledge gaps', *Ecological Indicators* **110**, 105857. 16
- Lighty, R. G., Macintyre, I. G. and Stuckenrath, R. (1982), '*Acropora palmata* reef framework: a reliable indicator of sea level in the western Atlantic for the past 10,000 years', *Coral reefs* **1**(2), 125–130. 109, 111
- Liu, K.-b. and Fearn, M. L. (2000), 'Reconstruction of prehistoric landfall frequencies of catastrophic hurricanes in northwestern Florida from lake sediment records', *Quaternary Research* **54**(2), 238–245. 6, 124
- Ludwig, K. and Paces, J. (2002), 'Uranium-series dating of pedogenic silica and carbonate, Crater Flat, Nevada', *Geochimica et Cosmochimica Acta* **66**(3), 487–506. 112
- Lugo, A. E. (2000), 'Effects and outcomes of Caribbean hurricanes in a climate change scenario', *Science of the Total Environment* **262**(3), 243–251. 53
- Macintyre, I. G., Burke, R. B. and Stuckenrath, R. (1977), 'Thickest recorded Holocene reef section, Isla Pérez core hole, Alacran reef, Mexico', *Geology* **5**(12), 749–754. 28
- Macintyre, I. G., Glynn, P. W. and Steneck, R. S. (2001), 'A classic Caribbean algal ridge, Holandes Cays, Panama: an algal coated storm deposit', *Coral Reefs* **20**(2), 95–105. 53
- Macintyre, I. and Glynn, P. (1976), 'Evolution of modern Caribbean fringing reef, Galeta Point, Panama', *AAPG Bulletin* **60**(7), 1054–1072. 28, 34, 52, 131
- Manzello, D. P., Enochs, I. C., Kolodziej, G., Carlton, R. and Valentino, L. (2018), 'Resilience in carbonate production despite three coral bleaching events in 5 years on an inshore patch reef in the Florida Keys', *Marine Biology* **165**(6), 1–11. 16
- Maxwell, W. G. H. (1968), 'Atlas of the Great Barrier reef'. 50
- McDonough, W. F. and Sun, S.-S. (1995), 'The composition of the Earth', *Chemical geology* **120**(3-4), 223–253. 112
- McManus, J. W. and Polsenberg, J. F. (2004), 'Coral-algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects', *Progress in Oceanography* **60**(2-4), 263–279. 105
- McWilliam, M., Pratchett, M. S., Hoogenboom, M. O. and Hughes, T. P. (2020), 'Deficits in functional trait diversity following recovery on coral reefs', *Proceedings of the Royal Society B* **287**(1918), 20192628. 12

- Medina-Valmaseda, A. E., Rodríguez-Martínez, R. E., Alvarez-Filip, L., Jordan-Dahlgren, E. and Blanchon, P. (2020), 'The role of geomorphic zonation in long-term changes in coral-community structure on a Caribbean fringing reef', *PeerJ* **8**, e10103.  
URL: <https://doi.org/10.7717/peerj.10103> **8**, **106**, **120**
- Meischner, D. and Meischner, U. (1977), 'Bermuda South shore reef morphology. a Preliminary Report.'. **29**
- Meyer, D., Bries, J., Greenstein, B. and Debrot, A. (2003), 'Preservation of in situ reef framework in regions of low hurricane frequency: Pleistocene of Curaçao and Bonaire, southern Caribbean', *Lethaia* **36**(3), 273–285. **120**
- Milliman, J. D. (1969), 'Four southwestern Caribbean atolls: Courtown cays, Albuquerque cays, Roncador bank and Serrana bank', *Atoll Research Bulletin* . **28**, **53**
- Milliman, J. D. and Milliman, J. (1973), *Caribbean coral reefs in Reef Research: Biology and Geology of Coral Reefs*. OA Jones and R. Endean, Eds. Vol. 1, *Geology* 1. xviii, 410 pp., illus.+ maps. 28. Vol.2, *Biology* 1. xxii, 480pp., illus. 42.50. Academic Press, New York, 1973, Vol. 1, American Association for the Advancement of Science. **28**, **50**, **52**
- Murdoch, T. J. and Aronson, R. B. (1999), 'Scale-dependent spatial variability of coral assemblages along the Florida Reef Tract', *Coral Reefs* **18**(4), 341–351. **13**
- Naylor, L., Viles, H. and Carter, N. (2002), 'Biogeomorphology revisited: looking towards the future', *Geomorphology* **47**(1), 3–14. **7**
- Newell, N. D., Imbrie, J., Purdy, E. G. and Thurber, D. L. (1959), 'Organism communities and bottom facies, great bahama bank. bulletin of the amnh; v. 117, article 4'. **27**
- Newell, N. D., Rigby, J. K., Whiteman, A. J. and Bradley, J. S. (1951), 'Shoal-water geology and environments, eastern ndros Island, Bahamas.', *Bulletin of the AMNH*; v. 97, article 1 . **27**, **52**
- Norström, A. V., Nyström, M., Lokrantz, J. and Folke, C. (2009), 'Alternative states on coral reefs: beyond coral–macroalgal phase shifts', *Marine ecology progress series* **376**, 295–306. **14**
- Pandolfi, J. (2002), 'Coral reef ecology at multiple spatial and temporal scales', *Coral Reefs* **21**, 13–23. **12**
- Pandolfi, J. M., Bradbury, R. H., Sala, E., Hughes, T. P., Bjorndal, K. A., Cooke, R. G., McArdle, D., McClenahan, L., Newman, M. J., Paredes, G. et al. (2003), 'Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems', *Science* **301**(5635), 955–958. **105**, **131**

- Pebesma, E. (2018), 'Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data', *The R Journal* **10**(1), 439–446.  
URL: <https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009> 110
- Perry, C. (1998), 'Macroborers within coral framework at Discovery Bay, north Jamaica: species distribution and abundance, and effects on coral preservation', *Coral reefs* **17**(3), 277–287. 119
- Perry, C. T. (1999), 'Reef framework preservation in four contrasting modern reef environments, Discovery Bay, Jamaica', *Journal of Coastal Research* pp. 796–812. 16
- Perry, C. T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Smithers, S. G., Edinger, E. N., Steneck, R. S. and Mumby, P. J. (2013), 'Caribbean-wide decline in carbonate production threatens coral reef growth', *Nature communications* **4**(1), 1–7. 16
- Perry, C. T., Steneck, R. S., Murphy, G. N., Kench, P. S., Edinger, E. N., Smithers, S. G. and Mumby, P. J. (2015), 'Regional-scale dominance of non-framework building corals on Caribbean reefs affects carbonate production and future reef growth', *Global Change Biology* **21**(3), 1153–1164. 16
- Perry, C. T., Álvarez Filip, L., Graham, N. A., Mumby, P. J., Wilson, S. K., Kench, P. S., Manzello, D. P., Morgan, K. M., Slangen, A. B., Thomson, D. P. et al. (2018), 'Loss of coral reef growth capacity to track future increases in sea level', *Nature* **558**(7710), 396–400. 16
- Phillips, J. D. (1999), *Earth surface systems*, Blackwell MA. 29
- Porter, J. W. (1972), 'Patterns of species diversity in Caribbean reef corals', *Ecology* **53**(4), 745–748. 7
- Purdy, E. G. (1974), 'Karst-determined facies patterns in British Honduras: Holocene carbonate sedimentation model', *AAPG Bulletin* **58**(5), 825–855. 28
- QGIS Development Team (2009), *QGIS Geographic Information System*, Open Source Geospatial Foundation.  
URL: <http://qgis.org> 110
- R Core Team (2013), *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.  
URL: <http://www.R-project.org/> 38, 110
- Roberts, C. M. (1995), 'Effects of fishing on the ecosystem structure of coral reefs', *Conservation biology* **9**(5), 988–995. 13
- Rodríguez-Martínez, R. E., Jordan-Garza, A. G., Maldonado, M. A. and Blanchon, P. (2011), 'Controls on coral-ground development along the Northern Mesoamerican Reef Tract', *PloS one* **6**(12). 10, 120

- Rodríguez-Zaragoza, F. A. and Arias-González, J. E. (2015), 'Coral biodiversity and bio-construction in the northern sector of the Mesoamerican reef system', *Frontiers in Marine Science* 2, 13. [12](#)
- Rogers, C. S. and Beets, J. (2001), 'Degradation of marine ecosystems and decline of fishery resources in marine protected areas in the US Virgin Islands', *Environmental Conservation* 28(4), 312–322. [12](#)
- Sadd, J. L. (1984), 'Sediment transport and  $\text{CaCO}_3$  budget on a fringing reef, Cane Bay, St. Croix, US Virgin Islands', *Bulletin of marine science* 35(2), 221–238. [16](#)
- Schmidt, M. W., Spero, H. J. and Lea, D. W. (2004), 'Links between salinity variation in the Caribbean and North Atlantic thermohaline circulation', *Nature* 428(6979), 160–163. [6](#)
- Schutte, V. G., Selig, E. R. and Bruno, J. F. (2010), 'Regional spatio-temporal trends in Caribbean coral reef benthic communities', *Marine Ecology Progress Series* 402, 115–122. [13](#)
- Scoffin, T. (1993), 'The geological effects of hurricanes on coral reefs and the interpretation of storm deposits', *Coral Reefs* 12(3), 203–221. [16](#)
- Shaowu, W. (2009), 'Holocene cold events in the North Atlantic: Chronology and climatic impact', *Quaternary Sciences* 29(6), 1146–1153. [124](#)
- Sheppard, C., Dixon, D. J., Gourlay, M., Sheppard, A. and Payet, R. (2005), 'Coral mortality increases wave energy reaching shores protected by reef flats: examples from the Seychelles', *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64(2-3), 223–234. [105](#)
- Shinn, E. A., Hudson, J. H., Halley, R. B. and Lidz, B. (1977), 'Topographic control and accumulation rate of some Holocene coral reefs: South Florida and Dry Tortugas'. [28](#), [52](#)
- Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M., Halpern, B. S., Jorge, M. A., Lombana, A., Lourie, S. A. et al. (2007), 'Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas', *BioScience* 57(7), 573–583. [40](#), [128](#)
- Spalding, M., Spalding, M. D., Ravilious, C., Green, E. P. et al. (2001), *World Atlas of coral reefs*, Univ of California Press. [11](#)
- Spencer, T. and Viles, H. (2002), 'Bioconstruction, bioerosion and disturbance on tropical coasts: coral reefs and rocky limestone shores', *Geomorphology* 48(1-3), 23–50. [8](#)
- Stathakopoulos, A. and Riegl, B. (2015), 'Accretion history of mid-Holocene coral reefs from the southeast Florida continental reef tract, USA', *Coral Reefs* 34(1), 173–187. [15](#)

- Stearn, C., Scoffin, T. and Martindale, W. (1977), 'Calcium Carbonate Budget of a Fringing Reef on the West Coast of Barbados Part I—Zonation and Productivity', *Bulletin of Marine Science* 27(3), 479–510. 16
- Stirling, C. H. and Andersen, M. B. (2009), 'Uranium-series dating of fossil coral reefs: extending the sea-level record beyond the last glacial cycle', *Earth and Planetary Science Letters* 284(3-4), 269–283. 112
- Stoddart, D. R. (1965), 'The shape of atolls', *Marine Geology* 3(5), 369–383. 51
- Stoddart, D. R. (1969), 'Ecology and morphology of recent coral reefs', *Biological Reviews* 44(4), 433–498. 8, 32
- Tennekes, M. (2018), 'tmap: Thematic Maps in R', *Journal of Statistical Software* 84(1), 1–39. 110
- Toscano, M. A. and Macintyre, I. G. (2003), 'Corrected western Atlantic sea-level curve for the last 11,000 years based on calibrated  $^{14}\text{C}$  dates from *Acropora palmata* framework and intertidal mangrove peat', *Coral reefs* 22(3), 257–270. 109
- Toth, L. T., Stathakopoulos, A., Kuffner, I. B., Ruzicka, R. R., Colella, M. A. and Shinn, E. A. (2019), 'The unprecedented loss of Florida's reef-building corals and the emergence of a novel coral-reef assemblage', *Ecology* 100(9), e02781. 15
- Vallès, H., Oxenford, H. A. and Henderson, A. (2019), 'Switching between standard coral reef benthic monitoring protocols is complicated: proof of concept', *PeerJ* 7, e8167. 132
- Van Soelen, E., Brooks, G., Larson, R., Sinninghe Damsté, J. and Reichart, G. (2012), 'Mid-to late-Holocene coastal environmental changes in southwest Florida, USA', *The Holocene* 22(8), 929–938. 6, 124
- Vaughan, T. W. (1919), *Corals and the formation of coral reefs*, Smithsonian institution. 7
- Vecsei, A. (2001), 'Fore-reef carbonate production: development of a regional census-based method and first estimates', *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 175(1-4), 185–200. 16
- Vermeesch, P. (2018), 'Isoplotr: A free and open toolbox for geochronology', *Geoscience Frontiers* 9(5), 1479–1493. 112
- Viles, H. (1988), 'Coastal landforms: human activity, geomorphology and ecology in the coastal zone', *Progress in Physical Geography* 12(2), 293–301. 7
- Viles, H. (2020), 'Biogeomorphology: Past, present and future', *Geomorphology* 366, 106809. 8

- Wanner, H., Beer, J., Butikofer, J., Crowley, T., Cusbasch, U., Fluckiger, J., Goosse, H., Grosjean, M., Joos, F., Kuttel, M. et al. (2008), 'Mid to late Holocene climatic change-an overview', *Quaternary Science Reviews* 27(19-20), 1791–1828. [124](#)
- Weil, E., Cróquer, A. and Urreiztieta, I. (2009), 'Yellow band disease compromises the reproductive output of the caribbean reef-building coral *Montastraea faveolata* (Anthozoa, Scleractinia)', *Diseases of aquatic organisms* 87(1-2), 45–55. [13](#)
- Williams, G. J., Graham, N. A., Jouffray, J.-B., Norström, A. V., Nyström, M., Gove, J. M., Heenan, A. and Wedding, L. M. (2019), 'Coral reef ecology in the Anthropocene', *Functional Ecology* 33(6), 1014–1022. [7](#)
- Williams, S. M., Mumby, P. J., Chollett, I. and Cortés, J. (2015), 'Importance of differentiating *Orbicella* reefs from gorgonian plains for ecological assessments of Caribbean reefs', *Marine Ecology Progress Series* 530, 93–101. [11](#), [14](#), [120](#)
- Woodley, J. (1992), The incidence of hurricanes on the north coast of Jamaica since 1870: are the classic reef descriptions atypical?, in 'The Ecology of Mangrove and Related Ecosystems', Springer, pp. 133–138. [13](#)