

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

Uso de fotogrametría digital para la reconstrucción tridimensional y caracterización de patrones de distribución espacial de colonias de coral en arrecifes del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE: DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. C. Erick Barrera Falcón

TUTOR: Dr. Rodolfo Rioja Nieto Facultad de ciencias UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. Cecilia Enríquez Ortiz
Facultad de Ciencias UNAM
Dr. Lorenzo Álvarez Filip
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Dr. Ismael Mariño Tapia
Escuela Nacional de Estudios Superiores, unidad Mérida
Dr. Joaquín Rodrigo Garza Pérez
Facultad de Ciencias UNAM

MÉXICO, CD. MX., septiembre, 2023





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.



Uso de fotogrametría digital para la reconstrucción tridimensional y caracterización de patrones de distribución espacial de colonias de coral en arrecifes del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE: DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA: **Erick Barrera Falcón**

TUTOR:
Dr. Rodolfo Rioja Nieto
Facultad de ciencias UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. Cecilia Enríquez Ortiz
Facultad de Ciencias UNAM
Dr. Lorenzo Álvarez Filip
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Dr. Ismael Mariño Tapia
Escuela Nacional de Estudios Superiores Mérida
Dr. Joaquín Rodrigo Garza Pérez
Facultad de Ciencias UNAM

MÉXICO, CD. MX., septiembre, 2023

Contenido

Índice de figuras	5
Índice de tablas	6
Resumen.	8
1. Introducción	1
2. Marco Teórico	5
2.1. ¿Qué son los corales?	5
2.2. Geomática	5
2.3 Percepción remota	7
2.4 Análisis espacial	9
3. Justificación del trabajo	11
4. Área de estudio	12
5. Capitulo I. Caracterización de patrones de distribución espacial de colonias de escleractinios, mediante el uso de técnicas fotogramétricas	
5.1. Introducción	15
5.2. Objetivos	16
5.3. Métodología	16
5.3.1 Construcción de ortomosaicos y modelos tridimensionales	17
5.3.2 Digitalización de colonias	18
5.4 Análisis de datos	
6.5 Resultados	20
5.5.1 Ortomosaicos	20
5.5.2 Cobertura, abundancia y talla de corales	25
5.5.3 Riqueza específica por arrecife	26
5.5.4 Distribución espacial de las colonias de corales escleractinios	28
5.6 Discusión	30
5.7 Conclusiones	33
6. Capitulo II. Comparación entre métodos tradicionales de muestreo de comu fotogrametría digital submarina, en arrecifes someros del PNAC	•
6.1 Introducción	34
6.2 Objetivo	36
6.3 Metodología	36

	6.3.1 Fotogrametría submarina	37
	6.3.2 Video transecto.	40
	6.3.3 Protocolo punto intersección (PIT)	41
	6.3.4 Protocolo AGRRA	41
	6.3.5 Análisis estadísticos	42
E	5.4 Resultados	44
	6.4.1 Cobertura.	46
	6.4.2 Riqueza específica	47
	6.4.3 Abundancia de colonias.	49
6	5.5 Discusión	50
	6.5.1 Comparación protocolos de monitoreo	52
6	5.6 Conclusiones	55
7. fot	Capitulo III. Reconstrucción tridimensional de complejidad estructural mediante métodos ogramétricos.	56
7	7.1 Introducción:	56
7	7.2 Objetivos	59
7	7.3 Metodología	59
7	7.4 Resultados	61
	7.4.1 Método de la cadena	61
	7.4.2 Método MODWT	62
	7.4.3 Complejidad estructural tejido vivo	64
	7.4.4 Complejidad estructural por grupo morfofuncional	65
7	7.5 Discusión	66
7	7.2 Conclusiones.	69
8. Par	Capitulo IV Influencia del relieve en agregación espacial de corales escleractinios en arrecifes de que Nacional Arrecifes de Cozumel	
8	3.1 Introducción	70
8	3.2 Objetivo	73
8	3.3 Métodología	73
8	3.4 Resultados	75
8	3.5 Discusión	79
8	3.6 Conclusiones.	81
9.	Conclusiones	83
10.	Agradecimientos	84

11. Referencias85
12. Anexos
Índiaa da figuras
Índice de figuras.
Figura. 1 Área de estudio, los puntos color negro indican la ubicación de los arrecifes donde se realizó el
muestreo dentro la poligonal en el parque nacional arrecifes de Cozumel
Figura. 2. Extracción de especies. A) extensión espacial del ortomosaico para generar la malla (1m*1m).
b) capa de centroides de colonias identificadas por parcela, C) Malla final para extraer colonias
presentes
Figura. 3 Área total caracterizada por ortomosaicos en los arrecifes del PNAC20
Figura. 4. Número de colonias de corales escleractinios identificados en ortomosaicos por arrecifes en el
PNAC
Figura. 5 Porcentaje de tejido vivo agrupado por grupo morfofuncional en cada uno de los sitios de
muestreo Los porcentajes están estandarizados con respecto al área total muestreada
Figura. 6 Porcentaje de cobertura total por grupo morfofuncional
Figura. 7 Estimación de riqueza mediante el estimador no paramétrico Chao2, la línea punteada indica el
número de especies observadas en el sitio
Figura. 8 Resultados de la función de Ripley con corrección de borde, evaluada para la especie Agaricia
agaricites. Se observa una curva característica de un patrón de agregación. La línea punteada color roja
es la k esperada a un patrón aleatorio, la banda de color gris muestra la envolvente de los límites
superior e inferior de los valores esperados tomando la desviación estándar. La línea oscura continua es
el valor de k observado en los datos evaluados
Figura. 9 Función de Ripley con corrección de borde, evaluada para la especie Monstastrae cavernosa.
Se observa una curva característica de un patrón de agregación. La línea punteada color roja es la k esperada a un patrón aleatorio, la banda de color gris muestra la envolvente de los límites superior e
inferior de los valores esperados tomando una desviación estándar. La línea oscura continua es el valor
de k observado en los datos evaluados
Figura. 10 Colonias de corales escleractinios identificados en un ortomosaico de alta resolución (1,3
mm/píxel) a). digitalización e identificación de colonias de coral b) archivo vectorial de colonias
identificadas, (porites porites, PPOR; porites astreoides, PAST)
Figura. 11 Protocolos de muestreo simulados siguiendo el fondo bentónico del ortomosaico para evaluar
coberturas, riqueza y abundancia de corales escleractinios
Figura. 12 Transecto simulado, método video transecto. La línea negra es una polilínea que simula un
transecto sobre el fondo. Cada recuadro rojo representa un fotograma40
Figura. 13 Extracción de identidades sobre 13 puntos aleatorios en un fotograma, cada punto evalúa la
presencia o ausencia de corales escleractinios
Figura. 14 Línea de transecto simulada, los puntos de color rojo son evaluaciones de identidad del
sustrato con distancias de 10 cm entre cada evaluación
Figura. 15 Aporte relativo en porcentaje de las especies de corales escleractinios dominantes por

protocolo evaluado.......45

valor más bajo y PIT el valor más alto, la letra denota diferencia significativa47
Figura. 17 Riqueza de especies promedio por protocolo (+- error estándar). Fotogrametría submarina
registró el mayor número de especies, la letra denota diferencia significativa detectada en las
comparaciones pareadas (p < 0,05)
Figura. 18 Media de las abundancias de colonias por método (+- erros estandar). Video transecto y
fotogrametría submarina registraron las mayores abundancias, la letra denota diferencias significativas
detectadas en la comparación pareada (p<0,05)50
Figura. 19 Complejidad estructural por arrecife de coral, método de cadena
Figura. 20 Complejidad estructural geomorfológica de varios arrecifes. Yucab y Francesa presentan los
valores más altos. Las barras indican el rango intercuartílico por sitio
Figura. 21 Complejidad estructural inherente de varios arrecifes. Colombia y Francesa presentan los
valores más elevados. Las barras indican el rango intercuartílico
Figura. 22 Complejidad estructural geomorfológica considerando únicamente espacios con tejido vivo.
Las barras representan el rango intercuartílico64
Figura. 23 Complejidad estructural inherente considerando únicamente espacios con tejido vivo. Las
barras representan el rango intercuartílico
Figura. 24. Complejidad estructural inherente solo tejido, por grupo morfofuncional, las barras muestran
el rango intercuartílico, las letras denotan diferencias significativas (p<0.05)
Figura. 25 a) Ortomosaico, b) análisis de pendientes en DTM, c) clasificación de pendientes, los puntos
muestran los centroides de las especies
Figura. 26 Porcentaje de área por tipos de relieve presentes en los arrecifes del PNAC75
Figura. 27 Frecuencia de colonias de especies agregadas en relación con la clase de pendiente en la cual
se distribuyen77
Figura. 28 Número de colonias identificadas por especies acorde a su ubicación por clase
Índice de tablas
Índice de tablas Tabla 1. Listado de especies de corales escleractinios y área total de las colonias identificadas en cada
Tabla 1. Listado de especies de corales escleractinios y área total de las colonias identificadas en cada
Tabla 1. Listado de especies de corales escleractinios y área total de las colonias identificadas en cada sitio, n indica el número de colonias identificadas totales por sitio. En la parte inferior se presentan las
Tabla 1. Listado de especies de corales escleractinios y área total de las colonias identificadas en cada sitio, n indica el número de colonias identificadas totales por sitio. En la parte inferior se presentan las sumatorias del área de cobertura de coral, el área total de ortomosaico por sitio y se deriva el
Tabla 1. Listado de especies de corales escleractinios y área total de las colonias identificadas en cada sitio, n indica el número de colonias identificadas totales por sitio. En la parte inferior se presentan las sumatorias del área de cobertura de coral, el área total de ortomosaico por sitio y se deriva el porcentaje de tejido vivo. Junto al nombre de cada especie se presenta el acrónimo para describirla 22 Tabla 2. Especies de corales escleractinios identificadas agrupadas en grupos morfofuncionales conforme al protocolo AGRRA (Lang et al., 2012)
Tabla 1. Listado de especies de corales escleractinios y área total de las colonias identificadas en cada sitio, n indica el número de colonias identificadas totales por sitio. En la parte inferior se presentan las sumatorias del área de cobertura de coral, el área total de ortomosaico por sitio y se deriva el porcentaje de tejido vivo. Junto al nombre de cada especie se presenta el acrónimo para describirla 22 Tabla 2. Especies de corales escleractinios identificadas agrupadas en grupos morfofuncionales
Tabla 1. Listado de especies de corales escleractinios y área total de las colonias identificadas en cada sitio, n indica el número de colonias identificadas totales por sitio. En la parte inferior se presentan las sumatorias del área de cobertura de coral, el área total de ortomosaico por sitio y se deriva el porcentaje de tejido vivo. Junto al nombre de cada especie se presenta el acrónimo para describirla 22 Tabla 2. Especies de corales escleractinios identificadas agrupadas en grupos morfofuncionales conforme al protocolo AGRRA (Lang et al., 2012)
Tabla 1. Listado de especies de corales escleractinios y área total de las colonias identificadas en cada sitio, n indica el número de colonias identificadas totales por sitio. En la parte inferior se presentan las sumatorias del área de cobertura de coral, el área total de ortomosaico por sitio y se deriva el porcentaje de tejido vivo. Junto al nombre de cada especie se presenta el acrónimo para describirla 22 Tabla 2. Especies de corales escleractinios identificadas agrupadas en grupos morfofuncionales conforme al protocolo AGRRA (Lang et al., 2012)
Tabla 1. Listado de especies de corales escleractinios y área total de las colonias identificadas en cada sitio, n indica el número de colonias identificadas totales por sitio. En la parte inferior se presentan las sumatorias del área de cobertura de coral, el área total de ortomosaico por sitio y se deriva el porcentaje de tejido vivo. Junto al nombre de cada especie se presenta el acrónimo para describirla 22 Tabla 2. Especies de corales escleractinios identificadas agrupadas en grupos morfofuncionales conforme al protocolo AGRRA (Lang et al., 2012)
Tabla 1. Listado de especies de corales escleractinios y área total de las colonias identificadas en cada sitio, n indica el número de colonias identificadas totales por sitio. En la parte inferior se presentan las sumatorias del área de cobertura de coral, el área total de ortomosaico por sitio y se deriva el porcentaje de tejido vivo. Junto al nombre de cada especie se presenta el acrónimo para describirla 22 Tabla 2. Especies de corales escleractinios identificadas agrupadas en grupos morfofuncionales conforme al protocolo AGRRA (Lang et al., 2012)
Tabla 1. Listado de especies de corales escleractinios y área total de las colonias identificadas en cada sitio, n indica el número de colonias identificadas totales por sitio. En la parte inferior se presentan las sumatorias del área de cobertura de coral, el área total de ortomosaico por sitio y se deriva el porcentaje de tejido vivo. Junto al nombre de cada especie se presenta el acrónimo para describirla 22 Tabla 2. Especies de corales escleractinios identificadas agrupadas en grupos morfofuncionales conforme al protocolo AGRRA (Lang et al., 2012)
Tabla 1. Listado de especies de corales escleractinios y área total de las colonias identificadas en cada sitio, n indica el número de colonias identificadas totales por sitio. En la parte inferior se presentan las sumatorias del área de cobertura de coral, el área total de ortomosaico por sitio y se deriva el porcentaje de tejido vivo. Junto al nombre de cada especie se presenta el acrónimo para describirla 22 Tabla 2. Especies de corales escleractinios identificadas agrupadas en grupos morfofuncionales conforme al protocolo AGRRA (Lang et al., 2012)
Tabla 1. Listado de especies de corales escleractinios y área total de las colonias identificadas en cada sitio, n indica el número de colonias identificadas totales por sitio. En la parte inferior se presentan las sumatorias del área de cobertura de coral, el área total de ortomosaico por sitio y se deriva el porcentaje de tejido vivo. Junto al nombre de cada especie se presenta el acrónimo para describirla 22 Tabla 2. Especies de corales escleractinios identificadas agrupadas en grupos morfofuncionales conforme al protocolo AGRRA (Lang et al., 2012)

Tabla 6. Especies dominantes en términos de cobertura por protocolo, Agaricia agaricites (AAGA),
Agaricia tenuifolia (ATEN), Orbicella annularis (OANN), Porites astreoides (PAST), Porites porites (PPOR),
Siderastrea siderea (SSID)
Tabla 7. Lista de especies registradas por método, las casillas vacías indican que la especie no fue
encontrada por el protocolo48
Tabla 8. complejidad estructural, método de la cadena por parcela en los arrecifes del PNAC61
Tabla 9. Clases asignadas por rango de pendientes sobre el modelo digital del terreno de acuerdo con la
clasificación de Zuidam et al. 198673
Tabla 10. Arreglo de distribución espacial de las especies agregadas (retomada de capitulo uno), las
celdas color rojo denotan a las especies que presentan agregación espacial, las celdas de color verde
indican un patrón aleatorio y las celdas sin coloración indican ausencia de la especie o las el número de
colonias fueron menor a 20 (<i>Agaricia agaricites</i> (AAGA), <i>Agaricia humilis</i> (AHUM), <i>Agaricia tenuifolia</i>
(ATEN), Eusmilia fastigiata (EFAS), Favia fragum (FFRA), Montastraea cavernosa (MCAV), Orbicella
annularis (OANN), Orbicella faveolata (OFAV), Porites astreoides (PAST), Porites porites (PPOR),
Siderastrea radians (SRAD), Siderastrea siderea (SSID) y Porites furcata (PFUR))76
Tabla 11. Comparación a posteriori, frecuencias por clase de relieve. Los asteriscos indican una
diferencia significativa entre los pares de clases77

Resumen.

En este trabajo se realizó la caracterización de la comunidad de corales escleractínios en seis arrecifes ubicados en el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC) mediante el uso de fotogrametría digital submarina, la cual integra imágenes digitales, algoritmos Structure from Motion y análisis en un ambiente espacialmente explícito. Se mapearon en promedio 450 m² del fondo bentónico en cada arrecife, obteniéndose ortomosaicos de alta resolución espacial, los cuales fueron la base para digitalizar colonias de las distintas especies de corales presentes en cada arrecife, y evaluar la cobertura, riqueza específica y abundancia. Se aprovechó la ventaja de trabajar en un sistema referenciado y se evaluó la distribución espacial de las distintas especies identificadas. De manera general se observó una cobertura de c.a. 6 % y doce especies dominantes en términos de abundancia y cobertura coralina (principalmente no masivas). De este capítulo, se publicó el artículo "Size-frequency distribution of coral assemblages in insular shallow reefs of the Mexican Caribbean using underwater photogrammetry" en la revista Peer J. Los archivos de las especies digitalizadas en el área mencionada se utilizaron para comparar, mediante simulaciones, el equivalente a las técnicas de muestreo para arrecifes de coral descritas en los protocolos Atlantic and Gulf Reef Rapid Assesment (AGRRA), Punto de Intersección y Video transecto, considerando la información sobre la comunidad de corales escleractíneos. Encontramos que la fotogrametría submarina detecta mayor abundancia de colonias y riqueza de especies, pero menor cobertura de coral, lo que parece indicar que los protocolos de muestreo comparados sobreestiman cobertura de coral y subestiman la riqueza, bajo el escenario actual de los arrecifes del caribe. Estas observaciones se publicaron en el artículo "Comparison of Standard Caribbean Coral Reef Monitoring Protocols and Underwater Digital Photogrammetry to Characterize Hard Coral Species Composition, Abundance and Cover" en la revista Frontiers in Marine Science.

En cada arrecife además de los ortomosaicos se obtuvieron modelos de elevación digital. En dichos modelos se aplicó un filtro mediante wavelets para obtener lo equivalente a un modelo digital del terreno (MDT) y la complejidad estructural de los elementos superficiales en el arrecife de coral. Los principales grupos morfofuncionales que proveen complejidad estructural inherente en los arrecifes del PNAC son agaricias y ramificados.

Por último, se caracterizó la microtopografía del relieve arrecifal de cada uno de los MDT de cada arrecife. Se clasificaron desde topografías suaves hasta moderadamente escarpadas a fuertes, para determinar la influencia del relieve sobre las especies de corales escleractineos que presentan agregaciones en los arrecifes del PNAC.

1. Introducción

Los arrecifes de coral constituyen uno de los ecosistemas marinos más diversos (Jackson JBC, 2014). Aunque cubren tan solo el 0,01 de la superficie del planeta (Spalding et al., 2001), albergan alta diversidad de grupos taxonómicos, que es comparable a la observada en selvas o bosques tropicales (Paulay, 1997).

Los arrecifes de coral se distribuyen principalmente entre los 30° de latitud a nivel global. Los rangos de temperatura óptimos para su desarrollo varían entre los 26 y 28°C (Huston, 1985). Proporcionan amplia variedad de bienes y servicios ambientales, como la provisión de proteína, protección costera, proveen espacios clave para el refugio, alimentación y reproducción de especies de peces de importancia comercial (Moberg et al., 1999). Además, dan soporte a diferentes actividades económicas, tales como la industria turística en zonas costeras entre otras (Spalding et al., 2017). Tan solo en el año 2014, el valor anual estimado de los arrecifes de coral fue de 352,000 dólares por hectárea al año al considerar servicios como protección ante erosión costera e ingresos por turismo (Costanza et al., 2014). No obstante, a pesar de su importancia ecología y económica, estos ecosistemas se encuentran seriamente amenazados debido a perturbaciones de origen humano, como el desarrollo costero, sobreexplotación pesquera, extracción de organismos, introducción de especies exóticas, eutrofización, contaminación y turismo (Hubbard, Dennis K., 2015). También se ven sometidos a perturbaciones relacionadas con el cambio climático global, como el aumento de la temperatura y la acidificación del agua de mar, que pueden provocar eventos masivos de blanqueamiento y reducción de la densidad del esqueleto calcáreo de los corales, respectivamente (Hamylton et al., 2019). Además, son afectados por fenómenos naturales tales como los huracanes y tormentas tropicales, que en recientes años han sido registrados con mayor frecuencia e intensidad (Lugo-Fernández et al., 2010).

La sinergia de estos factores de estrés sobre los arrecifes de coral ha provocado un rápido deterioro de las comunidades que los conforman, afectando principalmente a los corales escleractineos (Moberg et al., 1999; Jackson et al., 2001; Hughes et al., 2003). Los corales escleractineos son el componente principal para la construcción de un arrecife coralino, y la

cobertura de tejido vivo de los corales es un indicador directo de la salud de un arrecife de coral. Los corales también son la materia prima que otorga tridimensionalidad a un arrecife de coral, lo cual es un indicador de su complejidad estructural (Alvarez-Filip, L. et al., 2011).

En la región arrecifal del Caribe se ha reportado una pérdida en cobertura de tejido vivo de coral de hasta del 80 % en tan solo cuatro décadas (Gardner et al., 2003), para 2019 las coberturas reportadas son del 15-20 % aproximadamente a la par se ha observado un aparente incremento en algas carnosas (Rioja-Nieto et al., 2019), lo que a su vez ha ocasionado una disminución significativa de la estructura tridimensional y complejidad estructural (Alvarez-Filip et al., 2009b).

Esto ha generado la necesidad de estudios sobre arrecifes de coral en los recientes años, así como la generación de estrategias para conservación y monitoreo del cambio en la condición de las comunidades de coral (Gardner et al., 2003; Wilkinson, 2008). Destacan programas de evaluación y monitoreo rápido tales como, GCRMN (por sus siglas en inglés, Global Coral Reef Monitoring Network) y Reef Check, AGRRA (por sus siglas en inglés, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment, FKNMSP (por sus siglas en inglés, Florida Keys National Marine Sanctuary Program), que se basan en la estimación in situ de la de la cobertura de diferentes grupos bentónicos, principalmente de corales escleractineos, y en algunos casos complementados con la evaluación de las comunidades de peces. Las escalas espaciales de estudio van desde la escala local a la regional. Una amplia variedad de unidades muestréales han sido tradicionalmente implementadas, tales como cuadrantes, transectos en banda, ya sea para registro *in situ* de la información de los grupos bentónicos de interés o a través de fotografías y/o video para su posterior análisis en escritorio (Aronson et al., 1994; Hill et al., 2004). A escala fina resalta el uso de fotocuadrantes fijos y recientemente fotogrametría submarina (Couch Courtney S. et al., 2021; Urbina-Barreto et al., 2021).

En años recientes ha sido de particular interés el ampliar el conocimiento sobre la geometría del arrecife, tanto externamente (biota superficial), como internamente (estructura física) (Stoddart, 1978). La geometría arrecifal hace referencia a la componente física de la matriz calcárea, producto de la historia de vida del arrecife (Kuffner et al., 2016).

En la parte superficial que comprende todos los componentes bióticos, existen diversos protocolos de monitoreo que permiten obtener información sobre la condición de las comunidades coralinas y otros grupos bentónicos a lo largo de gradientes temporales y/o espaciales, como los previamente mencionados (AGRRA, REEF Check etc.) (McField et al., 2007; Lang. et al., 2018). No obstante y gracias a los avances tecnológicos, recientemente han surgido, nuevos métodos que combinan el registro fotográfico e implementación de algoritmos como structure for motion (SfM) (Burns et al., 2016; Ferrari et al., 2016; House et al., 2016; Prado et al., 2019; Price et al., 2019) para generar ortomosaicos de alta resolución y modelos tridimensionales del área de interés, resaltando ventajas que permiten describir a escalas espaciales anteriormente no exploradas, las características y estructura de la comunidad arrecifal.

La aplicación de los métodos antes descritos permite el planteamiento de nuevas hipótesis sobre las relaciones espaciales de organismos arrecifales y su forzamiento por características ambientales (Schutte et al., 2010; Price et al., 2019; Jackson JBC, 2014), como competencia por espacio, depredadores, entre otros. Las teorías ecológicas contrastadas actuales (ej. Janzen-Connell) contemplan patrones espaciales, tales como densidades y agregaciones asociadas a los parentales, depredadores, ambiente etc. y asumen un papel importante en la conformación de los ensambles de las comunidades, así como en su dinámica y funcionalidad ecológica (Wiegand, 2014).

Identificar estos patrones permite hacer inferencias sobre los procesos que intervienen en el funcionamiento y estructura de las comunidades y ecosistemas (Wiegand, 2014). En arrecifes coralinos del Indo-Pacífico se ha observado que los patrones de distribución espacial de algunas especies de corales duros no son de manera azarosa, si no que probablemente respondan a procesos biológicos y/o ambientales, tales como reproducción y competencia (Foley et al., 2005; Edwards et al., 2017). De la misma forma, si bien se conoce que algunas especies de coral se relacionan de manera importante a la complejidad estructural del arrecife (Alvarez-Filip, L. et al., 2011), aún se desconoce la contribución relativa de las especies y grupos morfofuncionales a la complejidad estructural, lo cual es importante a determinar dado los cambios en la estructura de

la comunidad arrecifal como resultado de perturbaciones naturales, antropogénicas y de variación ambiental (Alvarez-Filip, L. et al., 2011; Burns et al., 2015b).

Este trabajo se compone de cuatro capítulos. El primer capítulo se centra en la caracterización de la comunidad de corales escleractineos del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC), para determinar la cobertura de tejido vivo y evaluar la distribución espacial de las especies, como agregaciones de colonias mediante técnicas de fotogrametría digital submarina.

En el capítulo dos, considerando la información sobre la comunidad de corales escleractíneos (riqueza específica, abundancia y cobertura), se compara la fotogrametría digital submarina con los protocolos tradicionales de muestreo arrecifal, como el protocolo de Punto de Intersección (PIT), el protocolo de Video-Transecto y los métodos empleados por el Protocolo Atlantic and Gulf Reef Rapid Assesment (AGRRA) para estimar cobertura de corales. Parte importante de este capítulo es el contraste de los resultados obtenidos a partir de fotogrametría digital y la simulación de las diferentes técnicas de muestreo mencionadas anteriormente, usando como base de estudio los ortomosaicos generados en este trabajo, para la obtención de las respectivas unidades muestréales a contrastar.

En el capítulo tres, se determinó la relación entre los grupos morfofuncionales de corales escleractineos y su aporte relativo a la complejidad estructural arrecifal a partir de construir digitalmente la estructura tridimensional de arrecifes someros muestreados en el PNAC. Además, se analizan las relaciones espaciales entre los organismos, su contribución a la complejidad estructural y su relación con características ambientales a escalas espaciales no examinadas anteriormente.

En el capítulo cuatro se evalúa la influencia del relieve sobre las especies de corales escleractineos que presentaron agregaciones en los arrecifes del PNAC, para lo cual se caracteriza el tipo de relieve dominante en los arrecifes, se clasificaron desde topografías suaves hasta moderadamente escarpadas a fuertes, además se analiza la importancia de la heterogeneidad del relieve y el asentamiento de las especies agregadas.

2. Marco Teórico

2.1. ¿Qué son los corales?

Los corales son antozoos, organismos del filo Cnidaria. Los antozoos comprenden más de 6.000 especies conocidas, donde los corales pétreos (escleractinios) constituyen el mayor orden de antozoos y son los principales responsables de fundar las bases y construir las estructuras de los arrecifes. En su mayoría, los corales escleractinios son organismos coloniales compuestos por cientos o miles de individuos, llamados pólipos (R. S. K. Barnes, 1999).

En términos geológicos los arrecifes son estructuras calcáreas complejas, compuestas por organismos constructores, biota asociada y sedimentos biogénicos. Una de las características derivada de su complejidad estructural asociada a la matriz calcárea, es la formación de una estructura topográfica tridimensional (complejidad estructural), siendo relevante para otras comunidades arrecifales (Graham, 2014). De acuerdo con su origen se pueden clasificar (Darwin, 1842; Daly, 1915; Ernesto A. Chavez, 1987) en atolones, arrecifes marginales y arrecifes de barrera.

Los corales no toleran amplios rangos de salinidad, la mayoría de las especies se desarrolla en el rango 34-36 unidades de salinidad (UPS, por sus siglas en inglés) (Hubbard, D.K., 2015). Su rango de temperatura es de 18°C a 36°C, con un rango óptimo entre los 26°C-28°C y en un rango de profundidades de 0-30 metros, en el rango de profundidad anterior se les conoce como someros a mayores profundidad (>30) se les conoce como arrecifes mesofóticos (Lesser et al., 2009).

2.2. Geomática

El término geomática fue acuñado por la universidad Laval de Canadá a inicios de los años ochenta. Este nuevo concepto se definió como un enfoque sistemático y multidisciplinario, en el que se integra la selección de técnicas adecuadas para colecta, almacenamiento, integración, modelación, análisis, despliegue y distribución de datos espaciales de diferentes fuentes con ubicación espacial precisa, continua y en formato digital (Pagiatakis, 2013).

Gomarasca (2009) define disciplinas y técnicas que constituyen en general a la geomática las cuales se enlistan a continuación.

- 1. Ciencias computacionales: Procesan y presentan información mediante el desarrollo de instrumentos, métodos, modelos y sistemas.
- 2. Geodesia: Determina el tamaño y forma del planeta, definiendo la superficie de referencia en su forma real.
- 3. Topografía: Hace uso de técnicas de levantamiento de superficies combinando técnicas geodésicas midiendo y representado a detalle la superficie terrestre en el plano horizontal y vertical.
- 4. Cartografía: Provee de herramientas para la representación espacial de formas y fenómenos mediante grafos o representaciones numéricas.
- 5. Fotogrametría: Determinación espacial de objetos y formas mediante la medición en imágenes.
- 6. Percepción Remota: Provee algoritmos y métodos en la adquisición remota de información ambiental y territorial.
- 7. Sistema de Posicionamiento Global: Adquisición de la posición tridimensional de objetos en tiempo real y en distintas condiciones.
- 8. Sistemas de información geográfica: Combinación robusta de instrumentos capaces de recibir, grabar, transformar, representar y procesar información georreferenciada.
- 9. Sistema de soporte y decisión: Implementación de un SIG robusto, creando escenarios basados en modelaciones, ofreciendo soluciones a tomadores de decisiones.
- 10. Sistema experto: Considera instrumentos capaces de imitar procesos cognitivos de los expertos y su capacidad para gestionar la complejidad de la realidad mediante procesos interdependientes de abstracción, generalización y aproximación.
- 11. WebGIS: Para la distribución de datos geográficos, almacenados en equipos dedicados tomando en cuenta la complejidad de la arquitectura de red.

12. Ontología: Para especificar conceptualmente, proveer la descripción de conceptos y relaciones de elementos existentes entre varios elementos, grupos, entidades o clases.

Los sistemas de Información geográfica (SIG) se definen como un sistema que integra hardware y software, el cual fue diseñado para soportar la captura, almacenamiento, comprobación, integración, manipulación, análisis y visualización de datos u objetos referenciados espacialmente (Jain, 2009). En 1962 se diseñó el primer sistema "formal" de información geográfica para aplicaciones relacionadas con el uso de recursos naturales por el gobierno de Canadá (Jain, 2009). De acuerdo con Wilson et al. (2008) los componentes de un SIG se dividen en Hardware (equipo donde opera el SIG). En la actualidad los programas de SIG se pueden ejecutar en una amplia gama de equipos, desde servidores hasta computadores personales usados en red o en forma personal. Software el cual está constituido por los programas de SIG que proveen las funciones y las herramientas necesarias para almacenar, analizar y desplegar la información geográfica. Los datos constituyen la parte más importante de un sistema de información geográfica. Los datos geográficos y tabulares pueden ser adquiridos por quien implementa el sistema de información, así como por terceros que ya los tienen disponibles. El SIG integra los datos espaciales con otros recursos de datos y puede incluso utilizar los manejadores de base de datos más comunes para manipular/ordenar la información geográfica. El recurso humano es constituido por el personal que opera, desarrolla y administra el sistema, además establece planes para aplicarlo en problemas del mundo real.

2.3 Percepción remota.

Percepción remota se define como la ciencia que permite adquirir información de objetos sin tener contacto físico con estos. Esto debido a la existencia o la generación de un campo de fuerza entre un sensor y el objeto, la generación de este campo puede ser por ondas mecánicas en un medio sólido (sismología), líquido (ondas) o energía del espectro electromagnético (Hedley et al., 2016).

El principio de percepción remota usando el espectro electromagnético consiste en tener una fuente emisora de energía (natural o artificial), un sensor que capta la energía y un sistema de almacenamiento que permita plasmar los valores de energía en un arreglo matricial. Estos valores son transformados a imágenes y posteriormente analizados mediante distintas técnicas (Konecny, 2014). Algunas de las características que dotan de versatilidad son visión sinóptica de la superficie terrestre. Observaciones periódicas que permiten hacer comparaciones y actualización de datos a lo largo del tiempo. Adquisiciones multi e hiperespectrales. Destacando su aplicación en la producción de mapas temáticos, topográficos y el estudio de ecosistemas.

En el ámbito de los sensores, existen dos tipos (Chuvieco, 1990), pasivos los cuales registran la intensidad de energía electromagnética reflejada proveniente del sol o emitida por la Tierra (ej. cámaras fotográficas, escáneres) y sensores activos, los cuales cuentan con una fuente de radiación artificial (ej. lidar, radar).

Los sensores de acuerdo con las características del espectro electromagnético se dividen en, óptico (rango espectral en el intervalo de 0,3 a 15 μ , típico de la teledetección pasiva), pancromática (una banda incluyendo el rango visible y en algunos casos la parte de infrarrojo cercano), multiespectral (2-9 bandas espectrales), super-espectrales (10-16 bandas espectrales), hiperespectral (más de 16 bandas espectrales), radar (microondas que van desde 1 mm a 1 m de longitud de onda). Este último constituye una herramienta de teledetección activa que puede funcionar con simple o multi- polarización y con simple o múltiple ángulo de incidencia, en una sola frecuencia o multi-frecuencia.

Como complemento en la percepción remota, la fotogrametría se divide en fotogrametría terrestre, aérea y recientemente en subacuática (Shervais, 2016).

Por método de captura, se clasifica en fotogrametría analógica y fotogrametría digital. La primera se entiende como la determinación precisa de un objeto en el espacio, mediante la utilización de fotografías, con la utilización directa de la mismas, creando modelos estereoscópicos, reconstruyendo el modelo en sistemas ópticos o mecánicos. Por otro lado, la fotogrametría digital, utiliza como dato de entrada las fotografías previamente transformadas a formato digital, reconstruyendo así mismo el modelo espacial de forma numérica o digital.

Una de las principales ventajas de este método es la obtención de volúmenes (modelos 3d) y coordenadas espaciales de los objetos o zonas evaluadas (Aber et al., 2010). El proceso general

para obtener volumen, dimensiones y posiciones se realiza en etapas (Shervais, 2016), donde se engloban los procesos que se describen a continuación (Schönberger et al., 2016).

- Extracción de características en imágenes: extracción de puntos únicos en cada imagen llamados keypoints, usando algoritmos propios de visión artificial (ej. Transformación de características invariantes a la escala (SIFT por sus siglas en ingles), Puntos clave binarios robustos, invariantes y escalables (BRISK por sus siglas en inglés), entre otros).
- 2. Pareo de puntos: en este paso se buscan las características (keypoints) en imágenes adyacentes y se construye una matriz fundamental.
- 3. Ajuste de bloque: Se realiza un ajuste refinado sobre la matriz fundamental, tomando en cuenta los errores ópticos propios a la cámara y posiciones de captura, adicionalmente se almacena una etiqueta geográfica para escalar el modelo.
- 4. Construcción de nube de puntos y estimación de profundidad: este proceso usa algoritmos de visión estereoscópica, se genera un modelo tridimensional, donde cada imagen tiene un correspondiente de profundidad y la fusión de imágenes genera la nube de puntos.
- 5. Modelo de elevación digital: se genera una triangulación en la nube de puntos sobre una rejilla, generando una capa ráster en la cual cada pixel almacena su posición (x,y,z).
- 6. Ortomosaico: En cada imagen se corrige la distorsión por altura con el modelo de elevación digital, al final se unen formando una imagen conteniendo toda la escena en color verdadero.

2.4 Análisis espacial

El análisis espacial integra técnicas y métodos para el estudio de eventos, cada evento contiene información espacial que permite evaluar interacciones, correlaciones y modelar en espacio y tiempo (Gelfand. et al., 2010; Fischer, 2015). Se dividen en métodos enfocados al uso de propiedades de primer orden (densidad de puntos) y segundo orden (relaciones entre puntos).

En este sentido, la función de Ripley es un método de segundo orden que permite evaluar patrones de agregación en un conjunto de datos y se define como (Baddeley et al., 1993):

Ecuación 1

$$K(h) = \frac{1}{\lambda}E(n)$$

donde n es el número de eventos a una distancia menor que h de un evento aleatorio cualquiera. La intensidad λ se añade para eliminar la influencia de la densidad, ya que el valor esperado de puntos a una distancia dada tiene relación directa con dicha densidad.

Uno de los estimadores de la función K es (Baddeley, Moyeed et al. 1993):

Ecuación 2

$$\widehat{K}(h) = \frac{1}{\lambda^2 A} \sum_{i=1}^{N} \sum_{j=1, j \neq i}^{N} I_h(d_{ij})$$

siendo l_h una función indicadora de la forma:

Ecuación 3

$$l_{h}(d_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{si } d_{ij} \leq h \\ 0 & \text{si } d_{ij} > h \end{cases}$$

Donde d es una distancia de análisis.

En este estimador no se consideran los efectos de borde, y aquellos puntos situados cerca de la frontera de la zona de estudio tendrán estimaciones inferiores a las reales. Por ello se corrige el estimador por medio de la siguiente ecuación:

Ecuación 4

$$\widehat{K}(h) = \frac{1}{\lambda^2 A} \sum_{i=1}^{N} \sum_{j=1, j \neq i}^{N} \frac{I_h(d_{ij})}{w_{ij}}$$

El valor w_{ij} pondera los distintos puntos en función de su distancia al borde de la zona de estudio (Ripley, 1977; Fischer, 2015).

3. Justificación del trabajo

Las amenazas a la salud de los arrecifes de coral arrecifes son derivadas de factores de estrés de origen antropogénico y en su caso, naturales por el incremento en intensidad y duración (p.e. huracanes) poniendo en riesgo la salud de estos ecosistemas (Steffen et al., 2011).

En particular, los arrecifes de la región del Caribe mexicano son fuertemente afectados por desarrollos turísticos costeros, contaminación y sobrepesca (Rioja-Nieto et al., 2018). Así mismo, los arrecifes coralinos en los últimos años han sido fuertemente afectados por brotes de nuevas enfermedades que han reducido la diversidad de especies de corales y por tanto su cobertura de coral vivo, con un efecto negativo en la estructura tridimensional o complejidad estructural arrecifal (Green et al., 2000; Jackson JBC, 2014).

El manejo y conservación de sistemas arrecifales demanda conocimiento detallado para la implementación de políticas adecuadas a nivel local. El conocer los factores causantes en el cambio de las poblaciones arrecifales permite evaluar la probabilidad de cambio o desaparición de individuos, así como seguir los procesos de fragmentación y supervivencia parcial (Edmunds, 2015). Como medida de mitigación a la degradación y eventos de epizootia, como la enfermedad de perdida de tejido coralino (SCTLD por sus siglas en inglés) (Estrada-Saldívar et al., 2021) que afectó a la mayoría de los arrecifes del Caribe, se evoca a estrategias, como el cierre del del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC) en 2019 por la administración (CONANP, 2019). Sin embargo, son acciones de adaptación y no de mitigación, por ende, el entender con detalle el estado de la comunidad arrecifal es una necesidad, no obstante, una de las razones lo cual limita su estudio, es el alto costo de monitoreo y la resolución de los datos requeridos. En este sentido, los avances tecnológicos en captura de imágenes y proceso de cómputo coadyuvan, al facilitar la obtención de fotomosaicos a alta resolución. A la par, el desarrollo de métodos de análisis fotogramétrico digital conocidos como "structure from motion" (SfM) permite generar ortomosaicos de ultraresolución espacial (< 10 cm) con precisión centimétrica y construir modelos tridimensionales de la superficie (Westoby et al., 2012; Prado et al., 2019; Price et al.,

2019). Lo cual da la oportunidad de llevar a cabo el planteamiento de nuevas hipótesis y realizar estudios a nivel de individuo en las comunidades coralinas, así como evaluar si hay agregación o dispersión de especies de corales escleractineos.

4. Área de estudio

El estudio se realizó en el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC), ubicado en el municipio de Cozumel a 16.5 km de la costa del estado de Quintana Roo (Figura 1). Cozumel es la segunda isla más poblada de México (88,626 hab. en 2020) (INEGI, 2020). Su principal actividad económica es el turismo, asociado al buceo y a los cruceros turísticos (Solís-Weiss et al., 2007). Para el año 2016 la Isla registró 5 millones de visitantes, así mismo, en las dos últimas décadas la densidad poblacional y el desarrollo urbano en la costa han incrementado considerablemente. Tomando como base 1970 al censo de 2010 la población ha incrementado 10 veces su tamaño, con una tasa anual promedio de 4.2 %, produciendo cambios importantes en el uso de suelo y modificaciones a los ecosistemas de humedales a lo largo del margen occidental (Muñoz, 2015).

Los hábitats marinos en el PNAC contienen una mezcla de arrecifes marginales, arrecifes de parche y corales mixtos sobre sustrato calcáreo duro, con praderas algales y de pastos marinos, así como zonas de manglar. El talud somero sublitoral tiende a ser estrecho y desciende gradualmente desde la costa, encontrándose los arrecifes más desarrollados a lo largo del borde de la plataforma insular suroccidental (Rioja-Nieto et al., 2019).

Las estructuras arrecifales en Cozumel presentan dos tipos de formaciones, arrecifes de borde y de plataforma. Los primeros presentan una consistencia sólida, formando estructuras continuas con una cresta de tres a cuatro metros de altura sobre el borde del talud. Los arrecifes coralinos que predominan de la Punta Sur hacia el norte están constituidos por un conjunto de grandes bloques coralinos, alineados a lo largo del borde y se encuentran separados entre sí por espacios que van desde unos cuantos metros, hasta 50 metros o más. En la parte exterior (frente a las aguas profundas) los macizos calcáreos se pueden extender hasta 50 o 60 m de profundidad (Jordán-Dahlgren, 1979; Rioja-Nieto et al., 2018). Los arrecifes de plataforma en Cozumel se caracterizan por constituir formaciones arrecifales de escaso relieve en comparación con los

arrecifes del borde y su emplazamiento basal rara vez excede los 12 m de profundidad (Jordán-Dahlgren, 1979; Rioja-Nieto et al., 2018).

La mayor parte del año los vientos dominantes son del Este con variaciones en Noreste y Sureste, a excepción de la temporada invernal, cuando la dirección de estos cambia Norte-Noroeste. A finales de otoño e inicios de invierno las condiciones son establecidas por los sistemas frontales fríos, ocasionando condiciones de tormenta en el periodo. Durante los meses de junio-octubre la región es influenciada por el arribo de tormentas tropicales y huracanes. Las masas de agua son características por tener bajo contenido de nutrientes y temperaturas estables. A lo largo del año la temperatura fluctúa entre 23 y 30 °C con promedio de 27.5 °C. La salinidad en la columna de agua se mantiene en un promedio de 34.5 ppm, con algunas variaciones locales debidas a escurrimientos y afloramientos del manto freático (SEMARNAP, 1998).

En los siguientes capítulos se caracterizaron seis arrecifes de coral (Paraíso, Chankanaab, Yucab, Cardona, Francesa y Colombia) mediante la aplicación de técnicas de fotogrametría submarina, los sitios están ubicados dentro la poligonal del PNAC (Figura 1), se analizaron métricas de cobertura coralina, riqueza y abundancia, además se evaluaron las relaciones espaciales entres las colonias de las distintas especies de corales escleractineos. Por último, dado las ventajas de la fotogrametría submarina, se evalúa la complejidad estructural de los organismos superficiales y de la matriz calcárea de cada arrecife usando modelos digitales de elevación de cada arrecife.

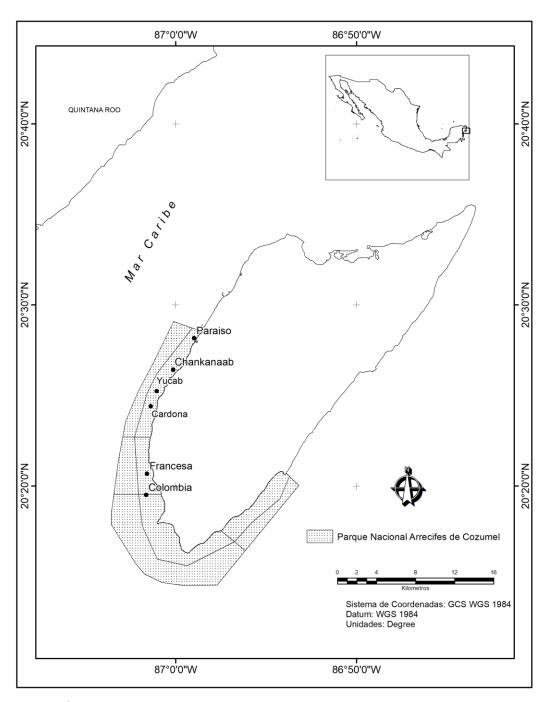


Figura. 1 Área de estudio, los puntos color negro indican la ubicación de los arrecifes donde se realizó el muestreo dentro la poligonal en el parque nacional arrecifes de Cozumel.

5. Capitulo I. Caracterización de patrones de distribución espacial de colonias de corales escleractinios, mediante el uso de técnicas fotogramétricas

5.1. Introducción.

Los estudios de variabilidad espacial en comunidades arrecifales bentónicas se han enfocado principalmente en hacer comparaciones entre sitios y regiones, donde la mayoría de los trabajos se concentra en estudiar variaciones del porcentaje en cobertura de especies (Edwards et al., 2017). Pocos trabajos han explorado los patrones espaciales a nivel de colonias en arrecifes de coral. Por ejemplo Karlson et al. (2007), evalúan patrones de dispersión de ensambles coralinos a varias escalas, partiendo de una escala local (transecto) a un nivel de isla y región. Estos autores encontraron agregaciones significativas en ensambles coralinos a múltiples escalas. A escala local encontraron agregaciones a nivel de transecto y observaron que las agregaciones reducen el número de especies por transecto. Deignan et al. (2015), evaluaron las relaciones espaciales de Xestospongia muta en Conch Reef Florida bajo los supuestos de Janzen-Conell. No encontraron un patrón consistente en su distribución, mientras que Edwards et al. (2017) construyeron un fotomosaico sobre 16 parcelas en el Atolón Palmira en el Pacífico, aplicando métricas de distribución espacial. Los autores encontraron patrones espaciales, manifestando que un gran número de especies de corales escleractinios presentaron agregaciones, con variaciones entre taxones, e incluso parece haber relación dependiente de su abundancia. Mizrahi et al. (2017) estudiaron la relación del coral sol (Tubastrea cocinea) y su invasión a sitios arrecifales en Brasil. Encontraron una relación espacial donde las zonas con mayor riqueza y diversidad fueron los sitios más propensos a invasión. Además, los datos sugieren que la presencia de Carijoa riisei condiciona el establecimiento de coral sol debido a mecanismos de alelopatía. Al-Marayati et al. (2018), evaluaron la distribución y asociación de octocorales respecto a la orientación del sustrato. Los resultados indican preferencia de los individuos a sustratos con superficies verticales, pero también se observan agregaciones en sustratos horizontales o con algún grado de elevación. Prado et al. (2019), hacen uso de técnicas fotogramétricas como SfM para caracterizar el Banco Danois en la reserva marina el Caucho España (mar profundo). Reconstruyen tridimensionalmente el fondo bentónico e identificaron y digitalizaron las colonias

de gorgonias presentes (*Placogorgia sp.*). Encontraron agregaciones a distancias menores de 3.75 m y dispersión en distancias mayores a 10 m. Price et al. (2019) reconstruyeron modelos tridimensionales del fondo bentónico en Cañon Whittard en el Atlántico noreste y encuentran que la rugosidad a escala fina tiene un rol en la dinámica de las comunidades ecológicas de *Lophelia pertusa*. Lesneski et al. (2019) evaluaron la distribución espacial de *Aplysina fistularis* y su asociación con *Elacatinus lori* en Cayo Curley Belice. Encuentran agregaciones en distancias menores a 4.5 m independientemente si estaban ocupadas o no por *E. lori*.

En este contexto, en este capítulo se describe la estructura de la comunidad de los corales escleractinios en seis arrecifes someros del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel, a partir de la construcción de ortomosaicos de alta resolución obtenidos por medio de fotogrametría digital submarina.

5.2. Objetivos.

- Describir la estructura de la comunidad de los corales escleractinios en seis arrecifes someros del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel.
- Caracterizar la distribución espacial de especies de corales escleractinios identificadas en el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel.

5.3. Métodología.

La colecta de datos se realizó en seis arrecifes del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel: Paraíso, Chankanaab, Yucab, Cardona, Francesa y Colombia (Figura 1), sobre el desarrollo coralino en un rango de profundidades que va de los 6 a 14 m. En cada arrecife, se establecieron tres parcelas de c.a. 15 x 30 m cada una (c. a. 150 m²), abarcando aproximadamente un área de 450 m² por arrecife.

Mediante buceo SCUBA, se tomaron imágenes con una cámara Canon G12 equipada con un housing. Las fotografías se tomaron a una distancia promedio de dos metros por arriba de la profundidad media del arrecife. La cámara fue previamente programada para tomar series de 10 fotografías (1/s) cada vez que el operador accionaba la cámara. Cada parcela fue delimitada usando marcas como puntos de control, que consistieron en cuadrantes de policloruro de vinilo (PVC) de 0.60 x 0.60 m (ver anexo, figuras A19 a figura A21). En el punto central de cada marca

se tomó la profundidad auxiliándose de la computadora de buceo. Las marcas se usaron como referencia visual para el operador, con el objeto nadar a una velocidad promedio de cinco metros por minuto en líneas paralelas permitiendo obtener un alto porcentaje de sobrelapamiento (≈ 80 %) entre imágenes adyacentes (Edwards et al., 2017; Hernández-Landa et al., 2020).

El levantamiento fotográfico de cada parcela se realizó en dos etapas, en la primera etapa se realizó un barrido del área iniciando a partir del metro 0 hasta el metro 16, siguiendo una cinta métrica colocada sobre el fondo como referencia. Durante la segunda etapa de barrido se realizó iniciando en el metro 14 hasta el metro 30. La corriente durante el levantamiento fotográfico en arrecife Cardona, impidió completar el levantamiento de toda el área de la parcela, por lo tanto, solo se obtuvieron fotografías de la primera sección (metro 0 al 16).

5.3.1 Construcción de ortomosaicos y modelos tridimensionales

El conjunto de imágenes de cada sitio fue procesado utilizando el software Agisoft Metashape v 1.5 (http://www.agisoft.com/). El proceso se realizó por segmentos divididos del metro 0 al 16 y del 14 al 30. El primer paso del procesamiento consistió en alinear las imágenes de ambos segmentos y ubicar los puntos de control (marcas de centro) en cada una de las esquinas inferiores y superiores.

Las marcas fueron tomadas como referencias para alinear las nubes de puntos en ambos segmentos y posteriormente unirlas para formar una sola nube de puntos por parcela. En la nube puntos final se insertaron puntos de control, tomando como referencia las marcas de PVC de 60 * 60 cm, para contar con una escala de referencia. Posteriormente se realizó una re-optimización en los modelos para calibrar horizontalmente (ejes X, Y). Como resultado de este proceso se generó una nube de puntos escalada para cada sitio. Sin embargo, debido a que el eje Z en este punto tiene alturas asignadas arbitrariamente, se aplicó una corrección, insertando marcadores en los puntos de control y agregando los datos de profundidad tomados en campo como etiquetas, para posteriormente re-optimizar el modelo una ocasión más.

Con la nube de puntos corregida, se generó el modelo de elevación digital (DEM) y posteriormente el ortomosaico para cada parcela. Los modelos generados en los pasos anteriores fueron exportados a formato ráster asignándoles un sistema de referencia proyectado arbitrario.

5.3.2 Digitalización de colonias.

Los ortomosaicos fueron analizados en el software Arcmap v. 10.4 (ESRI., 2012). En cada ortomosaico se identificaron las colonias de corales escleractinios a nivel de especie (Humann et al., 2002; Lang. et al., 2018). La cobertura coralina de tejido vivo de cada colonia fue manualmente digitalizada siguiendo el contorno del tejido vivo de las colonias sobre el ortomosaico. A cada colonia digitalizada se le asignó un código de especie y grupo morfofuncional, tomando como referencias los códigos del protocolo The Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) (Lang. et al., 2018). En este caso, se utilizó la definición de Loya (1972), donde cada colonia se considera como conjunto de pólipos interconectados por tejido vivo.

Los organismos con tallas menores a 25 cm² (o 2.5 cm de diámetro), no se incluyeron en la digitalización para evitar errores en la identificación.

5.4 Análisis de datos

El porcentaje en cobertura de tejido vivo fue estimado a partir del área total registrada en todos los polígonos digitalizados por arrecife, en función de la superficie total representada en cada ortomosaico.

Para conocer la estructura de tallas, se construyeron histogramas de frecuencias a partir del área de tejido vivo digitalizado en las colonias. Además, se calculó el centroide de cada polígono y se asignó la posición en el eje x, y, respectivamente. Los ortomosaicos son imágenes en dos dimensiones los cuales se les hace una corrección de altura del relieve, pero no contienen la información puntual de la posición en el eje z (altura), por ello se asignó a cada centroide de las colonias identificadas un valor de altura (relieve), cruzando los datos de los modelos de elevación digital, mediante las funciones: features to point y extract values by point, ambos presentes en la caja de herramientas del software Arcmap v. 10.5 (ESRI., 2012).

La distribución espacial en el espacio tridimensional de las especies identificadas, se evaluaron aplicando la función de Ripley (Ripley, 1977; Condit et al., 2000; Fisher et al., 2007), usando la librería spatsat en el software R v. 3.6 (Team, 2018). El análisis fue complementado con la integración de bandas de confianza basadas en datos con distribución de Poisson aleatoria (Penttinen et al., 2007). En algunas especies, el número de colonias fue menor a 20, por lo tanto,

en dichos casos se omitió el análisis por no cumplir con el supuesto del número mínimo de colonias (20) para aplicar la prueba (Jari Oksanen et al., 2019).

Con el objetivo de poder determinar un tamaño mínimo de muestra (área de análisis) representativo, se estimaron los valores teóricos de riqueza de corales por cada arrecife (S) construyendo las respectivas matrices de comunidad. Se utilizó un re-muestreo sobre una malla con extensión de un metro por celda (Figura 2 a). Debido a que los bordes o límites de los ortomosaicos generados no son regulares, se delimitaron las áreas por medio de una envolvente o convex hull usando la base compuesta por los puntos de presencia de cobertura de coral (Figura 2 b), con el fin de contener la mayor área efectiva de muestreo.

El conteo de colonias se realizó aplicando un script escrito en el software de Matlab (Matlab, 2020), el cual hace un conteo de las colonias presentes en cada una las celdas (Figura 2 c). Se

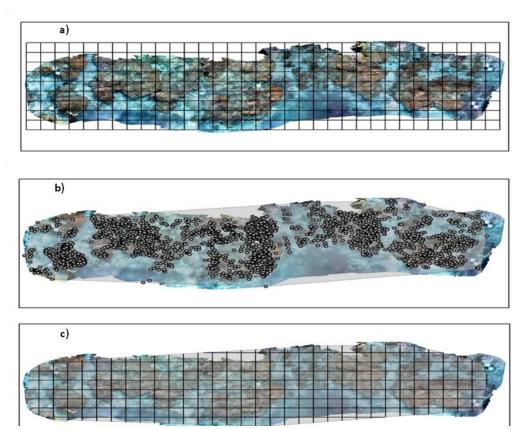


Figura. 2. Extracción de especies. A) extensión espacial del ortomosaico para generar la malla (1m*1m). b) capa de centroides de colonias identificadas por parcela, C) Malla final para extraer colonias presentes.

generaron matrices de abundancia de especies, donde cada fila representa una observación vinculada a un metro cuadrado (m²) y cada columna a la especie presente.

Se construyeron curvas de acumulación de especies utilizando la librería vegan (Jari Oksanen et al., 2019), del software R versión 3.6 (Team, 2018; Team, 2019). El proceso fue programado para llevarse a cabo iterativamente (1000 ciclos) de manera aleatoria usando el estimador de diversidad Chao2 (Walther et al., 2005). Como resultado de las iteraciones se generó una matriz conteniendo el valor de cada iteración de S y su desviación estándar (DS), para finalmente calcular la riqueza promedio y DS sobre la matriz anterior (matriz de iteraciones).

6.5 Resultados.

5.5.1 Ortomosaicos

Se generaron 19 ortomosaicos (Figura A1 a Figura A18 sección de anexos) de arrecifes del PNAC. En promedio se caracterizó un área de aproximadamente 680 m² para cada arrecife (Figura 3), con una superficie arrecifal total muestreada de 4094 m². En total se digitalizaron 18,600 colonias de corales escleractinios (Figura 4).

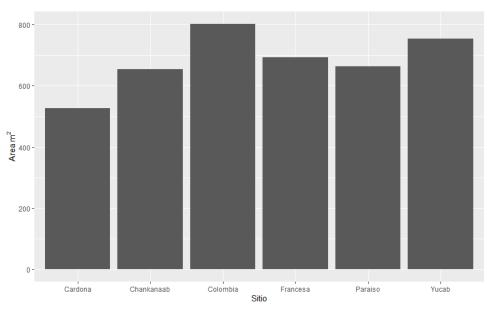


Figura. 3 Área total caracterizada por ortomosaicos en los arrecifes del PNAC.

Así mismo, se identificaron 32 especies en toda el área de estudio (Tabla 1), las cuales se agruparon en cinco grupos morfofuncionales siguiendo la clasificación de los protocolos AGRRA (Tabla 2) (Lang. et al., 2018).

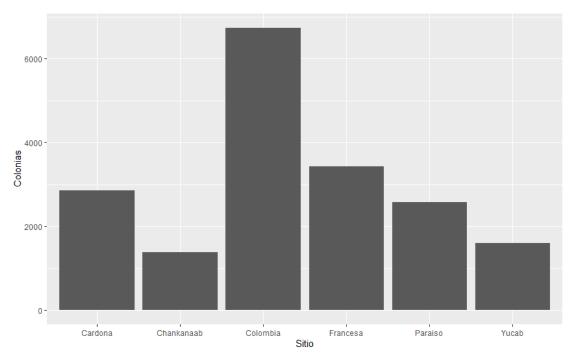


Figura. 4. Número de colonias de corales escleractinios identificados en ortomosaicos por arrecifes en el PNAC.

Tabla 1. Listado de especies de corales escleractinios y área total de las colonias identificadas en cada sitio, n indica el número de colonias identificadas totales por sitio. En la parte inferior se presentan las sumatorias del área de cobertura de coral, el área total de ortomosaico por sitio y se deriva el porcentaje de tejido vivo. Junto al nombre de cada especie se presenta el acrónimo para describirla.

	Paraiso		Chankanaab		Yucab		Cardona		Francesa		Colombia	
nombre / código	n	m²	n	m²	n	m²	n	m²	n	m²	n	m²
Acropora palmata APAL	0	0	0	0	0	0	1	0.002	0	0	1	0.006
Agaricia agaricites AAGA	634	3.13	430	3.92	275	2.51	1431	9.74	1234	6.75	1700	12.51
Agaricia fragilis AFRA	1	0.002	0	0	12	0.12	0	0	7	0.05	25	0.1
A <i>garicia humilis</i> AHUM	168	0.62	11	0.09	13	0.06	55	0.19	97	0.46	95	0.57
A <i>garicia lamarcki</i> ALAM	6	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0.18
Agaricia tenuifoila ATEN	12	0.23	6	0.32	17	0.33	21	1.24	187	2.84	870	44.61
Colpophyllia natans CNAT	0	0	0	0	1	0.068	0	0	0	0	3	0.04
Dendrogyra cylindrus DCYL	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0.39
Dichocoenia stokesii DSTO	0	0	0	0	3	0.008	2	0.008	3	0.02	0	0
Diploria abyrinthiformis DLAB	21	0.24	6	0.14	2	0.05	8	0.18	5	0.03	9	0.17
Eusmilia fastigiata EFAS	63	0.25	97	0.3	60	0.24	99	0.58	255	1.1	98	0.32
Favia fragum FFRA	12	0.007	3	0.004	4	0.003	42	0.03	30	0.02	26	0.02
sophyllia rigida RIG	0	0	0	0	9	0.07	1	0.01	4	0.05	5	0.06
sophyllia sinuosa SINT	1	0.005	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.09
<i>Madracis decactis</i> MDEC	2	0.004	1	0.002	13	0.05	11	0.03	12	0.06	43	0.13
Mancina areolata MARE	8	0.03	0	0	1	0.002	0	0	0	0	0	0
Meandrina acksoni MJAC	0	0	2	0.065	2	0.02	0	0	0	0	0	0

Meandrina meandrites MMEA	16	0.31	8	0.15	15	0.35	2	0.04	7	0.04	6	0.06
Montastraea cavernosa MCAV	80	1.22	77	1.34	99	1.7	103	2.63	58	1.14	125	3.24
Mycetophyllia sp MYCE	4	0.012	0	0	0	0	0	0	2	0.01	6	0.04
Orbicella annularis OANN	47	0.27	31	0.37	19	0.48	190	3.46	189	2.71	715	12.13
Orbicella faveolata OFAV	8	0.2	11	0.16	1	0.22	12	1.33	16	0.74	66	3.71
Orbicella franksi OFRA	4	0.08	1	0.002	1	0.01	1	0.02	0	0	15	0.64
Porites astreoides PAST	713	2.65	245	1.54	316	2.08	289	2.18	97	0.44	1085	9.05
Porites furcata PFUR	0	0	0	0	12	0.2	9	0.03	41	0.43	68	1
Porites porites PPOR	18	0.07	6	0.04	442	8.48	233	2.17	799	11.78	1427	29.88
Pseudodiploria clivosa PCLI	0	0	3	0.09	7	0.35	5	0.03	0	0	6	0.04
Pseudodiploria strigosa PSTR	26	0.82	4	0.19	15	0.51	16	0.42	17	0.33	25	0.34
Scolymia sp SCOL	0	0	0	0	0	0	1	0.0002	0	0	0	0
Siderastrea radians SRAD	72	0.3	136	0.42	54	0.15	34	0.12	120	0.33	81	0.44
Siderastrea siderea SSID	656	5.63	307	3.56	207	2.35	295	4.42	251	2.12	222	3.53
Solenastrea bournoni SBOU	0	0	5	0.004	0	0	2	0.04	0	0	0	0
Área total (m²)		66	4	65	54	75	54	52	6	69	93	803
Tejido vivo total (m²)		16.1	8	12.7	77	20.5	53	29.02 31.53		53	123.42	
Tejido vivo (%)		2.4	3	1.9	95	2.7	72	5.5	1	4.5	55	15.37
Numero de colonias	2572		1390		1600		2863		3431		6744	

Tabla 2. Especies de corales escleractinios identificadas agrupadas en grupos **morfofuncionales conforme al protocolo AGRRA** (Lang et al., 2012)

	AAGA		DSTO
	AHUM		FFRA
Agaricias	ATEN		MCAV
	ALAM		OANN
	AFRA	_	OFAV
	PCLI	Masivos	PAST
	PSTR		SRAD
	MMEA		SSID
	DCYL		SBOU
Meandroides	IRIG		OFRA
	MYCE		SINT
	CNAT	Solitarios	EFAS
	MJAC		SCOL
	MARE		MDEC
	MLAM	Ramificados	PFUR
		•	PPOR

5.5.2 Cobertura, abundancia y talla de corales

El porcentaje de cobertura de tejido vivo promedio para los arrecifes del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel fue de 5.4 %, observándose un gradiente en términos de riqueza específica y cobertura de tejido vivo de menor a mayor, en dirección norte sur. La menor riqueza y menor porcentaje de tejido vivo se registró en Chankanaab. Mientras que el sitio con mayor porcentaje de tejido vivo y mayor riqueza específica fue registrado en Colombia (Figura 6). El 50 % de la cobertura fue aportada por las especies P. porites (24.1 %), A. tenuifolia (22.7 %) y A. agaricites (16.3 %). Los tres grupos morfofuncionales dominantes fueron: agaricias, masivos y ramificados (Figura 5). En la mayoría de las colonias, la frecuencia de tamaño de colonias oscila entre \geq 3 \leq 400 cm² (Ver anexo, figura A22 a figura A27).

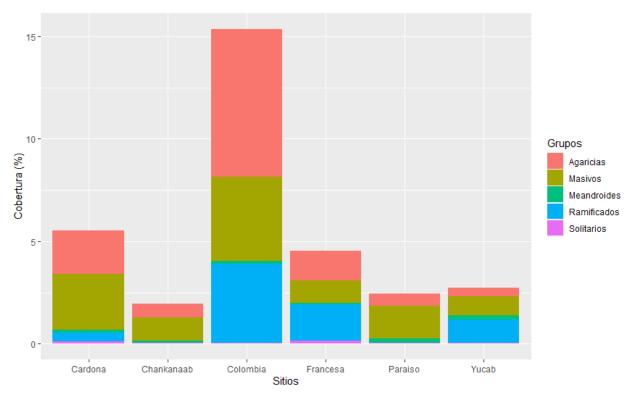


Figura. 5 Porcentaje de tejido vivo agrupado por grupo morfofuncional en cada uno de los sitios de muestreo Los porcentajes están estandarizados con respecto al área total muestreada.

El grupo morfofuncional de corales masivos fue dominante en Cardona, Chankanaab y Paraiso, mientras que agaricias fueron dominantes en Colombia (figura 5). En arrecife Yucab y Francesa dominó el grupo de los corales ramificados. Los corales ramificados mostraron un incremento en abundancia y cobertura hacia la porción sur del área de estudio, tan solo Francesa y Colombia (arrecifes del sur) concentran el 77 % de la cobertura de tejido vivo. Similar para agaricias, contribuyendo a un porcentaje alto (69%) en la proporción de cobertura de los arrecies de esta zona, tales como Colombia y Francesa (Figura 5 y Figura 6).

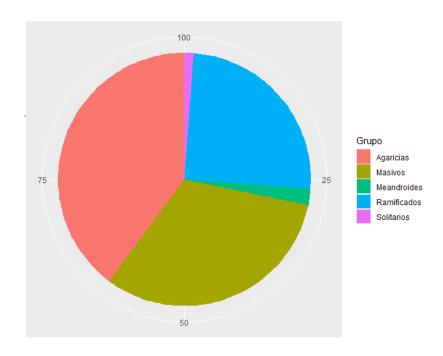


Figura. 6 Porcentaje de cobertura total por grupo morfofuncional.

5.5.3 Riqueza específica por arrecife

El arrecife, Colombia registró la riqueza de especies más alta (27 especies), Chankanaab la menor (20 especies). En todos los arrecifes, la riqueza observada vs la riqueza esperada fue mayor al 90 %, tomando como referencia el estimador Chao2 (Figura 7). En la mayoría de los sitios se alcanzó la asíntota entre 370 - 390 m². Esto hace suponer que aproximadamente entre los 370 m² y los 390 m², el esfuerzo de muestreo es representativo para evaluar más del 90% de riqueza de especies de corales escleractinios en arrecifes someros del PNAC mediante la técnica de fotogrametría digital submarina.

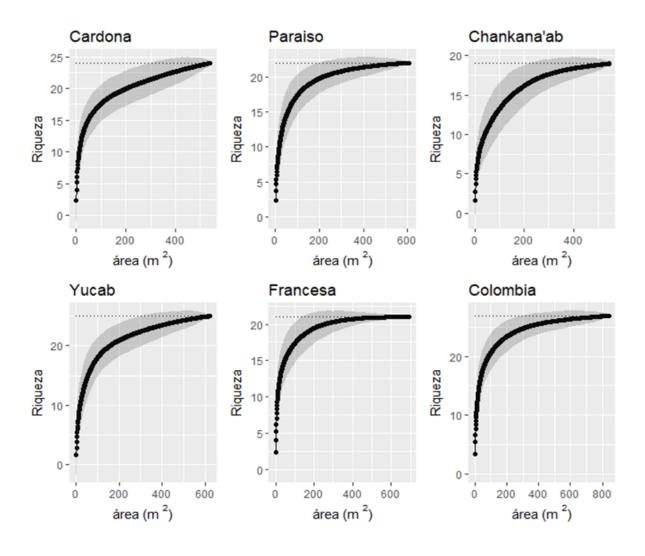


Figura. 7 Estimación de riqueza mediante el estimador no paramétrico Chao2, la línea punteada indica el número de especies observadas en el sitio.

5.5.4 Distribución espacial de las colonias de corales escleractinios

Las Figuras 8 y 9 muestran un patrón característico de agregación y un patrón aleatorio, respectivamente. Se observan las relaciones espaciales a partir de la función de Ripley aplicada a la posición de cada centroide de las especies digitalizadas. En la Figura 8, se observa que la especie *A. agaricites* mostró una separación de la distribución aleatoria pronunciada (por arriba de la zona gris). En la Figura 9, se muestra el análisis para la especie *M. cavernosa*. Se observa como el patrón se ubica dentro del margen de la distribución aleatoria en ciertas distancias. Al parecer en el rango de los 10 cm a 30 cm de distancia el patrón es agregado, en el mismo sentido, esto fue observado en el caso de las distancias superiores a 2.3 m de longitud. Únicamente, en el intervalo de los 30 cm a los 2.3 metros su distribución se interpreta como aleatoria.

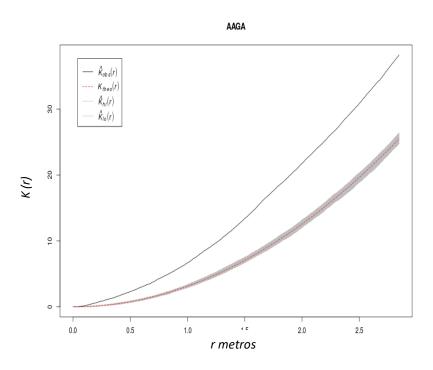


Figura. 8 Resultados de la función de Ripley con corrección de borde, evaluada para la especie Agaricia agaricites. Se observa una curva característica de un patrón de agregación. La línea punteada color roja es la k esperada a un patrón aleatorio, la banda de color gris muestra la envolvente de los límites superior e inferior de los valores esperados tomando la desviación estándar. La línea oscura continua es el valor de k observado en los datos evaluados

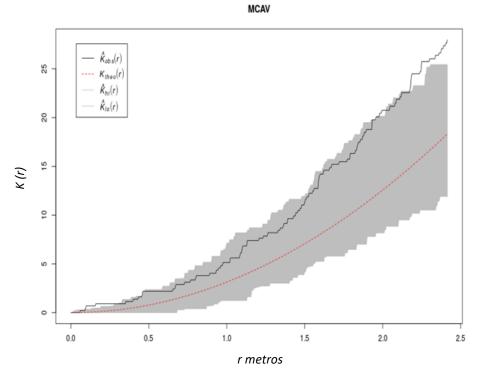


Figura. 9 Función de Ripley con corrección de borde, evaluada para la especie Monstastrae cavernosa. Se observa una curva característica de un patrón de agregación. La línea punteada color roja es la k esperada a un patrón aleatorio, la banda de color gris muestra la envolvente de los límites superior e inferior de los valores esperados tomando una desviación estándar. La línea oscura continua es el valor de k observado en los datos evaluados.

Se realizó una representación gráfica a manera de semáforo, donde a los resultados de cada especie se le asignó una codificación de colores para diferenciar entre la agregación y distribución aleatoria de las colonias (Tabla 3). En esta tabla se integra la evaluación individual de las especies que registraron más de 20 colonias, es decir que fue posible evaluar de acuerdo con el número de colonias ubicadas en la vecindad de la ventana de análisis. Las celdas de color rojo representan a las especies con patrones de agregación (ej. Figura 8), mientras que las celdas en color verde representan a las especies con patrón aleatorio (ej. Figura 9). Las celdas que no contienen color indican la ausencia de la especie o especies con menos de 20 colonias por parcela en los arrecifes evaluados.

De las 32 especies de corales escleractinios identificadas para Cozumel, solo fue posible realizar el análisis con la función de Ripley a 13 especies. Estas especies son las más abundantes, así mismo, de este grupo, solo AAGA, EFAS, MCAV, PAST y SSID se encontraron en todos los sitios

muestreados. En estas se observa que AAGA muestra agregación en todos los sitios, SSID en la mayoría con excepción de Paraíso, EFAS solo esta agregada en los sitios ubicados en la zona sur (Cardona, Francesa y Colombia), MCAV solo presenta agregaciones en los sitios Yucab y Cardona, mientras que PAST en los sitios, Paraiso y Francesa no presenta agregaciones pero si en el resto de los sitios, por último, SSID solo en Paraíso no presentó agregación pero si en el resto de los sitios.

Tabla 3. Patrones espaciales evaluados por la función de Ripley, las celdas de color rojo indican agregación, color verde indican patrón aleatorio y los que no contiene color indican ausencia de la especie o presencia de menos de 20 colonias, por lo que en esos sitios no se llevó a cabo el análisis.

	Paraíso	Chankanaa'b	Yucab	Cardona	Francesa	Colombia
AAGA						
AHUM						
ATEN						
EFAS						
FFRA						
MCAV						
OANN						
OFAV						
PAST						
PPOR						
SRAD						
SSID						
PFUR						

5.6 Discusión

De las 18600 colonias de corales escleractinios, presentes en 32 especies, las especies dominantes en términos de abundancia son *A. agaricites*, *P. astroides* y *S. sidérea*. Estas se agrupan en dos grupos morfofuncionales (agaricias y masivos). Los resultados coinciden con lo reportado por Reyes-Bonilla et al. (2014) y Barranco et al. (2016). En términos de riqueza específica encontramos seis especies menos en comparación lo reportado por Barranco et al. (2016), la diferencia se puede deber al rango de profundidades de los sitios evaluados (6-14 metros), dejando fuera sitios someros en donde se podrían encontrar otras especies.

Se identificó una amplia variación intraespecífica entre arrecifes en cuanto a la distribución de la frecuencia de tamaños. Sin embargo, la abundancia media, la cobertura de coral vivo y la distribución del tamaño de las colonias aumentaron de norte a sur para la mayoría de las especies dominantes. La mayor riqueza especifica se encontró en el arrecife Colombia, el cual a la vez es el sitio con mayor cantidad en cobertura de tejido vivo en comparación al resto de los sitios (sitios ubicados al norte). En términos de intensidad de uso por buceo, este sitio tiene un valor moderado en comparación a los sitios ubicados en la porción norte (Paraiso, Chankanaab, Yucab) que presentan un valor bajo por intensidad de uso por buceo (Ortiz Cajica et al., 2020), pero se ubican en la zona con mayor intensidad de uso por turismo (esnórquel, paseo de embarcaciones, etc.) y se sitúan a un lado del principal muelle de la isla (Reyes Bonilla, 2011). Lo cual el gradiente podría estar relacionado con perturbaciones antropogénicas.

La cobertura promedio coral obtenido para los arrecifes del PNAC (aprox 6 %), es inferior a los reportados por otros estudios para los arrecifes de Cozumel. Reyes-Bonilla et al. (2014); Barranco et al. (2016); McField et al. (2018), han reportado valores de cobertura coralina aproximada de 11 %, 29 % y 17 %, respectivamente, los valores difieren debido a la naturaleza del método. En nuestro estudio, la fotogrametría digital submarina hace un censo sobre un área (≈ 450 m²) y los métodos de muestreo usados por los autores antes mencionados se basan en áreas de análisis con base a transectos. Esto es ampliamente explorado en el siguiente capítulo.

Los patrones de agregación resultaron claramente marcados para *Agaricia spp*, y *Porites spp.*, las cuales también son las especies más abundantes y aportan una alta contribución a la cobertura total registrada. *A. agaricites*, se reproduce tanto sexualmente como asexualmente (Brazeau et al., 2005), pero sus larvas tienen capacidad para asentarse en hábitats degradados (Fulmore, 2019), lo cual podría influir en su amplia presencia y explicar las agregaciones presentes. Por otro lado, la degradación del hábitat en arrecifes tiene graves consecuencias para especies de crecimiento lento, longevas y estructuralmente complejas, como las especies del género Orbicella (Fulmore, 2019). Además, éstas últimas son especies fuertemente afectadas por eventos de epizootia como: blanqueamiento, perdida de tejido erosión esquelética, entre otros (Walton et al., 2018; Dorrestein et al., 2020; Meiling et al., 2021), lo cual sugiere ser la causa de la baja presencia y los patrones aleatorios observados en los sitios.

Se ha documentado una disminución de la abundancia y cobertura de las especies del género Orbicella, a través del Caribe y Golfo de México (Alvarez-Filip, Lorenzo. et al., 2011; Torruco et al., 2021). Mientras que especies consideradas como oportunistas y "no constructoras" de arrecife (Alvarez-Filip, L. et al., 2011; Darling et al., 2012), tales como *P. astreoides, P. porites* y *Agaricia spp* (Walton et al., 2018) han aumentado su presencia. Estas especies consideradas oportunistas, forman colonias de tamaño pequeño y semiesféricas (≤ 200 mm de diámetro (Ahyong et al., 2023)), lo que aporta estructuralmente poco a la complejidad de los arrecifes (Lorenzo Alvarez-Filip et al., 2009).

P. porites otra de las especies con fuertes agregaciones se sugiere que son producto de las interacciones intraespecíficas entre individuos y podrían promover el reclutamiento cerca de un juvenil ya asentado, si bien se reproduce en su mayoría sexualmente también tiene la capacidad de fragmentarse y son más propensos a adherirse cerca de otros individuos que lejos de ellos (Goreau et al., 1981). *Porites astreiodes* es otra especie fuertemente agregada, probablemente resultado del reflejo de su amplia tolerancia a condiciones relativamente aceptables, ya que persisten en ambientes inestables (Meesters et al., 1997; Lima et al., 2022).

Las colonias de mayor tamaño correspondieron a *P. porites* y A. *tenuifolia* (rangos de talla de 5 cm – 66 cm de diámetro). Su distribución de tallas mostró muchos individuos con valores menores a los 200 cm² (Figuras A22-A27 anexos), por lo que son pueden ser considerados como colonias jóvenes. No obstante, pudieran ser también producto de fragmentación debido a eventos como oleaje, aleteo de buzos o personas que hacen esnórquel, extracción de organismos (Barker et al., 2004; Au et al., 2014).

O. Annnularis, O. faveolata muestran patrones de agregación en algunos sitios los cuales podrían ser debido a un deterioro en colonias madres por enfermedad o en su caso por fragmentación, asociado a eventos de tormentas o huracanes.

Los patrones de agregación observados pueden entonces estar relacionados con la historia de vida de cada especie, fragmentación por enfermedad, daño directo por actividades subacuáticas, calidad del agua y de la disponibilidad de microhábitats.

5.7 Conclusiones

Se caracterización seis arrecifes del PNAC usando el método de muestreo de fotogrametría digital submarina, los resultados en términos de la estructura comunitaria de los arrecifes de coral y de las especies dominantes son relativamente comparables a las reportadas por otros trabajos en la región. Las especies dominantes para el PNAC son *P. astreoides, A. agaricites* y *S. sidérea*, especies consideradas como oportunistas y que se caracterizan por ser tolerantes a ambientes degradados. Las especies que se consideran como clave para aportar al crecimiento de la estructura calcáreas como el género de *Orbicella spp.* presentan baja presencia y cobertura de tejido vivo en la zona. Por otro lado, las especies dominantes mencionadas, en su mayoría presentaron patrones de agregación, los cuales se pueden asociar a los mecanismos de reproducción, disponibilidad de microhábitats y facilidad de adaptación de estas especies a cambios en el ambiente, como calidad del agua temperatura, salinidad y disponibilidad de nutrientes.

El método de fotogrametría digital submarina es útil para prospección de grandes áreas sin necesidad de personal entrenado en la identificación de especies o de una rigurosa formación en datos de prospección *in situ* de acuerdo con nuestras observaciones, se necesitan c.a. 380 metros cuadrados de análisis para tener al menos el 90 % de las especies esperadas en los arrecifes del PNAC. Finalmente, es importante establecer y mantener parcelas de análisis fijas, ya que esto permitiría un seguimiento temporal preciso y sensible a pequeños cambios en la estructura de la comunidad.

6. Capitulo II. Comparación entre métodos tradicionales de muestreo de comunidades coralinas y fotogrametría digital submarina, en arrecifes someros del PNAC.

6.1 Introducción

Desde inicios de 1990, se han implementado métodos de evaluación de la cobertura coralina y otros componentes biológicos de los arrecifes de coral del Caribe y Golfo de México, que con base en observaciones *in situ*, uso de cuadrantes y/o transectos e imágenes obtenidas a partir de fotografías y video, han servido en general para determinar la condición de los arrecifes de coral (English S, 1997; Kjerfve, 1998; Hill, J. et al., 2004; Jokiel et al., 2015; Lang. et al., 2018).

Destacando las metodologías de carácter científico como los protocolos de Punto de intersección por línea (LIT), Punto de intersección (PIT), el de Evaluación rápida de los arrecifes del Atlántico y del Golfo (AGRRA) (http://www.agrra.org), Healthy reef (https://www.healthyreefs.org), y otros de ciencia ciudadana como el programa Reef Check (http://www.reefcheck.org).

Estos protocolos son usados habitualmente para estimar los porcentajes relativos de cobertura de coral vivo y otros organismos bentónicos del arrecife a partir del conteo de puntos sobre transectos. Además, es posible obtener también otros atributos ecológicos clave como la riqueza de especies y la abundancia de colonias (Aronson et al., 1994; English S, 1997; Kjerfve, 1998).

La elección del protocolo de monitoreo depende de diferentes características. Los principales factores pueden estar relacionados con la socialización del protocolo (formación y experiencia del personal para levantamientos subacuáticos), las necesidades de estandarización de datos entre regiones y la disponibilidad de recursos financieros. El tiempo necesario para la adquisición y el procesamiento de los datos también puede influir en elegir el protocolo más adecuado (Wilkinson et al., 2003; Brown et al., 2004). Por lo tanto, a menudo el reto es obtener datos manteniendo un equilibrio entre una alta precisión, reproducibilidad y poder estadístico a bajo costo y tiempo (Aronson et al., 1994). Se han realizado previamente comparaciones entre el protocolo PIT, protocolo AGRRA y video-transecto (VT) para evaluar su desempeño (Leujak et al., 2007; Jokiel et al., 2015). Los principales resultados indican que los protocolos basados en estudios visuales, como AGRRA y PIT, tienen una baja repetibilidad y una alta variabilidad en las

estimaciones de la cobertura bentónica, en comparación con los protocolos basados en imágenes (Carleton et al., 1995; Brown et al., 2004; Lam et al., 2006; Leujak et al., 2007; Montilla et al., 2020). El uso de VT también ha demostrado proporcionar estimaciones más precisas sobre la cobertura bentónica de los organismos en comparación con otros protocolos (Aronson et al., 1994; Leujak et al., 2007; Jokiel et al., 2015). Los protocolos basados en imágenes también producen un registro permanente, donde la identificación de las especies y otras métricas se obtienen en condiciones de laboratorio (Page et al., 2016).

Recientemente se ha incorporado la técnica de fotogrametría digital submarina (por sus siglas en inglés, UWP) con diferentes enfoques para abordar los cambios en la estructura tridimensional arrecifal asociada a perturbaciones naturales (Burns et al., 2015a; Peck et al., 2021) y, a patrones en la distribución espacial de corales constructores (Edwards et al., 2017), para caracterizar la complejidad estructural (Burns et al., 2015b; Price et al., 2019; Peck et al., 2021) y estudiar la estructura ecológica y las características demográficas de las colonias de coral (Capra et al., 2017; Young et al., 2017; Neyer et al., 2019; Bayley et al., 2020; Hernández-Landa et al., 2020; Rossi et al., 2020).

Algunos estudios han realizado comparaciones entre protocolos de monitoreo tradicionales y fotogrametría digital submarina, para evaluar la cobertura relativa de corales en arrecifes del océano Índico y Pacífico (Couch et al., 2021; Urbina-Barreto et al., 2021). Por ejemplo, Urbina-Barreto et al. (2021), encuentran sobrestimación de la cobertura coralina usando el protocolo LIT en comparación con UWP. Sin embargo, Couch et al. (2021) observaron alta consistencia en densidad de colonias, riqueza y mortalidad entre el protocolo UWP y los protocolos LIT Y PIT.

Teniendo en cuenta las ventajas y la reciente integración UWP en el monitoreo de arrecifes de coral, existe la necesidad de comparar si los porcentajes de coberturas relativas de coral obtenidas entre métodos/protocolos son concordantes al compararse con los valores obtenidos a partir de implementar técnicas de UWP.

En la región del Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM), la condición de la cobertura coralina y otros atributos ecológicos de los corales, han sido obtenidos principalmente por protocolos que usan réplicas de líneas transectos o transectos en banda (e.j. AGRRA, PIT). Sin embargo, los

valores de cobertura coralina y de otros atributos ecológicos obtenidos por estos métodos tradicionales de muestreo, no han sido contrastados contra los valores obtenidos por medio de la técnica de UWP. Siendo evidente la necesidad de contrastar estos métodos ante el panorama actual de los arrecifes de coral en el caribe que presentan coberturas bajas de coral.

En este capítulo se compara la diferencia en términos cobertura de coral, abundancia y riqueza de especies, entre los protocolos UWP y simulaciones de muestreo basadas en los protocolos VT, PIT y AGRRA, utilizando los arrecifes del PNAC como caso de estudio. Estos arrecifes presentan diferencias en profundidad, cobertura de coral, estructura de la comunidad y complejidad estructural, considerándose representativos a los arrecifes de coral de la región.

6.2 Objetivo.

Contrastar los protocolos de punto de intersección, AGRRA, vídeo transecto fotogrametría digital submarina en términos de las métricas de cobertura de tejido vivo de corales duros, riqueza específica y abundancia de colonias coralinas.

6.3 Metodología.

Se contrastaron cuatro protocolos de evaluación de la condición arrecifal comúnmente utilizados en el Sistema Arrecifal Mesoamericano (Tabla 4), para comparar los valores obtenidos con respecto a el porcentaje de cobertura de tejido vivo, riqueza de especies y abundancia de colonias de coral, en seis arrecifes someros (entre 6 a 14 metros de profundidad) del PNAC. Para cada protocolo, se tomaron en consideración las características publicadas en la literatura para la colecta de datos (Tabla 4). Los arrecifes seleccionados fueron: Paraíso, Chankanaab, Yucab, Cardona, Francesa y Colombia.

Los valores de las métricas de cobertura coralina viva, riqueza de especies y abundancia de colonias de coral de los protocolos comúnmente usados en la región fueron obtenidas a partir de simulaciones de repeticiones de transectos y video transectos, tomando en cuenta las particularidades de cada protocolo, sobre los ortomosaicos generados mediante imágenes obtenidas *in situ* por medio de fotogrametría (ver capítulo uno).

Tabla 4. Protocolos de muestreo utilizados para el estudio de comunidades bentónicas, fotogrametría digital submarina (UWP), transecto de intercepción de puntos (PIT), video-transecto (VT) y evaluación rápida de los arrecifes del Atlántico y del Golfo (AGRRA).

Protocolo	Replicas por arrecife	Area de muestreo m²	Detalles	Referencias
Fotogrametria submarina (UWP)	3	380	Tres parcelas de 4.22 x 30 m para un total de 380 m²	Bayley et al., (2020); Hernández- Landa et al., (2020)
Video transecto (VT)	10	100	10 transectos de 25 metros y evaluación de 10 puntos aleatorios por frame.	Aronson et al.,(1994); Leujak y Ormond (2007)
Intersección de puntos (PIT)	1	NA	Un transecto de 50 metros sobre la estructura arrecifal con evaluaciones cada 10 cm.	Hill y Wilkinson (2004)
AGRRA	6	NA	Seis transectos de 10 metros sobre la estructura arrecifal con evaluaciones cada 10 cm.	(Lang et al., 2012)

6.3.1 Fotogrametría submarina

El protocolo de fotogrametría submarina se compone de tres parcelas u ortomosaicos (aproximadamente 127 m² cada uno) para evaluar un total c.a. 380 m² por arrecife (Hernández-Landa et al., 2020) (Figura 11). Las colonias encontradas fueron extraídas de los archivos vectoriales mediante una operación de intersección espacial entre los vectores de colonias y las áreas de interés. El porcentaje de cobertura de coral fue estimado a partir de la información espacial contenida en los vectores de las colonias digitalizadas (Figura 10), mediante la siguiente ecuación:

$$CC = (AC/AT) * 100$$

Donde:

CC = Porcentaje de Cobertura de coral

AC= Sumatoria área de las colonias digitalizadas

AT= Área de los ortomosaicos (380 m²)

El valor de riqueza específica se estimó por conteo de especies únicas presentes, mientras que la abundancia fue estimada a partir de la frecuencia de las colonias de cada especie identificada.

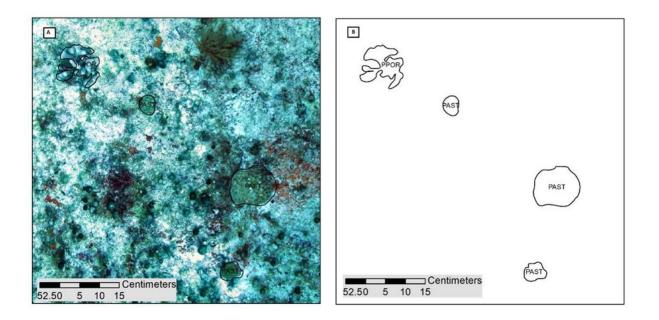


Figura. 10 Colonias de corales escleractinios identificados en un ortomosaico de alta resolución (1,3 mm/píxel) a). digitalización e identificación de colonias de coral b) archivo vectorial de colonias identificadas, (porites porites, PPOR; porites astreoides, PAST)

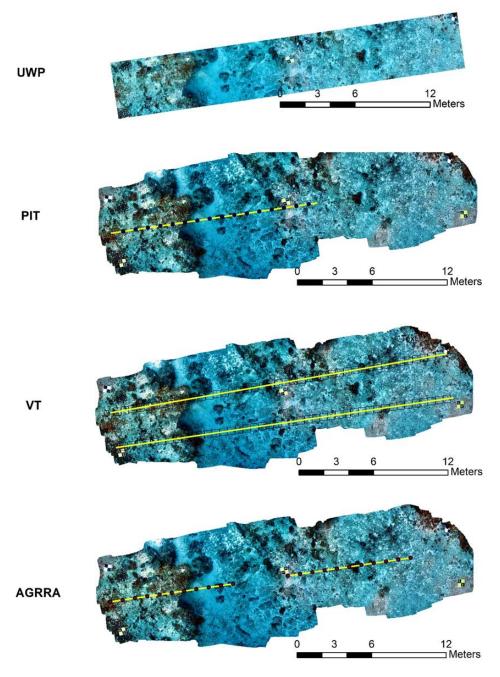


Figura. 11 Protocolos de muestreo simulados siguiendo el fondo bentónico del ortomosaico para evaluar coberturas, riqueza y abundancia de corales escleractinios.

6.3.2 Video transecto.

En este protocolo, se simularon aleatoriamente seis transectos (0.6 m x 30 m) sobre los ortomosaicos correspondientes a cada uno de los arrecifes muestreados, tomando como principal referencia el desarrollo coralino en un área equivalente a 100 m² (Aronson et al., 1994; Leujak et al., 2007), la evaluación se realizó utilizando fotogramas que están dispuestos con una separación de 0.63 metros entre el centro de un fotograma y el siguiente. Cada fotograma tiene un tamaño de 60 cm por 60 cm, como se ilustra en la Figura 12, se seleccionaron trece puntos distribuidos al azar (Figura 13), en cada fotograma (Aronson et al., 1994; Membrillo-Venegas, 1999; Hernández-Landa, 2004) y se empleó una intersección espacial con los archivos vectoriales para identificar las especies de coral coincidentes en cada punto (Figura 10).

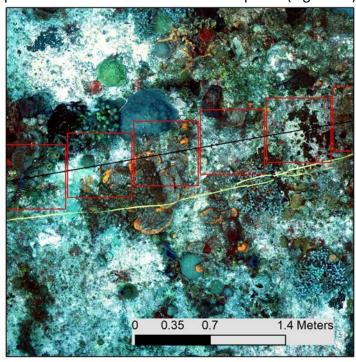


Figura. 12 Transecto simulado, método video transecto. La línea negra es una polilínea que simula un transecto sobre el fondo. Cada recuadro rojo representa un fotograma.

El porcentaje de cobertura de coral se estimó mediante la siguiente ecuación:

Ecuación 6

CC = PP/PT * 100

CC= Porcentaje de cobertura de coral

PP=Puntos con presencia de coral

PT=puntos totales

6.3.3 Protocolo punto intersección (PIT)

Para el protocolo PIT, se simuló aleatoriamente un transecto de 16.7 m de longitud (Figura 11), en cada uno de los ortomosaicos por arrecife, sumando un total de 50 m lineales (Hill, J. et al., 2004). Teniendo como objetivo la identificación de los corales, el transecto fue evaluado a cada 10 cm. Los puntos sobre corales fueron registrados, y las especies identificadas. El porcentaje de cobertura coralina se estimó mediante la ecuación 6.

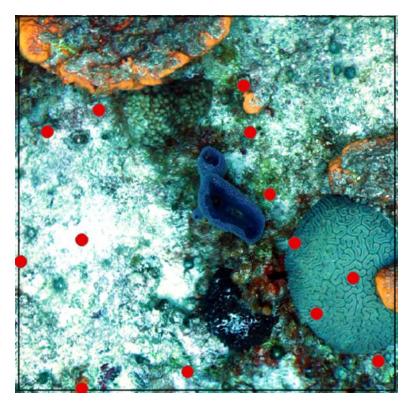


Figura. 13 Extracción de identidades sobre 13 puntos aleatorios en un fotograma, cada punto evalúa la presencia o ausencia de corales escleractinios.

6.3.4 Protocolo AGRRA

En el caso del protocolo AGRRA, se simularon aleatoriamente seis transectos de 10 m de longitud por arrecife (Figura 11). El porcentaje de cobertura de coral se estimó siguiendo el mismo procedimiento descrito para el protocolo PIT (Ecuación 6, Figura 14) con observaciones cada 10 cm.

La riqueza de especies, abundancia absoluta de colonias y colonias registradas de cada especie fueron estimadas para todos los protocolos respectivamente.

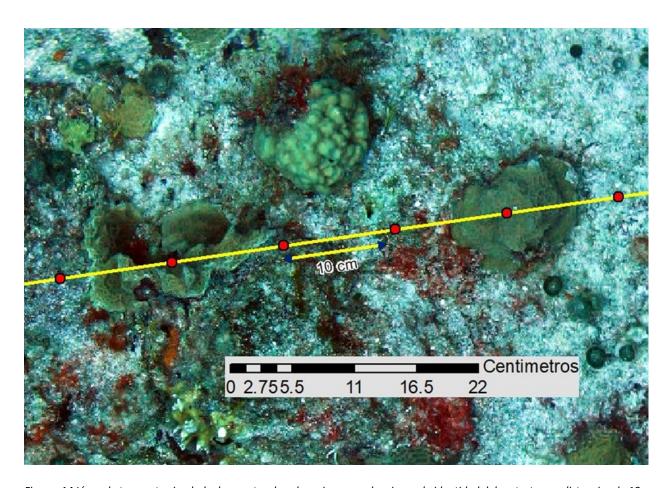


Figura. 14 Línea de transecto simulada, los puntos de color rojo son evaluaciones de identidad del sustrato con distancias de 10 cm entre cada evaluación.

6.3.5 Análisis estadísticos

Se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM) (Zuur et al., 2009) para contrastar el porcentaje de cobertura de tejido vivo de coral y la riqueza de especies entre los protocolos evaluados. Cada arrecife fue considerado como una réplica para el análisis.

Se asumieron las distribuciones de Gamma y Poisson para la cobertura de coral y la riqueza de especies, respectivamente (Zuur et al., 2009). Los datos de abundancia no cumplieron con los supuestos del GLM, por lo que se utilizó un enfoque de Ecuaciones de Estimación Generalizada

(GEE), para comparar la abundancia de las especies entre los protocolos de monitoreo. GEE es similar a GLM y permite el uso de una estructura de matriz de correlación que tiene en cuenta la falta de independencia de los grupos de contraste (Zuur et al. 2009). Por lo tanto, se compararon las estructuras de correlación (independiente, intercambiable y ar1), para considerar la correlación entre las medidas de abundancia para el mismo grupo (cada especie se considera como grupo). Se utilizó la estructura de correlación con el valor más bajo del Criterio de Información de Correlación (CIC por sus siglas en inglés), para comparar entre estructuras de correlación; el cual fue ar1. En todos los casos, se utilizó una función de enlace logarítmica y un ANOVA de un factor (Zuur et al. 2009). Las métricas de la comunidad se consideraron variables dependientes y los protocolos de evaluación fueron definidos como factores. Cuando se observó una diferencia significativa (p<0,05) en los GLM Y GEE, se utilizó una prueba de comparación múltiple post-hoc Tukey HSD para identificar las diferencias entre los protocolos de seguimiento (Bauer, 2000).

Las especies de corales dominantes que contribuyeron con el 90% de la abundancia total y cobertura en cada arrecife y protocolo, fue obtenida por medio de un análisis SIMPER (Clarke et al., 2001) en PRIME v.7.

6.4 Resultados.

En total se registraron 14800 colonias en toda el área de estudio, las cuales, correspondieron a 31 especies de corales escleractinios. En la Tabla 5, se muestra la lista con las especies dominantes que aportaron el 90% de la abundancia total en cada protocolo evaluado.

Tabla 5. Especies dominantes por protocolo, Agaricia agaricites (AAGA), A. tenuifolia (ATEN), Eusmilia fastigiata (EFAS), Orbicella annularis (OANN), Porites astreoides (PAST), Porites porites (PPOR), Siderastrea siderea (SSID).

Protocolo	Spp	%	Protocolo	Spp	%
	AAGA	39.1		ATEN	34.6
	PAST	22.5		AAGA	28
Fotogrametría	SSID	17.4	VT	PPOR	18.4
	PPOR	10		OANN	7.2
	EFAS	2.7		SSID	6
	AAGA	44.2		AAGA	51.7
	PPOR	18.4		PPOR	18
PIT	SSID	10.9	AGRRA	PAST	9.4
	PAST	10.4		OANN	8
	OANN	7.9		SSID	6.9

La Figura 15, se muestra el aporte relativo de cada especie de coral, conforme al protocolo utilizado.

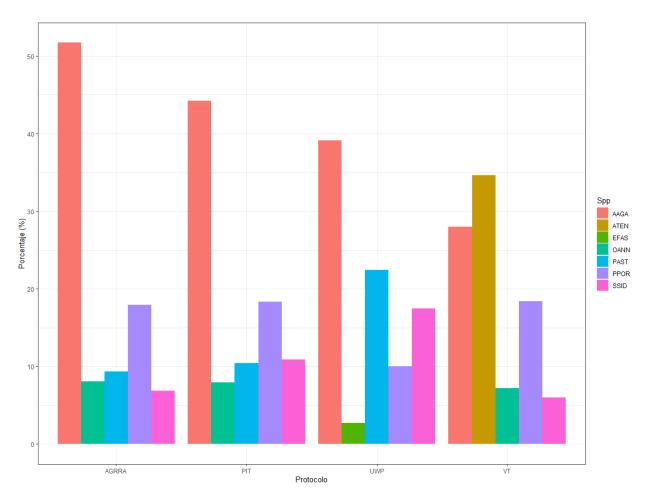


Figura. 15 Aporte relativo en porcentaje de las especies de corales escleractinios dominantes por protocolo evaluado.

Las especies *A. agaricites*, *P. porites*, *S. siderea*, fueron registradas en todos los protocolos de muestreo, la especie de *P. astreoides* no fue registrada por el método vídeo transecto (Figura 15), pero si en el resto de los métodos de prospección. Al ordenar a las especies dentro de su grupo morfofuncional (ver https://www.agrra.org/training-tools/coral-training/), el grupo de las agaricias resultó dominante, seguido por los corales ramificados como *P. porites* y los masivos como *S. siderea*, pero sólo el método de fotogrametría submarina detectó una especie perteneciente al grupo de tipo flor y solitarios (Figura 15), donde destaca la dominancia de *Eusmilia fastigiata*.

6.4.1 Cobertura.

Por medio de fotogrametría submarina se estimó una cobertura del 6 %, mientras que con los otros protocolos se obtuvieron valores del 8.8% con VT, 10.3% con AGRRA y 10.9% con PIT. Las especies de corales con el mayor porcentaje en cobertura bajo los protocolos de fotogrametría submarina y video transecto fueron *A. agaricites*, *A. tenuifolia* y *P. porites*, mientras que con los protocolos de PIT y AGRRA fueron *A. agaricites*, *A. tenuifolia* y *S. sidérea* (Tabla 6.)

Tabla 6. Especies dominantes en términos de cobertura por protocolo, Agaricia agaricites (AAGA), Agaricia tenuifolia (ATEN), Orbicella annularis (OANN), Porites astreoides (PAST), Porites porites (PPOR), Siderastrea siderea (SSID).

Protocolo	Spp	%	Protocolo	Spp	%
	AAGA	41.3		ATEN	34.62
	PAST	17.58		AAGA	28.02
Fotogrametría	SSID	16.2	VT	PPOR	18.41
	PPOR	13.71		OANN	7.21
	ATEN	4.58		SSID	6.01
	AAGA	51.27		AAGA	35.82
	SSID	20.31		PPOR	22.24
PIT	PPOR	10.76	AGRRA	PAST	20.74
	PAST	7.78		SSID	9.99
				ATEN	5.08

El porcentaje de cobertura coralina obtenida por medio de fotogrametría submarina fue significativamente menor (p< 0.05) (Figura 16) en relación con los otros métodos.

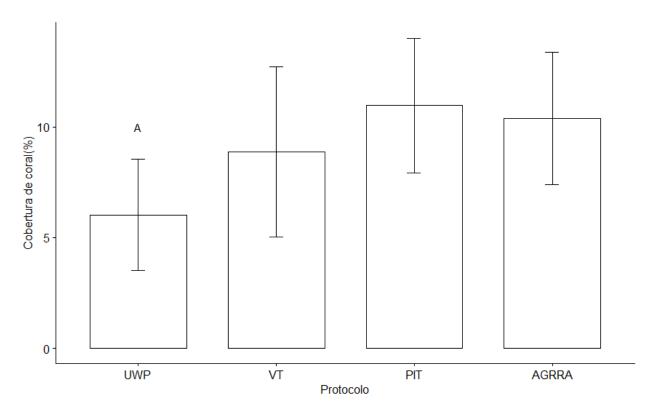


Figura. 16 Porcentaje de cobertura de coral estimado por protocolo (+- error estandar), UWP registró el valor más bajo y PIT el valor más alto, la letra denota diferencia significativa.

6.4.2 Riqueza específica

En total se registraron 32 especies de corales escleractinios (Tabla 7). Con el protocolo UWP se observaron más especies (p < 0,001), mientras que el resto de los protocolos se observaron valores similares, con VT se registraron 22 especies; con PIT, 20 especies y con AGRRA, 21 especies (Figura 17, Tabla 7). Las especies adicionales que fueron identificadas solo por UWP, son *Dichocoenia stokesi*, *Solenastrea bournoni*, *Scolymia sp.*, *Isophyllia rigida*, *Colpophyllia natans*, y *Manicina areolata*.

Tabla 7. Lista de especies registradas por método, las casillas vacías indican que la especie no fue encontrada por el protocolo.

Spp/Method	AGRRA	UWP	PIT	VT
AAGA	+	+	+	+
AFRA	+	+		+
AHUM	+	+	+	+
ALAM		+		+
ATEN	+	+	+	+
CNAT		+		
DCYL	+	+	+	+
DLAB	+	+	+	+
DSTO		+		
EFAS	+	+	+	+
FFRA	+	+		+
IRIG		+		
MARE		+		
MCAV	+	+	+	+
MDEC	+	+	+	
MJAC	+	+	+	
MLAM		+	+	
MMEA	+	+	+	+
MYCE		+		+
OANN	+	+	+	+
OFAV	+	+	+	+
OFRA		+		+
PAST	+	+	+	+
PCLI		+		+
PFUR	+	+	+	+
PPOR	+	+	+	+
PSTR	+	+	+	+
SBOU		+		
SCOL		+		
SINT	+	+	+	
SRAD	+	+	+	+
SSID	+	+	+	+

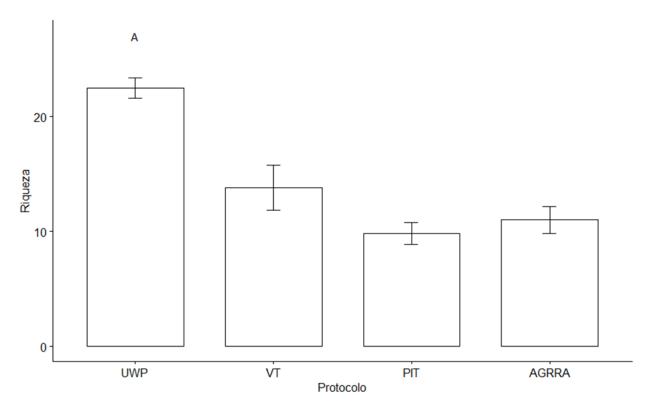


Figura. 17 Riqueza de especies promedio por protocolo (+- error estándar). Fotogrametría submarina registró el mayor número de especies, la letra denota diferencia significativa detectada en las comparaciones pareadas (p < 0.05).

6.4.3 Abundancia de colonias.

El promedio de colonias en las parcelas evaluadas por medio de UWP fue significativamente mayor (p < 0,001), con 2024 colonias, respecto al promedio de colonias registras con los otros protocolos evaluados (Figura 18). En el caso de la simulación de videotransectos (VT), el promedio de colonias fue de 325, y para simulación de transectos de AGRRA y PIT fue de 62 y 54 colonias, respectivamente.

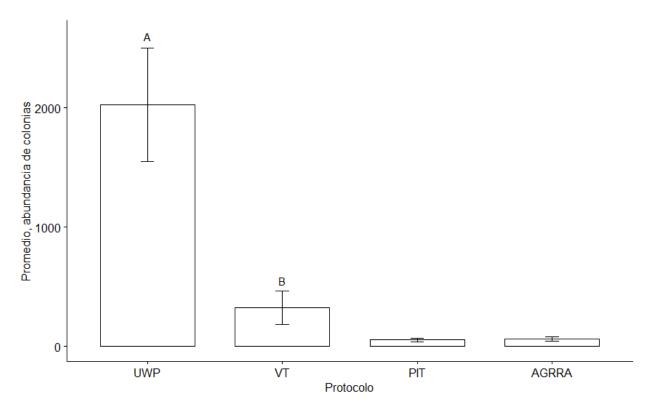


Figura. 18 Media de las abundancias de colonias por método (+- erros estandar). Video transecto y fotogrametría submarina registraron las mayores abundancias, la letra denota diferencias significativas detectadas en la comparación pareada (p<0,05).

A. agaricites, P. porites, y S. siderea fueron las especies con mayor presencia y que contribuyen al porcentaje de abundancia en todos los protocolos (Tabla 5).

6.5 Discusión

Los arrecifes estudiados tienen características similares a otros arrecifes en las distintas regiones del Caribe (profundidad, complejidad estructural), por lo cual son representativos de la región (Rioja-Nieto et al., 2008). Mediante UWP se obtuvieron estimaciones más altas en abundancia de colonias y riqueza de especies de coral y diferencias en cobertura de coral (Barrera-Falcon et al., 2021). Sin embargo, todos los diseños de muestreo mostraron una capacidad similar para identificar especies dominantes en términos de abundancia de colonias y cobertura de coral. Con UWP la cobertura es menor, mientras los protocolos VT, PIT y AGRRA mostraron valores de cobertura de coral similares, indicando que estos protocolos sobrestiman la métrica de cobertura de coral. Es importante mencionar que los transectos para PIT, AGRRA y VT normalmente siguen el desarrollo del arrecife, evitando en lo posible áreas de arena, cascajo y pavimento calcáreo

que carecen de estructura coralina. Sin embargo, este no es el procedimiento que sigue UWP, por lo que la sobrestimación puede ser mayor a la que se ha encontrado en estas comparaciones.

En concordancia con Urbina-Barreto (2021), el porcentaje de cobertura de coral estimada por medio fotogrametría fue significativamente más baja que el protocolo PIT con aproximadamente 4.9% de diferencia entre métodos.

En este estudio, el porcentaje medio de cobertura de coral obtenido por UWP (c.a. 6 %), difirió a lo previamente reportado por; Barranco et al. (2016); McField et al. (2018) para los arrecifes de Cozumel (11 %, 29 % y 17 %, respectivamente), utilizando transectos en banda tradicionales (p.e PIT o AGRRA).

Por otro lado, respecto al uso de UWP es necesario considerar la estandarización de los protocolos de fotogrametría submarina respecto a área representativa, dado que Couch et al. (2021) no detectan diferencias en la estimación de cobertura coralina y otras métricas (riqueza de especies, densidad de colonias adultas, diámetro medio de las colonias) entre el protocolo de fotogrametría submarina y protocolos visuales, lo cual parece estar relacionado con el área de análisis (60 m²), ya que está área sólo representa el 55% de todas las características bentónicas para el sitio evaluado (Couch et al., 2021). En la zona particular de estudio (PNAC) se ha determinado que 380 m² es suficiente para obtener datos representativos de la riqueza de especies de corales escleractinios (Hernández-Landa et al., 2020).

Las especies *A. agaricites*, *P. porites* y *S. siderea* fueron identificadas en todos los casos como dominantes y han sido reportadas como típicas de la región del Caribe (Reyes-Bonilla et al., 2014; Barranco et al., 2016; González-Barrios et al., 2018). Otras especies como *P. astreoides* y *A. tenuifolia* también se consideraron dominantes en la mayoría de los diseños de muestreo comparados. Para el caso de la fotogrametría submarina, se destacó la especie *Eusmilia fastigiata* como dominante. Esta especie es poco común y de tamaño pequeño con colonias que alcanzan un diámetro máximo de unos 20 cm en su etapa adulta (Veron J.E.N., 2016), lo que sugiere que

este diseño de muestreo es sensible a detectar especies raras y con características morfológicas y tamaño de colonias pequeñas como Scolimias.

Los protocolos de identificación visual in situ como AGRRA y PIT al parecer subestiman colonias pequeñas o raras (Leujak et al., 2007; Jokiel et al., 2015; Facon et al., 2016). Dado que el conteo de puntos es la base para estimar riqueza en Video transecto, PIT y AGRRA, ej. VT es el conteo de puntos sobre los fotogramas, en donde fue el único que identificó la especie masiva *O. annularis* como dominante en términos de cobertura. Lo anterior responde a la naturaleza del método y al tamaño de las colonias, en especies masivas de gran tamaño (p.e. >20 cm de diámetro) recontar puntos sobre una misma colonia sobrestima cobertura, caso contrario para especies pequeñas o raras donde la probabilidad de ser contadas es menor.

Si las colonias con las características mencionadas son recurrentes en la banda del transecto, las proporciones son propensas a generar estimaciones de cobertura que difieren de los valores reales. Esto también puede ocurrir con AGRRA y PIT cuando el diámetro de las colonias supera c.a. 20 cm dado que las evaluaciones son cada 10 cm (Leujak et al., 2007). Por otro lado, en el caso de fotogrametría digital submarina es importante mantener una definición homogénea y estandarizada de colonia para no confundir un aumento del número de colonias con degradación de colonias relacionado a mortalidad parcial, fisión y fragmentación de estas, como consecuencia de perturbaciones (Jaramillo González, 2016; Jackson JBC, 2014).

La fotogrametría digital submarina registró seis especies poco comunes que no fueron detectadas por los otros diseños de muestreo. Cinco de ellas, *Dichocoemia stokesii*, *Solenastrea bournoni*, *Manicina areolata*, *Scolymia sp.* e *Ishophyllia rigida*, son especies de tamaño pequeñomedio, con colonias adultas que alcanzan un diámetro máximo de c.a. 20 cm (Veron J.E.N., 2016), en contraste *Colpophyllia natans* es una especie masiva la cual puede ser contabilizada varias veces en un mismo transecto por los otros protocolos comparados (Torruco et al., 2021).

6.5.1 Comparación protocolos de monitoreo

PIT y AGRRA han sido usados para la caracterización de los arrecifes de coral dado su facilidad de uso y rápida disponibilidad de datos (Carleton et al., 1995; Hill et al., 2004; Leujak et al., 2007; Facon et al., 2016), tienen mejor desempeño en sitios con alta complejidad estructural, punto de

intersección se comporta mejor dada la proyección ortográfica a una dimensión 2D que se usa en los protocolos basados en imágenes (Nadon et al., 2006). Sin embargo, estos protocolos necesitan buzos experimentados y entrenados en la colecta de datos e identificación in situ de especies, por ello, la calidad de los datos depende de la experiencia de los buzos en la identificación de especies.

Las características ecológicas de los sitios de muestreo (por ejemplo, baja cobertura de coral o alta complejidad estructural), pueden tener un efecto sobre las estimaciones basadas en los datos obtenidos sobre protocolos visuales que implican conteo de puntos. Sitios con baja cobertura de coral, como la mayoría de los sitios muestreados en el PNAC, los datos colectados tienden a tener baja representatividad y ser menos precisos (Molloy et al., 2013). Además, el efecto de contorno de las colonias, donde las líneas de transecto siguen el borde de colonias grandes de coral, también puede afectar en la colecta de datos (Lam et al., 2006). Video Transecto es un protocolo rentable que puede reducir los costes económicos en la adquisición de datos para grandes áreas frente a PIT y AGRRA (Aronson et al., 1994). Este protocolo de monitoreo cuenta con los insumos necesarios para adoptar un enfoque fotogramétrico aplicando pequeños ajustes y debería ser explorado.

Al igual que fotogrametría digital submarina, video transecto genera un registro permanente que puede ser verificado posteriormente (Aronson et al., 1994; Carleton et al., 1995). Fotogrametría digital submarina es un protocolo de estudio rápido para colecta de datos en áreas grandes sin necesidad de personal capacitado en la identificación de especies (Chirayath et al., 2019; Lechene et al., 2019; Price et al., 2019; Bayley et al., 2020). Este protocolo permite extraer no solo métricas de cobertura y comunidad, sino también información demográfica importante sobre el tamaño de las colonias y las relaciones espaciales en la comunidad bentónica (Edwards et al., 2017; Hernández-Landa et al., 2020). Con el uso de fotogrametría submarina, también se pueden producir modelos precisos en tercera dimensión y modelos digitales de elevación. Además, el establecimiento de marcas permanentes en el sustrato permite un seguimiento preciso a largo plazo de la comunidad del arrecife a grandes escalas espaciales. Esto aumentaría nuestra comprensión de los procesos que dan forma a las comunidades de los arrecifes de coral.

El procesamiento de las imágenes para fotogrametría digital submarina y el posterior análisis de los datos puede llevar tiempo (una persona experimentada a tiempo completo, para un área mínima de 380 m², definida por Hernández-Landa et al., y analizarlo en términos de identificación de especies y medición de cobertura, se necesitaría alrededor de 160 horas de trabajo) o ser costoso de implementar teniendo en cuenta la necesidad de hardware (equipo fotográfico submarino y el hardware de cómputo de gama alta) y software especializados. Sin embargo, existen varias opciones para la adopción de software libre o propietario (Leon et al., 2015; Lechene et al., 2019) y el uso de dispositivos asequibles como la GPU NVIDIA Jetson Nano (Barba-Guaman et al., 2020). Para el análisis de datos, se está desarrollando la identificación automatizada de especies e inteligencia artificial (Chirayath et al., 2019; Pavoni et al., 2020; Yuval et al., 2021; Runyan et al., 2022) y pueden reducir el tiempo necesario para obtener información.

Los protocolos de fotogrametría digital submarina se utilizan cada vez más para evaluar los arrecifes de coral. Se han publicado al menos seis estudios que utilizan la fotogrametría digital submarina para el seguimiento de los arrecifes de coral. Los protocolos difieren principalmente en el área muestreada para el análisis, que oscila entre 60 m² a 1655 m², pero son similares en el procedimiento de adquisición de imágenes, las cámaras utilizadas, los algoritmos de procesamiento de imágenes, las condiciones ambientales del trabajo de campo durante la recolección de datos (agua clara, sitios poco profundos), el uso de puntos de control interno y el procesamiento de datos de la colonia (Palma et al., 2017; Lechene et al., 2019; Hernández-Landa et al., 2020; Couch et al., 2021; Urbina-Barreto et al., 2021). Fotogrametría digital submarina se basa en el análisis de la superficie del sustrato bentónico y las métricas obtenidas parecen estar sesgadas por el área considerada. Se necesitan más estudios para determinar el área de muestreo representativa para el análisis fotogramétrico en las diferentes regiones donde se distribuyen los arrecifes de coral. Esto garantizará que se puedan realizar comparaciones directas en diferentes regiones, entre los programas de seguimiento a largo plazo. Nuestros resultados también sugieren que los protocolos de monitoreo comúnmente utilizados en el Caribe están sobreestimando la cobertura de coral, y subestimando la riqueza de especies y abundancia de colonias con el esfuerzo de muestreo estandarizado, y esto necesita ser explorado con mayor detalle. Por último, es importante tener en cuenta que los datos obtenidos para los protocolos

VT, PIT y AGGRA presentados aquí no se obtuvieron en condiciones de campo. Por lo tanto, las circunstancias que pueden tener un impacto en la calidad de los datos adquiridos con estos diseños de muestreo, tales como los efectos de la corriente, la disponibilidad de tiempo para llevar a cabo la colecta de datos, la identificación de especies in situ, entre otros, no fueron considerados

6.6 Conclusiones

La evaluación y seguimiento preciso de los arrecifes de coral es necesario para afrontar y comprender las amenazas y los cambios en las comunidades coralinas.

Mediante el método de fotogrametría se detectó mayor abundancia de colonias y riqueza de especies, pero menor cobertura de coral (p< 0,05) respecto a PIT, AGRRA Y VT. Los resultados demuestran que este protocolo es sensible a las especies de menor tamaño. Todos los métodos de muestreo mostraron una capacidad similar para identificar las especies dominantes en términos de abundancia de colonias y cobertura coralina, por otro lado, los métodos VT, PIT y AGGRA mostraron valores similares de cobertura de coral (p>0,05), lo que parece indicar que estos diseños de muestreo sobreestiman esta importante métrica y subestiman la riqueza. Bajo el escenario actual de los arrecifes del caribe se sugiere evaluar si el esfuerzo de muestreo es suficiente con el número de replicas que se plantean en cada arrecife.

Teniendo en cuenta el área de análisis y la digitalización detallada de las colonias en los ortomosaicos a alta resolución, la riqueza de especies estimada por fotogrametría submarina no se ve afectada por rasgos de las especies como el tamaño o la abundancia de las colonias.

7. Capitulo III. Reconstrucción tridimensional de complejidad estructural mediante métodos fotogramétricos.

7.1 Introducción:

El crecimiento continuo en corales escleractinios es fundamental para la formación del relieve en los arrecifes de coral. A escala geológica, el crecimiento de un arrecife de coral es resultado del balance de acreción y erosión por agentes físicos y biológicos (Tribollet et al., 2011). Esta interacción determina la capacidad de crecimiento de la superficie del arrecife mediante la acreción neta de carbonatos, o en su caso la erosión sobre la matriz calcárea (Perry et al., 2008).

Una manera de medir indirectamente el relieve del fondo arrecifal es medir la complejidad estructural, definida como la estructura física aportada por organismos fijados (o asentados) directamente sobre la matriz calcárea y que aportan dimensión al arrecife. La complejidad estructural de un arrecife de coral es una característica esencial para las comunidades arrecifales y se correlaciona positivamente con procesos clave de los organismos, tales como tróficos, reproductivos y competencia, entre otros (Brandl et al., 2014; Graham, 2014), así como de servicios ambientales (Elliff y Kikuchi, 2017; Elliff y Silva, 2017).

Las primeras aproximaciones para medir la complejidad estructural de un arrecife de coral fueron propuestas en la década de 1970 (Risk, 1972), las cuales consistieron en ocho transectos de una cadena de eslabones finos sobre cada metro de sustrato a evaluar. Posteriormente se propuso un índice de rugosidad para estimar la complejidad estructural arrecifal (Luckhurst et al., 1978), el cual es conocido como método de cadena.

Desde entonces, este parámetro de rugosidad ha sido la medida más utilizada para representar a manera de sinónimo la complejidad estructural en los arrecifes de coral.

Comúnmente el método de la cadena mide la relación de distancia sobre un transecto de cadena determinado, colocada sobre el sustrato y la distancia lineal de los extremos de dicha cadena (Hill et al., 2004; Graham et al., 2013), donde en superficies planas la relación será igual a uno, mientras mayor a uno sea el valor, más alta será la complejidad estructural.

La complejidad estructural en los arrecifes de coral depende esencialmente de la comunidad bentónica y las características físicas de los organismos (Graham et al., 2013). Se puede medir a

distintas escalas, desde milímetros a metros. Resaltan ciertos grupos de organismos que están correlacionados a valores altos de complejidad estructural por la capacidad de contribuir a la deposición a la matriz calcárea, entre ellos destacan los corales masivos (Burns et al., 2015a; Burns et al., 2015b; Cramer et al., 2021). En el contexto geológico la estructura o matriz calcárea no necesariamente corresponde a los organismos bentónicos presentes (Ribas-Deulofeu et al., 2021), siendo un reflejo de la dinámica e historia de vida de estos ecosistemas. Por ello, la estimación de rugosidades de la matriz calcárea y de los componentes vivos que la componen, es crucial para comprender mejor la relación entre la complejidad estructural y su capacidad para resistir o recuperarse tras determinadas perturbaciones (Ribas-Deulofeu et al., 2021).

El programa Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) es uno de los más utilizados para el estudio de arrecifes en el Caribe. Su protocolo se basa en la diferencia máxima en altura entre el punto más alto y el más bajo ("maximum relief" por sus siglas en ingles). No obstante, una gran proporción de los estudios publicados sobre rugosidad en el Caribe, emplean el Índice de Rugosidad (Alvarez-Filip et al., 2009a). Este índice se obtiene al colocar una cadena de eslabones finos sobre los contornos del sustrato y calcular la relación entre la longitud total de la cadena y la distancia plana entre sus extremos. Una mayor relación indica mayor complejidad en el sustrato. Sin embargo, el tamaño del eslabón y el grosor de la cadena pueden ser más o menos representativos dependiendo del sitio y la escala en cuestión (Brown et al., 2004; Jos Hill y Clive Wilkinson, 2004; Lang y Marks, 2018).

Un mejor acercamiento a la complejidad estructural es la incorporación de una tercera dimensión y generación de modelos tridimensionales en el estudio de arrecifes coralinos (Burns et al., 2015a; Figueira et al., 2015; Ferrari et al., 2016). En la década pasada esto era costoso, logísticamente difícil y demandaba contar con equipo sofisticado, conocimientos avanzados en programación, así como equipo robusto de cómputo, lo cual dificultó su adopción (Bythell et al., 2001; Raoult et al., 2016). No obstante, las mejoras en las técnicas subacuáticas sobre todo en la adquisición de datos y la evolución en la tecnología han permitido desarrollar métodos y métricas para integrar la tercera dimensión, permitiendo evaluar la complejidad estructural de los arrecifes de coral con mayor precisión (Ferrari et al., 2016; House et al., 2016).

En este contexto, las técnicas de percepción remota y los métodos de análisis fotogramétrico digital conocidos como "structure from motion" (SfM), que anteriormente hemos definido como fotogrametría digital submarina, permiten derivar modelos tridimensionales de la superficie con precisión centimétrica (Westoby et al., 2012). Con este acercamiento se han establecido distintas técnicas para estudiar la complejidad estructural, como la derivación de un índice fractal (Zawada et al., 2009; Zawada et al., 2010; Leon et al., 2015), índice de rugosidad vectorial (VRM) (Price et al., 2019) y volumen de estructura tridimensional (Burns et al., 2016). Como resultado de las técnicas previas, se han realizado comparaciones entre los métodos tradicionales de medición de la rugosidad en sistemas de arrecifes (por ejemplo, el método de la cadena) y los perfiles obtenidos de modelos de elevación digital, los cuales se derivan de la fotogrametría digital submarina. Este último enfoque proporciona perfiles que son comparables a los datos recogidos por el método de la cadena. Además, es una técnica no invasiva en comparación con el método de la cadena (Storlazzi et al., 2016)

Las wavelets son funciones usadas para llevar a cabo una aproximación de datos con variaciones o con discontinuidades abruptas (Percival, 2000). La idea fundamental detrás de las wavelets es analizar funciones de acuerdo con escalas, así los algoritmos procesan los datos a diferentes resoluciones. Si se evalúa una señal o función utilizando una ventana de análisis amplia, no se observarán los pequeños detalles. En cambio, si la ventana de análisis es angosta (de mayor resolución), entonces se pueden observar pequeños detalles. En este análisis las ventanas se ajustan automáticamente al cambiar de resolución (Lilian et al., 1995). El procedimiento general para el análisis wavelet es adoptar una función prototipo, llamada generalmente wavelet madre, cuya elección dependerá del tipo de función o de datos a analizar.

En este trabajo introducimos el uso de un filtrado por wavelet sobre perfiles finos de alturas y se aplica una descomposición espacial (Raja et al., 2002; Nouhi et al., 2021), dicha descomposición facilita un análisis coherente de escala y permite detectar fenómenos imperceptibles a diferentes escalas explotando las firmas topográficas (Lashermes et al., 2007; Kalbermatten et al., 2012). En especial en este trabajo se usó la transformada wavelet discreta de máximo solapamiento (MODWT), una versión modificada a la transformada wavelet discreta (DWT). La MODWT

permite desarrollar un análisis de multiresolución (MRA), donde se descompone una serie temporal o espacial en una suma de series más simples (Roushangar et al., 2022).

En el capítulo se analiza la complejidad estructural sobre un área de 380 m², cuya área es representativa para la evaluación de corales escleractinios en el PNAC (Hernández-Landa et al., 2020; Barrera-Falcon et al., 2021). En este capítulo definiremos la complejidad geomorfológica configurada a partir de dos factores fundamentales: por un lado, la complejidad subyacente, determinada por procesos geológicos; y por otro, la complejidad inherente, vinculada a los componentes vivos presentes en el momento. La interacción y suma de estas dos dimensiones de complejidad dan lugar a la estructura geomorfológica que observamos.

Se evalúa el aporte relativo de los grupos morfofuncionales a la complejidad estructural inherente y se compara con la complejidad estructural subyacente. La complejidad estructural inherente en este trabajo se define como la suma de los componentes bentónicos superficiales (esponjas, octocorales, corales, componentes no vivos superficiales, etc.).

7.2 Objetivos.

 Comparar la complejidad estructural inherente y , cuantificar la contribución relativa de grupos morfofuncionales de corales escleractinios a la complejidad estructural geomorfológica de los sitios evaluados.

7.3 Metodología.

A partir de los modelos de elevación digital (DEM) obtenidos como parte del procesamiento de las imágenes mediante SfM (ver capítulo 1), se analizaron los modelos DEM por ortomosaico con una resolución por píxel de 0.01 metros.

La complejidad estructural se estimó in situ, tomando tres réplicas por arrecife utilizando el índice de rugosidad a través del método de cadena (Wilkinson et al., 2003). Posteriormente, en el laboratorio, se escribió un programa en Matlab v. 2020 (Matlab, 2020) para descomponer espacialmente la rugosidad a partir de los DEM, el cual evaluó los valores de alturas por fila de los pixeles en los modelos digitales de elevación. Cada perfil o fila se tomó como serie y se aplicó una transformada wavelet discreta de máximo solapamiento (MODWT) (Percival et al., 1997; Roushangar et al., 2022), usando como wavelet madre Daubechies, fijando cuatro niveles de

descomposición (Daubechies, 1990). La suma de los niveles de descomposición se consideró como variaciones inherentes y la aproximación al perfil se le definió como subyacente, la cual contiene el perfil característico del relieve sin tomar en cuentas las variaciones inherentes. Esto es equivalente a un modelo digital de terreno (no toma en cuenta relieve superficial).

En cada perfil se estimó la complejidad estructural, la cual se definió por Ra (Raja et al., 2002), dónde Ra es la media aritmética de los valores absolutos de las desviaciones de la altura del perfil con respecto a la línea media registradas dentro de una longitud de evaluación (ecuación 7).

$$Ra = \frac{1}{L} \int_0^L |h| dx$$

Donde:

h= es la altura absoluta del perfil de la superficie en cada parte del muestreo.

L= es la longitud de evaluación.

Para medir correctamente el parámetro, en ambos perfiles (inherente y subyacente) se tomó como longitud L igual a 5 cm, dado que fue el diámetro mínimo de las colonias digitalizadas en los ortomosaicos. Este criterio se aplicó tanto para el perfil inherente como el perfil subyacente.

A la par, las colonias identificadas y digitalizadas en cada ortomosaico (mayor detalle capitulo uno), se rasterizaron tomando en cuenta el tamaño del píxel de los DEM, posteriormente se ordenaron en una matriz de tres dimensiones. En las dos primeras dimensiones se colocó la matriz de complejidad inherente y complejidad subyacente respectivamente, en la tercera dimensión el ráster de las colonias coralinas con tejido vivo, en este último cada píxel fue asociado al código de especie para facilitar el filtrado espacial.

Para analizar espacialmente las colonias de coral y determinar la contribución de cada especie a la complejidad estructural inherente y subyacente, se superpusieron datos raster de colonias digitalizadas y medidas de complejidad inherente y subyacente. Posteriormente, para comparar los grupos morfofuncionales, se llevó a cabo un análisis de varianza de una vía (ANOVA de Welch,

según Wilcox, R. (2012)). En los casos en que la prueba resultó significativa, se parearon los sitios utilizando una prueba post hoc de Lincon (Wilcox, 2012).

7.4 Resultados.

7.4.1 Método de la cadena

En la Tabla 8 se muestran los valores estimados por el método de cadena por parcela, los valores bajos de complejidad estructural corresponden a Paraíso, Francesa tiene los valores más altos (Figura 19) seguido de Colombia.

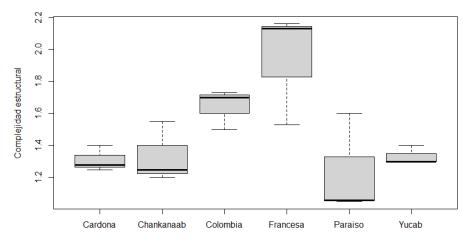


Figura. 19 Complejidad estructural por arrecife de coral, método de cadena.

Tabla 8. complejidad estructural, método de la cadena por parcela en los arrecifes del PNAC.

Arrecife	Complejidad	Arrecife	Complejidad
Paraiso 1	1.06	Francesa 1	1.53
Paraiso 2	1.6	Francesa 2	2.16
Paraiso 3	1.05	Francesa 3	2.13
Yucab 1	1.4	Chankanaab 1	1.2
Yucab 2	1.3	Chankanaab 2	1.25
Yucab 3	1.3	Chankanaab 3	1.55
Cardona 1	1.28	Colombia 1	1.5
Cardona 2	1.25	Colombia 2	1.7
Cardona 3	1.4	Colombia 3	1.73

7.4.2 Método MODWT

Los valores de complejidad estructural geomorfológica por área (380 m²), se muestran en la Figura 20. Los valores más altos en complejidad estructural geomorfológica corresponden a Yucab, resalta una amplia dispersión de los valores, por el contrario, Paraíso es un sitio donde los valores son menores y no tan dispersos, es un sitio relativamente homogéneo, además resalta al ser el sitio con menor complejidad estructural geomorfológica.

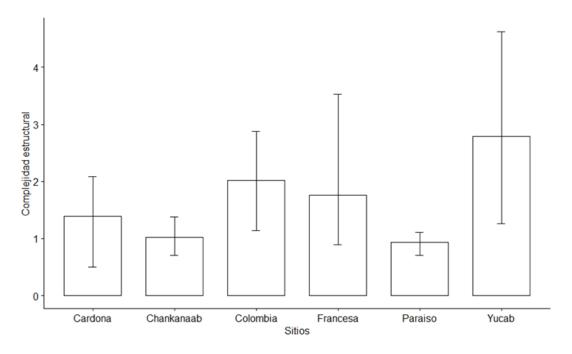


Figura. 20 Complejidad estructural geomorfológica de varios arrecifes. Yucab y Francesa presentan los valores más altos. Las barras indican el rango intercuartílico por sitio.

En la Figura 21 se muestran los valores de complejidad estructural inherente, solo la correspondiente a los componentes bentónicos (no considera la subyacente). Se aprecia que Colombia y Francesa son los sitios con los valores más altos en complejidad inherente, caso contrario para Yucab, Chankanaab y Paraíso.

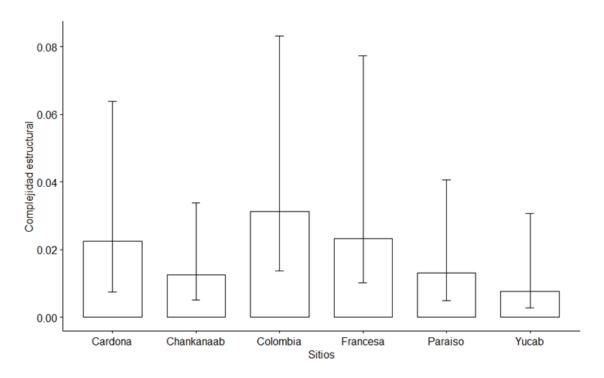


Figura. 21 Complejidad estructural inherente de varios arrecifes. Colombia y Francesa presentan los valores más elevados. Las barras indican el rango intercuartílico.

7.4.3 Complejidad estructural tejido vivo.

La Figura 22 muestra los valores de complejidad de aquellos sitios donde se digitalizaron especies, enfocándose en la complejidad estructural geomorfológica. Los arrecifes Francesa y Yucab presentan la mayor complejidad geomorfológica, mientras que Paraíso es el arrecife con la complejidad geomorfológica más baja.

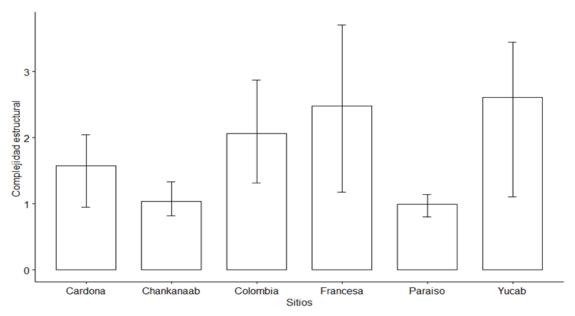


Figura. 22 Complejidad estructural geomorfológica considerando únicamente espacios con tejido vivo. Las barras representan el rango intercuartílico.

En La Figura 23 se observan los valores de complejidad estructural inherente, los valores más altos corresponden a Colombia y Francesa, caso contrario para Yucab el cual tiene los valores más bajos.

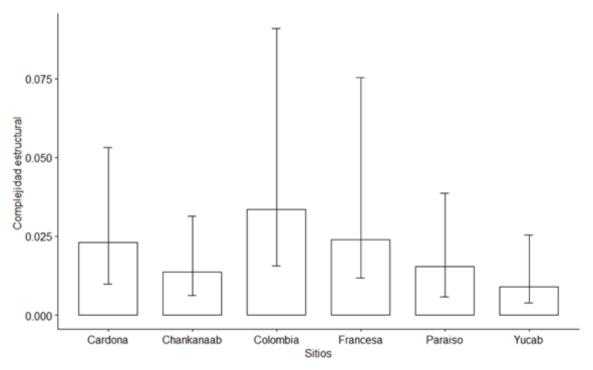


Figura. 23 Complejidad estructural inherente considerando únicamente espacios con tejido vivo. Las barras representan el rango intercuartílico.

7.4.4 Complejidad estructural por grupo morfofuncional.

El grupo agaricias tiene el mayor aporte a la complejidad inherente en el PNAC seguido del grupo de ramificados y el grupo de meandroides (P<0.05). Los grupos morfofuncionales masivos y solitarios no son distintos en términos de aporte a la complejidad inherente al comparar los valores entre estos grupos (Tabla A1, anexos) (Figura 24).

En términos generales las especies pertenecientes a los grupos de agaricias como ramificados, son las responsables de la complejidad estructural inherente de los arrecifes del PNAC, resaltando la ausencia de las especies pertenecientes a los grupos de masivos.

A nivel de sitio, el grupo morfofuncional de masivos es dominante en Chankanaab. El grupo morfofuncional de meandroides es dominante para Paraíso, Yucab y Colombia, para Cardona dominan el grupo de agaricias y en Francesa los ramificados (ver anexo figura A28 a figura A 33)

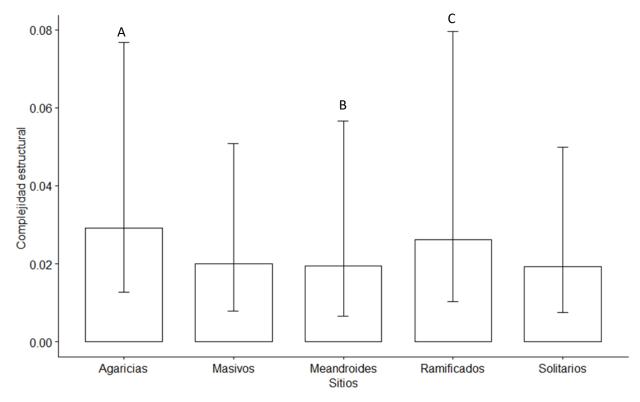


Figura. 24. Complejidad estructural inherente solo tejido, por grupo morfofuncional, las barras muestran el rango intercuartílico, las letras denotan diferencias significativas (p<0.05).

7.5 Discusión

En los arrecifes donde se aplicó la metodología UWP, se observó una mejora significativa en la capacidad de evaluación de las características del hábitat, permite una cuantificación precisa de la complejidad estructural, un aspecto esencial para la comprensión de los procesos ecológicos clave.

Los resultados de la complejidad estructural estimados mediante el método de la cadena se diferencian de aquellos estimados mediante el método de wavelets propuesto. El método de la cadena identifica a Francesa y Colombia como lugares de alta complejidad estructural. Sin embargo, al utilizar el método de wavelets, los sitios que sobresalen en términos de complejidad geomorfológica son Yucab y Francesa. Esta discrepancia parece residir en la naturaleza misma de las estimaciones. El método de la cadena es un estimador cuya precisión depende del número de

réplicas y de su ubicación (Royall, 1986), mientras que wavelets cuantifica un área (380 m2). Como regla general, los recuentos censales son medidas más fiables en comparación con los métodos no censales (Nations, 1952).

Aunque la fotogrametría submarina (UWP) evalúa áreas y puede neutralizar los valores en sitios complejos, ofrece la ventaja de proporcionar valores espacialmente explícitos. Esto significa que se pueden identificar tanto los sitios de baja como los de alta complejidad. Además, permite filtrar los valores exclusivamente de los lugares donde se identificó cobertura coralina.

En nuestros resultados al igual que en otros trabajos como Young et al. (2017) y Ribas-Deulofeu et al. (2021) en ambas escalas (inherente y subyacente) se observa una clara diferencia en la interpretación de la complejidad estructural. Considerando solo la complejidad estructural inherente, el valor mayor se le confiere a Colombia y Francesa, pero no así la complejidad geomorfologica, en esta última Yucab es un sitio altamente complejo, pero es un arrecife con baja cobertura de tejido vivo (Hernández-Landa et al., 2020), lo cual se confirma en los valores de complejidad inherente (valores bajos para Yucab). En este sentido Yucab es un arrecife con alto aporte de su matriz calcárea en comparación al resto de los sitios, mientras que Colombia y Francesa además de tener un aporte alto de su matriz calcárea, también poseen un alto aporte del componte bentónico que se refleja en los valores altos en complejidad estructural inherente.

Al contrastar la complejidad inherente tomando en cuenta solo tejido vivo, los valores más altos siguen correspondiendo a Colombia, que a su vez es el arrecife con mayor cobertura de coral (Hernández-Landa et al., 2020), por ello la complejidad inherente está definida en su mayoría por corales, donde los grupos morfofuncionales dominantes son el grupo de meandroides seguido del grupo de ramificados.

Yucab al ser el sitio con menor cobertura (<4 %) en comparación a Colombia (~15 %) el aporte en complejidad Inherente es bajo y en términos de tejido vivo actualmente el grupo con mayor aporte son agaricias. Sin embargo, como se menciona anteriormente, los valores altos en complejidad subyacente sugieren que Yucab fue un sitio altamente complejo. Los datos de Reyes Bonilla (2011) en donde reportó en tan solo un periodo de tres años (2005-2008) una pérdida de cerca del 76.9 % en cobertura de coral (mayo 2005 27%; mayo 2008 6%) parecen indicar el

pasado complejo de Yucab, con altas coberturas de tejido vivo coralino. En el arrecife de Yucab la acreción histórica por corales escleractineos le confirió valores altos en complejidad geomorfologica donde el mayor aporte está explicito en la forma o matriz calcárea, asociados a varios esqueletos de coral. Si bien, los valores son altos, al no tener cobertura coralina esta matriz calcárea puede erosionarse a largo plazo, resultando en pérdida neta global de sustrato si la tendencia continua (baja cobertura dominado por especies tipo maleza).

Los corales escleractinios vivos son los responsables de la complejidad estructural inherente para el PNAC, donde el principal grupo en términos de aporte son agaricias y ramificados (p < 0.05), seguido del grupo de masivos y meandroides, al no contar con el 10 % de cobertura de coral vivo en el PNAC se sugiere que no se tiene el soporte por los grupos clave para preservar la complejidad estructural a largo plazo (Perry et al., 2013; Burns et al., 2015b). Por ello es preciso resaltar, que el uso del porcentaje de cobertura de coral como indicador único subestima las respuestas de los sistemas biológicos a las presiones naturales y antropogénicas y como mencionan Gónzalez-Barrios y Álvarez-Filip, (2018), no necesariamente garantiza la funcionalidad física a largo plazo. En el PNAC dominan grupos morfofuncionales con poco aporte a la matriz calcárea, caracterizados por tener morfologías de bajo relieve, foliosas y ramificadas (Cramer et al., 2021; González-Barrios et al., 2021). Es necesario comparar o analizar los arrecifes de coral en términos del aporte de complejidad estructural inherente, dado que el centrar los datos en la complejidad estructural global, puede llevar a inferir o concluir datos de manera errónea en arrecifes complejos tridimensionalmente, pero con baja cobertura de tejido vivo de corales escleractinios como Yucab, donde la perdida de tejido vivo afecta a procesos como el flujo de energía, el ciclo de los nutrientes y la dinámica de las comunidades (Burns et al., 2016). Si bien el sitio tiene una estructura tridimensional compleja es necesario evaluar las interacciones con otros grupos para determinar si estos valores siguen correlacionados con un alta densidad y diversidad de otros organismos bentónicos.

7.2 Conclusiones.

La complejidad estructural de los arrecifes de coral es reflejo de su historia de vida, en este trabajo se encuentra que las condiciones actuales de los corales escleractineos presentes no parecen ser las adecuadas para el mantenimiento de la complejidad estructural a largo plazo en los arrecifes estudiados. En la parte superficial dominan especies de corales escleractinios pertenecientes a los grupos morfofuncionales ramificados y agaricias, por lo cual, si la tendencia continua, se esperaría una tendencia a la degradación de la matriz calcárea ya que los aportes de las especies de corales escleractineos considerados clave como los que se agrupan en los grupos morfofuncionales másivos y meandroides fue baja en todos los sitios.

El método de la cadena es de los más usados para estimar la complejidad estructural de los arrecifes de coral, en los resultados de este trabajo se observa que los resultados pueden enmascarar la interpretación, debido a que toma en cuenta la forma de los componentes bentónicos y la forma de la propia matriz consolidada.

Reportar la complejidad estructural geomorfológica, sobrestima los valores reales de la complejidad, se debe considerar la cobertura de coral o en su caso migrar a una estimación de complejidad estructural inherente como se propone en este trabajo. La serie de ventajas que se tienen al adoptar el método de fotogrametría digital submarina fueron discutidas ampliamente en el capítulo dos.

8. Capitulo IV Influencia del relieve en agregación espacial de corales escleractinios en arrecifes del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel.

8.1 Introducción.

La complejidad estructural se asocia positivamente con la diversidad y su importancia es evidente en distintos ecosistemas (Kovalenko et al., 2012; Loke et al., 2016). En los arrecifes de coral los esqueletos de corales escleractinios juegan un papel importante en la creación de microhábitats asociados a la complejidad estructural, previendo hábitat para organismos sésiles y móviles (Graham et al., 2013). Por ello, superficies topográficamente complejas pueden albergar más especies debido a una mayor diversidad del hábitat o como resultado de mayor superficie *per se* (Johnson et al., 2003).

Por lo general, superficies orientadas verticalmente en arrecifes de coral poco profundos son preferidas para el asentamiento de organismos fotoautótrofos (Anthony et al., 2003). Sin embargo, éstas superficies están usualmente ocupadas por películas bacterianas o macroalgas que inhiben el reclutamiento de corales (Ilsa et al., 2006). Cuando el espacio está totalmente ocupado, los sustratos orientados verticalmente y crípticos pueden proporcionar lugares de asentamiento alternativos (Baird et al., 2000), donde la competencia espacial suele ser menos intensa (Doropoulos et al., 2016) y la supervivencia de reclutas es mayor (Birkeland, 1977).

El efecto de la complejidad estructural sobre la riqueza y abundancia de especies se ha documentado en varios ecosistemas, como bosques (Spies, 1998), pastos marinos (Heck et al., 1977) y bosques de Kelp (Russell, 1977). En los arrecifes de coral, se han detectado asociaciones específicas en relación con el relieve del sustrato que parecen influir en las preferencias de hábitat y las interacciones ecológicas.

Por un lado, se ha encontrado que, en las zonas someras, los octocorales arborescentes tienden a preferir sustratos verticales, en los cuales presentan una mayor densidad de colonias que en sustratos horizontales o inclinados (Al-Marayati y Edmunds, 2018). Esto puede ser indicativo de una adaptación a ciertas condiciones de flujo de agua o de luz que favorecen el crecimiento vertical de estos corales.

Por otro lado, las superficies horizontales presentan una dinámica ecológica diferente. En estas, se ha observado que la herbivoría controla la dinámica de crecimiento de las algas de una forma que no ocurre en los sustratos verticales (Duran et al., 2018). En general, se ha sugerido que los arrecifes con comunidades de herbívoros intactas parecen capaces de controlar la abundancia de algas (Arthur et al., 2006).

Estas diferencias demuestran la influencia del relieve del sustrato en las interacciones ecológicas en los arrecifes de coral, destacando la necesidad de tener en cuenta las características del sustrato en los estudios de ecología de arrecifes. A su vez, resaltan la importancia de las prácticas de conservación que mantienen las comunidades de herbívoros intactas para el control de las algas y, por lo tanto, para la salud general del arrecife.

Donde la sobreexplotación de peces herbívoros ha mermado la capacidad de muchos arrecifes para contrarrestar el aumento en la producción de algas (Hughes, 1994; Graham Nicholas et al., 2006). Esto ha intensificado aún más la competencia por espacio en relieves planos entre las algas y los corales. En última instancia, esta serie de factores, que incluye la sobreexplotación de los peces herbívoros, el incremento en la mortalidad de los corales, las causas subyacentes de dicha mortalidad y la presencia de nutrientes en el agua, puede desembocar en un cambio drástico del ecosistema. Este cambio puede conducir a un nuevo estado del ecosistema en el que las macroalgas carnosas dominan (Hughes, 1994).

En la región del Caribe se reporta declive en abundancia y cobertura de los corales considerados como constructores (Alvarez-Filip et al., 2009a; Paddack et al., 2009; Schutte et al., 2010; Jackson et al., 2014), dando paso a ensamblajes de especies coralinas conocidos como tipo maleza, considerados malos competidores contra las algas (Edmunds, 2013; Mumby, 2021). Estos corales tipo maleza son distinguidos por sus morfologías de bajo relieve, foliosas y ramificadas, con tasas de crecimiento de lentas a rápidas, tienen un modo de reproducción que permite rápida colonización a bajas densidades de población, tasas generalmente altas de reclutamiento sexual, ocurrencia de alta a baja en reproducción asexual a través de la fragmentación, baja agresión interespecífica y alta tolerancia a la sedimentación, esta amalgama de características les otorga la capacidad de colonizar de manera oportunista y veloz (Cramer et al., 2021), sin embargo, a

pesar de estas habilidades, no son capaces de generar la misma estructura que las especies constructoras primarias, como las Acroporas o las Orbicellas.

Los arrecifes del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel no han sido ajenos a la dinámica de cambio, dominan este tipo de corales maleza, donde resaltan las especies: *Agaricia agaricites*, *Porites astreoides* y *Porites porites* (Hernández-Landa et al., 2020). Además, sus colonias presentan estados de agregación. En este capítulo se evalúa la asociación de especies de corales escleractinios que presentan agregación, con el relieve topográfico expresado en rangos de pendientes.

8.2 Objetivo.

• Evaluar el efecto del relieve en la distribución de las especies de corales escleractinios que presentan agregación espacial.

8.3 Métodología.

Se construyeron ortomosaicos y modelos de elevación digital (DEM) de cada uno de los arrecifes del PNAC (ver capitulo uno). A cada DEM se le aplicó un filtro usando la técnica de wavelets (ver capítulo 3). Se extrajo la matriz global (Figura 25 a), la cual llamamos modelo digital del terreno por practicidad (DTM), producto de la resta de la suma de los componentes (1-4) (ver capítulo 3).

La matriz se exportó a un formato ráster, en el software Arcmap 10.5 (ESRI., 2012). Se realizó un análisis de pendiente y se aplicó una posterior reclasificación asignando categorías basada en los grados de pendiente, considerando los criterios de Zuidam et al. (1986) (Tabla 9).

Tabla 9. Clases asignadas por rango de pendientes sobre el modelo digital del terreno de acuerdo con la clasificación de Zuidam et al. 1986.

Grados	Características	Clase
0-2	Plano	1
2-15	Pendiente suave	2
15-30	Pendiente moderada	3
30-70	Pendiente fuerte	4
70-90	Pendiente abrupta	5

Considerando las colonias de corales escleractinios identificadas y digitalizadas sobre los ortomosaicos (ver capitulo uno) que presentaron un patrón de agregación espacial, se evaluó el sustrato o clase (Tabla 9) sobre el cual su centroide se encuentra sobre el arrecife (Figura 25c).

Para identificar la clase del tipo de relieve donde se ubican dichos centroides de las colonias agregadas, en los archivos vectoriales de posiciones (centroides) se aplicó un buffer con un diámetro igual al tamaño del píxel de los modelos de elevación (0.0065 m). Posterior a ello, los

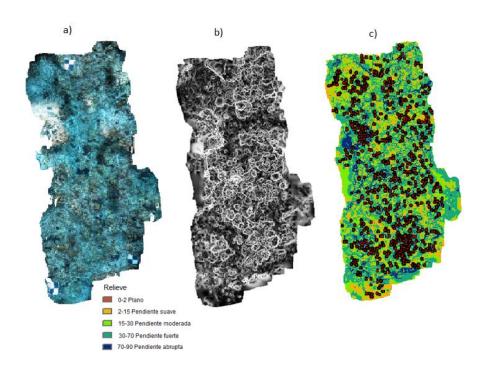


Figura. 25 a) Ortomosaico, b) análisis de pendientes en DTM, c) clasificación de pendientes, los puntos muestran los centroides de las especies.

ráster clasificados se vectorizaron y se aplicó una intersección espacial con el buffer de los centroides para extraer la información de la clase.

Los datos se exportaron a formato delimitado por comas en el software R (R Core Team, 2018). Se analizó la distribución de frecuencias de las especies agregadas con relación al grado de inclinación del relieve (Tabla 9). Para comparar las frecuencias de cada clase se aplicó un modelo lineal generalizado con una distribución de errores binomial negativa y una función de enlace logarítmica. Al presentarse diferencias significativas (p<0.05), con el objeto de hacer las comparaciones a posteriori se usó el paquete MASS (Venables WN, 2002).

8.4 Resultados.

En los arrecifes del PNAC dominan estructuras con pendientes fuertes (clase 4), seguido de pendientes suaves (clase 2) y pendientes moderadas (clase 3), abruptas (clase 5) y planas (clase 1) (Figura 26).

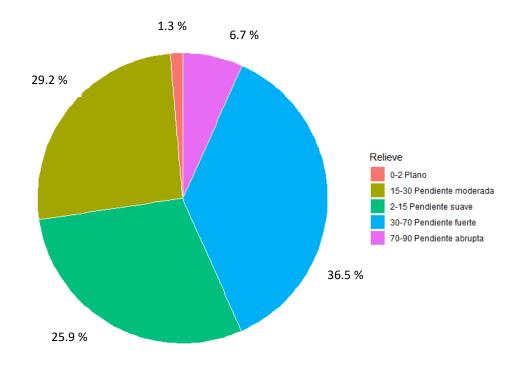


Figura. 26 Porcentaje de área por tipos de relieve presentes en los arrecifes del PNAC.

Se identificaron doce especies con agregación espacial (Tabla 10), presentes en por lo menos uno de los seis sitios evaluados: Agaricia agaricites, Agaricia humilis, Agaricia tenuifolia, Eusmilia fastigiata, Montastraea cavernosa, Orbicella annularis, Orbicella faveolata, Porites astreoides, Porites porites, Siderastrea radians, Siderastrea siderea y Porites furcata. La especie A. agaricites fue identificada en todos los sitios y en estos presentó agregación, por otro lado, especies como A. tenuifolia, O. Annularis, O. faveolata, P. porites, P. furcata no se distribuyen ampliamente por los sitios evaluados como el caso anterior de A. agaricites, pero en los sitios en donde se encontraron, se identificaron patrones de agregación entre sus colonias. El resto de las especies presentes en la tabla 10 solo presentaron patrones de agregación en algunos sitios, en los

arrecifes donde no presentaron dicha distribución de colonias, se sigue un patrón de distribución aleatorio característico.

Tabla 10. Arreglo de distribución espacial de las especies agregadas (retomada de capitulo uno), las celdas color rojo denotan a las especies que presentan agregación espacial, las celdas de color verde indican un patrón aleatorio y las celdas sin coloración indican ausencia de la especie o las el número de colonias fueron menor a 20 (*Agaricia agaricites* (AAGA), *Agaricia humilis* (AHUM), *Agaricia tenuifolia* (ATEN), *Eusmilia fastigiata* (EFAS), *Favia fragum* (FFRA), *Montastraea cavernosa* (MCAV), *Orbicella annularis* (OANN), *Orbicella faveolata* (OFAV), *Porites astreoides* (PAST), *Porites porites* (PPOR), *Siderastrea radians* (SRAD), *Siderastrea siderea* (SSID) y *Porites furcata* (PFUR)).

	Paraíso	Chankanaa'b	Yucab	Cardona	Francesa	Colombia
AAGA						
AHUM						
ATEN						
EFAS						
FFRA						
MCAV						
OANN						
OFAV						
PAST						
PPOR						
SRAD						
SSID						
PFUR						

Se observó que este grupo de especies en su mayoría están asociadas de manera significativa (p<0.05) a pendientes fuertes (clase cuatro) seguidos por p. suave, p. moderada, p. abrupta y relieve plano (Figura 26). La clase dos no presentó una diferencia significativa (p>0.05) con las clases tres y cinco en la frecuencia de colonias agregadas, pero las demás comparaciones entre clases resultaron distintas (p<0.05) (Tabla 11). La frecuencia de especies en relación con el relieve parece relacionarse hasta cierto punto con la disponibilidad de espacio (la mayoría distribuidas en la clase 4 que es más abundante). Sin embargo, las especies parecen tener también preferencia por relieves escarpados considerando que la cobertura de las otras clases es relativamente similar y no hay diferencias (p>0.05) en la frecuencia de las colonias entre las otras clases también abundantes (Figura 27).

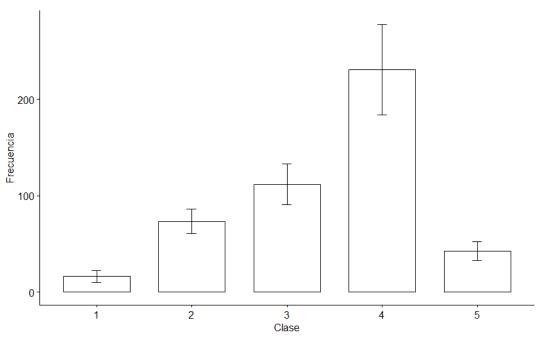


Figura. 27 Frecuencia de colonias de especies agregadas en relación con la clase de pendiente en la cual se distribuyen.

Tabla 11. Comparación *a posteriori*, frecuencias por clase de relieve. Los asteriscos indican una diferencia significativa entre los pares de clases.

Simultaneous Tests for General Linear Hypotheses Multiple Comparisons of Means: Tukey Contrasts Fit: glm.nb(formula = Frecuencia slope, data = agregadas) init.theta = 1.471433431, link = log)

	min.theta = 1:1/1199191; mix = 108)							
	${f Estimate}$	Std. Error	z value	$\Pr(>\mid z\mid)$				
2 - 1 == 0	2.9174	0.3453	8.448	< 0.001 ***				
3 - 1 == 0	3.414	0.3423	9.973	< 0.001 ***				
4 - 1 == 0	4.0112	0.3419	11.731	< 0.001 ***				
5 - 1 == 0	2.6852	0.3433	7.823	< 0.001 ***				
3 - 2 == 0	0.4966	0.2204	2.253	0.15397				
4 - 2 == 0	1.0938	0.2198	4.977	< 0.001 ***				
5 - 2 == 0	-0.2323	0.2218	-1.047	0.82793				
4 - 3 == 0	0.5972	0.215	2.777	0.0413 *				
5 - 3 == 0	-0.7288	0.2171	-3.357	0.00668 **				
5 - 4 == 0	-1.326	0.2165	-6.125	< 0.001 ***				
Signif. o	codes: 0 '***	0.001 '**' 0.01	·*' 0.05 '.'	0.1''1				

En la Figura 28 se pueden observar los valores de las frecuencias de las especies agregadas y el tipo de relieve en el que se encuentran creciendo. Se observa para todas las especies, preferencia por el relieve tipo cuatro, caracterizado por pendientes fuertes. Además, de mayor a menor frecuencia, ocho especies, AAGA, ATEN, OANN, PFUR, PPOR, PAST, MCAV y OFAV tiene preferencia por los relieves clase cinco y tres; las especies AHUM, EFAS y SRAD y SSID, tienen preferencia por las clases tres y dos. Solo seis especies presentaron colonias creciendo sobre sustratos tipo uno (AAGA, EFAS, MCAV, PAST, PPOR y SSID).

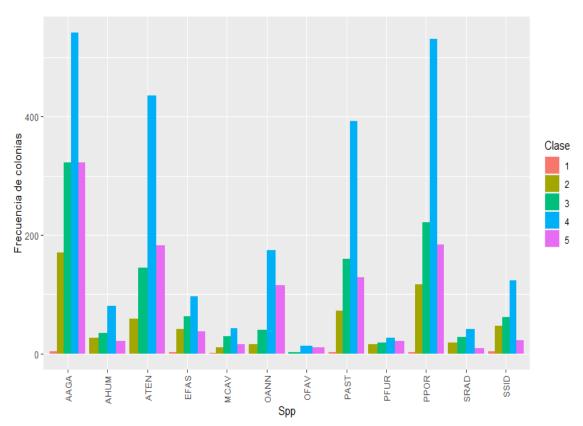


Figura. 28 Número de colonias identificadas por especies acorde a su ubicación por clase.

8.5 Discusión.

La topografía predominante en los arrecifes del PNAC se caracteriza por pendientes que varían entre 30 y 70 grados, lo que conforma un relieve de moderado a fuertemente inclinado. Esta característica representa el 36.5% del total del relieve en los arrecifes del PNAC.

La agregación de especies se asocia con mayor frecuencia (p<0.05) a microhábitats con pendientes fuertes en comparación a los inclinados u horizontales, considerando que no se encontraron diferencias en la frecuencia de especies en los relieves de pendiente suave con pendientes moderadas y abruptas, en donde los últimos dos tienen un área similar a la presentada por la clase cuatro, los resultados sugieren que la complejidad del sustrato pudiera modular la distribución espacial de los corales escleractinios que presentan agregación en los arrecifes del PNAC.

Generalmente la competencia por espacio en arrecifes de coral es una acción recurrente, el tener un espacio privilegiado garantiza el crecimiento y propagación del organismo bentónico (Sandin et al., 2012). Por lo tanto, la heterogeneidad del relieve o la complejidad estructural en los arrecifes de coral se manifiesta en una mayor cantidad de superficie disponible. En este contexto, los entornos con alta complejidad estructural son esenciales durante las primeras etapas de vida de diversos organismos (Brandl et al., 2014), ya que la complejidad estructural se asocia con espacios protegidos (Almany, 2004) y nichos físicos (Willis et al., 2005). Estos factores pueden contribuir a una mayor biodiversidad (Tews et al., 2004) y aumentar la capacidad de carga del hábitat (Kostylev et al., 2005) en diferentes escalas espaciales.

En este caso, estructuras con pendientes complejas parecen favorecer el asentamiento de corales al no competir directamente por espacios abiertos u horizontales (clases tipo uno y dos) donde la competencia pudiera ser mayor con otros grupos como algas (Anthony et al., 2003). Por otra parte, el aumento en la mortalidad de los corales y las causas subyacentes de tal mortalidad, junto con la presencia de nutrientes en el agua, la pérdida de peces herbívoros y erizos de mar, intensifican la competencia por el espacio debido al crecimiento en la cobertura de algas. Esta

tendencia ha sido documentada en la cuenca del Caribe durante más de una década (Bellwood et al., 2004; Paddack et al., 2009; Randazzo-Eisemann et al., 2021).

Se ha observado que las características del hábitat local, como la densidad de colonias, afectan en gran medida las tasas de asentamiento y supervivencia de las larvas plánulas asentadas (Vermeij et al., 2008; Bramanti et al., 2016). Por ello, las características de las doce especies agregadas pueden ser un factor determinante en la propia densidad y arreglo espacial.

Se ha documentado que las comunidades bentónicas en los arrecifes de coral someros del Caribe, han pasado de ser sistemas dominados por corales caracterizados por un crecimiento rápido, morfología ramificada que puede competir con otros organismos por la luz y/o el espacio, un modo de reproducción por desove (con un bajo índice de reproducción sexual), una alta propensión a la reproducción asexual por fragmentación, una baja tolerancia a perturbaciones como la sedimentación y el estrés térmico (historia de vida competitivas, ej. Acropora) y corales con tasas de crecimiento de lentas a moderadas, morfologías grandes y abovedadas con mayor capacidad para eliminar sedimentos y otras partículas, resistentes a los daños causados por las tormentas, una tolerancia relativamente mayor a la sedimentación y al estrés térmico (historia de vida estrés-tolerantes, ej. *Orbicella*) a sistemas dominados por corales tipo maleza. Este grupo se distingue por sus morfologías pequeñas, foliosas, ramificadas y abovedadas, con modo de reproducción tipo brooders (fertilización interna) que permite una rápida colonización (historia de vida tipo maleza, ej. *A. agaricites*) (Darling et al., 2012; Cramer et al., 2021).

Dentro del conjunto estudiado de las doce especies, una proporción alta se clasifica según sus estrategias de historia de vida "tipo maleza" (ej. *A. agaricites, P. astreoides*). Estas estrategias parecen conferir ventajas competitivas en los procesos de colonización bajo las condiciones ambientales actuales en el Caribe, en comparación con las especies de coral que exhiben estrategias de historia de vida de tipo tolerantes (ej. *M. cavernosa* y *O. annularis*). La prevalencia de la especie *A. agaricites* en todos los tipos de relieve fortalece la observación sobre las ventajas de ciertas especies de corales. Sin embargo, en contraste, especies como *M. cavernosa* y *O. annularis* exhiben patrones de agregación selectivos en determinadas áreas de los arrecifes del PNAC. Este comportamiento selectivo podría estar influenciado por su alta vulnerabilidad a

enfermedades, como lo indican los estudios de Edmunds (2015) y Meiling et al. (2021). De hecho, se ha observado una notable disminución de estas colonias en el Caribe. Es destacable que estas especies muestren una inclinación particular hacia los sustratos o relieves de clase cuatro, que presentan pendientes más pronunciadas. Este comportamiento subraya la importancia de la diversidad y complejidad del sustrato en la adaptabilidad y supervivencia de las especies con historias de vida tolerantes.

Los arrecifes del PNAC están en una fase caracterizada por ser dominados por corales tipo maleza, con arreglos espaciales que muestran agregaciones sobre relieves con pendientes moderadas a altas. Es importante resaltar que estas especies no son constructoras, por ello, no necesariamente a largo plazo se mantendrá la estructura tridimensional (Perry et al., 2013; Perry et al., 2015) afectando directamente la pérdida de relieve (clase 4) donde las especies con agregaciones tienden a preferir este tipo de relieves, por ello, es interesante evaluar la dinámica de las especies denominadas tipo maleza en el eje temporal versus la competencia en espacios horizontales con otros grupos bentónicos como las algas.

8.6 Conclusiones.

Los arrecifes del PNAC se caracterizan por ser ambientes heterogéneos, el rango de pendientes predominantes a lo largo de los arrecifes del PNAC es de 30-70 grados (clase cuatro), conformando una topografía moderadamente escarpada a fuerte, representando el 36.5 % del relieve total de los arrecifes evaluados.

Las especies agregadas del PNAC se localizan y crecen con mayor frecuencia (p<0.05) en microhábitats con pendientes fuertes en comparación a los inclinados u horizontales, los resultados sugieren que la complejidad del sustrato pudiera modular la distribución espacial de los corales escleractinios que presentan agregación en los arrecifes del PNAC.

La preferencia de especies sobre sustratos tipo cuatro no es exclusiva de especies tipo maleza, también especies con historias de vida tolerantes presentan este comportamiento, resaltando la importancia de la complejidad estructural, además se refuerza la necesidad de conservar este tipo de relieves en los arrecifes del PNAC.

9. Conclusiones

En esta era contemporánea, el avance vertiginoso de las tecnologías de la información, acompañado de innovaciones tecnológicas, ha brindado herramientas valiosas que posibilitan a la comunidad académica el estudio detallado de ecosistemas a escalas tanto finas como amplias. A pesar de estos avances, persiste cierto escepticismo o resistencia hacia la adopción de estas tecnologías emergentes, especialmente en áreas donde representan novedades. Este trabajo evidencia que la incorporación e integración de técnicas como la percepción remota, la fotogrametría y algoritmos Structure from Motion (SfM, por sus siglas en inglés), no solo es comparable con los métodos tradicionales en el estudio de arrecifes de coral, sino que en muchos casos puede superarlos. Su capacidad para generar réplicas digitales de los sitios analizados, ofrecer descripciones precisas de ambientes bentónicos y construir modelos tridimensionales son ventajas evidentes. A través del método de muestreo de fotogrametría digital submarina, logramos caracterizar seis arrecifes del PNAC, detectando una cobertura coralina con aproximadamente un 6% de tejido vivo. Esta técnica nos permitió determinar que una superficie de alrededor de 380 m2 es suficiente para registrar, con la fotogrametría digital submarina, al menos el 90% de las especies que se esperarían encontrar en los arrecifes del PNAC.

A pesar de los inconvenientes identificados, como los prolongados tiempos de análisis en comparación con los protocolos convencionales, el valor de estas herramientas es incuestionable, especialmente cuando se trata de obtener un entendimiento detallado de los arrecifes de coral en aspectos como tamaños, frecuencias y ubicaciones a nivel de colonias. Este avance en la comprensión no solo representa una expansión de nuestro conocimiento actual, sino que también se convierte en una llamada a colegas y futuras generaciones de investigadores. Se les invita a explorar y adoptar la fotogrametría digital submarina, marcando así un cambio en cómo abordamos y entendemos estos ecosistemas cruciales.

Por último, a partir de las características observadas en los arrecifes coralinos estudiados, es razonable suponer que esta área de análisis sea representativa o similar en otros arrecifes del Caribe mexicano. Esto sugiere que las técnicas empleadas podrían tener aplicaciones más amplias en la región, ofreciendo una metodología eficiente y efectiva para el estudio detallado de estos ecosistemas vitales.

10. Agradecimientos

Agradezco al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México por formarme en sus aulas, al Consejo Nacional de Humanidades Ciencia y Tecnología por la beca otorgada durante el periodo de doctorado.

Un especial reconocimiento al apoyo del proyecto UNAM, DGAPA-PAPIIT "Determinación de patrones espaciales, reconstrucción tridimensional y variación espacio-temporal de atributos ecológicos de colonias de coral en arrecifes del Caribe Mexicano y su efecto en la disipación del oleaje. PAPIIT No. IN287219"

Se agradece a los Doctores del comité Tutoral por la guía compartida del proyecto, Dra. Cecilia E. Enríquez Ortiz, Dr. Ismael Mariño Tapia, Dr. Lorenzo Álvarez Filip. Dr. J. Rodrigo Garza Pérez, por todas sus observaciones y comentarios que sin duda reforzaron este proyecto.

Se agradece al Dr. Rodolfo Rioja Nieto por la dirección del proyecto, discusiones, comentarios, asesorías a lo largo de la formación en el doctorado.

Se agradece al Dr. Roberto C. Hernández por sus comentarios en el documento, logística y trabajo de campo, así como al M.C. Carlos Cruz por su apoyo logística y trabajo de campo.

Al personal del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel por el apoyo en campo y a todas las personas que directa e indirectamente apoyaron en la culminación de este proyecto.

Quisiera expresar mi más profundo agradecimiento a mis padres. Su constante apoyo, amor y aliento han sido fundamentales en cada paso de este camino. Su inquebrantable confianza me ha fortalecido en los momentos más desafiantes. Este logro es tan mío como suyo. Gracias por todo

11. Referencias.

- Aber, J. S., Marzolff, I., & Ries, J. B. (2010). Chapter 3 Photogrammetry. In J. S. Aber, I. Marzolff, & J. B. Ries (Eds.), *Small-Format Aerial Photography* (pp. 23-39). Amsterdam: Elsevier.
- Ahyong, S., Boyko, C. B., Bailly, N., Bernot, J., Bieler, R., Brandão, S. N., . . . Zullini, A. (2023). World Register of Marine Species (WoRMS). Retrieved from https://www.marinespecies.org. Retrieved 2023-02-01, from WoRMS Editorial Board https://www.marinespecies.org.
- Al-Marayati, M., & Edmunds, P. J. (2018). Octocoral distribution is associated with substratum orientation on coral reefs in St. John, U.S. Virgin Islands. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,* 500, 55-62. doi:https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.12.015
- Almany, G. R. (2004). Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juvenile and adult coral reef fishes. *Oecologia*, *141*(1), 105-113. doi:10.1007/s00442-004-1617-0
- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N., Côte, I., Watkinson, A., & Gill, J. (2011). Coral identity underpins architectural complexity on Caribbean reefs. *Ecological Applications*, *21*, 2223-2231. doi:10.2307/41416650
- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N., Gill, J., Côté, I., & Watkinson, A. (2009a). Flattening of Caribbean coral reefs: Region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society, 276*, 3019-3025. doi:10.1098/rspb.2009.0339
- Alvarez-Filip, L., Dulvy Nicholas, K., Côté Isabelle, M., Watkinson Andrew, R., & Gill Jennifer, A. (2011). Coral identity underpins architectural complexity on Caribbean reefs. *Ecological Applications*, 21(6), 2223-2231. doi:10.1890/10-1563.1
- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Côté, I. M., & Watkinson, A. R. (2009b). 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
- Anthony, K. R. N., & Hoegh-Guldberg, O. (2003). Variation in coral photosynthesis, respiration and growth characteristics in contrasting light microhabitats: an analogue to plants in forest gaps and understoreys? *Functional Ecology, 17*(2), 246-259. doi:https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00731.x
- Aronson, Richard, B. a. E., P, J., Precht, W, F., Swanson, . . . D, R. (1994). Large-scale, long-term monitoring of Caribbean coral reefs: Simple, quick, inexpensive techniques. *Atoll Research Bulletin*. doi: https://doi.org/10.5479/si.00775630.421.1
- Au, A. C. S., Zhang, L., Chung, S. S., & Qiu, J. W. (2014). Diving associated coral breakage in Hong Kong: Differential susceptibility to damage. *Marine Pollution Bulletin, 85*(2), 789-796. doi:10.1016/j.marpolbul.2014.01.024
- Baddeley, A. J., Moyeed, R. A., Howard, C. V., & Boyde, A. (1993). Analysis of a Three-Dimensional Point Pattern with Replication. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics), 42*(4), 641-668. doi:10.2307/2986181
- Baird, A. H., & Hughes, T. P. (2000). Competitive dominance by tabular corals: an experimental analysis of recruitment and survival of understorey assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 251*(1), 117-132. doi:https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00209-4
- Barba-Guaman, L., Eugenio Naranjo, J., & Ortiz, A. (2020). Deep Learning Framework for Vehicle and Pedestrian Detection in Rural Roads on an Embedded GPU. *Electronics*, *9*(4). doi:10.3390/electronics9040589
- Barker, N. H. L., & Roberts, C. M. (2004). Scuba diver behaviour and the management of diving impacts on coral reefs. *Biological Conservation*, 120(4), 481-489. doi:https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.03.021

- Barranco, L., Carriquiry, J., Rodriguez Zaragoza, F., Cupul-Magaña, A., Villaescusa, J., & Calderon-Aguilera, L. (2016). Spatiotemporal variations of live coral cover in the northern Mesoamerican Reef System, Yucatan Peninsula, Mexico. *Scientia Marina*, *80*, 0-0. doi:10.3989/scimar.04294.23A
- Barrera-Falcon, E., Rioja-Nieto, R., Hernández-Landa, R. C., & Torres-Irineo, E. (2021). Comparison of Standard Caribbean Coral Reef Monitoring Protocols and Underwater Digital Photogrammetry to Characterize Hard Coral Species Composition, Abundance and Cover. *Frontiers in Marine Science*, 8, 1391. Retrieved from https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmars.2021.722569
- Bauer, P. (2000). Multiple comparisons theory and methods. Jason C. Hsu, Chapman & Hall, London, 1996. No. of pages: xiv+277. Price: £35. ISBN 0-412-9828-1. *Statistics in Medicine*, 19(14), 1951-1951. doi:https://doi.org/10.1002/1097-0258(20000730)19:14<1951::AID-SIM471>3.0.CO;2-W
- Bayley, D. T. I., & Mogg, A. O. M. (2020). A protocol for the large-scale analysis of reefs using Structure from Motion photogrammetry. *Methods in Ecology and Evolution, 11*(11), 1410-1420. doi:https://doi.org/10.1111/2041-210X.13476
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C., & Nystrom, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429(6994), 827-833. Retrieved from http://dx.doi.org/10.1038/nature02691
- Birkeland, C. (1977). The importance of rate of biomass accumulation in early successional stages of benthic communities to the survival of coral recruits. Proc 3rd Int Coral Reef Sym. *Proceedings, Third International Coral Reef Symposium, Miami, 1*.
- Bramanti, L., & Edmunds, P. J. (2016). Density-associated recruitment mediates coral population dynamics on a coral reef. *Coral Reefs*, *35*(2), 543-553. doi:10.1007/s00338-016-1413-4
- Brandl, S. J., Hoey, A. S., & Bellwood, D. R. (2014). Micro-topography mediates interactions between corals, algae, and herbivorous fishes on coral reefs. *Coral Reefs, 33*(2), 421-430. doi:10.1007/s00338-013-1110-5
- Brazeau, D. A., Sammarco, P. W., & Gleason, D. F. (2005). A multi-locus genetic assignment technique to assess sources of Agaricia agaricites larvae on coral reefs. *Marine Biology, 147*(5), 1141-1148. doi:10.1007/s00227-005-0022-5
- Brown, E., Cox, E., Jokiel, P., Rodgers, K. u., Smith, W., Tissot, B., . . . Hultquist, J. (2004). Development of Benthic Sampling Methods for the Coral Reef Assessment and Monitoring Program (CRAMP) in Hawai'i. *Pacific Science*, 58. doi:10.1353/psc.2004.0013
- Burns, J., Delparte, D., Gates, R., & Takabayashi, M. (2015a). *Utilizing underwater three-dimensional modeling to enhance ecological and biological studies of coral reefs*.
- Burns, J., Delparte, D., Gates, R. D., & Takabayashi, M. (2015b). Integrating structure-from-motion photogrammetry with geospatial software as a novel technique for quantifying 3D ecological characteristics of coral reefs. *PeerJ*, *3*, e1077. doi:10.7717/peerj.1077
- Burns, J. H. R., Delparte, D., Kapono, L., Belt, M., Gates, R. D., & Takabayashi, M. (2016). Assessing the impact of acute disturbances on the structure and composition of a coral community using innovative 3D reconstruction techniques. *Methods in Oceanography*, 15-16, 49-59. doi:https://doi.org/10.1016/j.mio.2016.04.001
- Bythell, J., Pan, P., & Lee, J. (2001). Three-dimensional morphometric measurements of reef corals using underwater photogrammetry techniques. *Coral Reefs*, *20*(3), 193-199. doi:10.1007/s003380100157
- Capra, A., Castagnetti, C., Dubbini, M., Gruen, A., Guo, T., Mancini, F., . . . Troyer, M. (2017). High Accuracy Underwater Photogrammetric Surveying. *Journal Name: 3rd IMEKO International Conference on Metrology for Archeology and Cultural Heritage; Journal Volume: null; Journal Issue: null; Conference: null; Patent File Date: null; Patent Priority Date: null; Other Information: null; Related Information: null, Medium: X; Size: null; Quantity: null; OS: null; Compatibility: null; Other: null.*
- Carleton, J. H., & Done, T. J. (1995). Quantitative video sampling of coral reef benthos: large-scale application. *Coral Reefs*, *14*(1), 35-46. doi:10.1007/BF00304070

- Chirayath, V., & Instrella, R. (2019). Fluid lensing and machine learning for centimeter-resolution airborne assessment of coral reefs in American Samoa. *Remote Sensing of Environment, 235*, 111475. doi:https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.111475
- Chuvieco, E. (1990). Fundamentos de teledetecci??n espacial. Madrid: Ediciones Rialp.
- Clarke, K., & Warwick, R. (2001). Clarke KR, Warwick RM.Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. Primer-E Ltd: Plymouth, UK. In.
- CONANP. (2019, 30 september 2019). Estrategia de conservación para arrecifes saludables de Cozumel.

 Retrieved from https://www.gob.mx/conanp/articulos/estrategia-de-conservacion-para-arrecifes-saludables-de-cozumel?idiom=es
- Condit, R., Ashton, P. S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., . . . Yamakura, T. (2000). Spatial Patterns in the Distribution of Tropical Tree Species. *Science*, *288*(5470), 1414. Retrieved from http://science.sciencemag.org/content/288/5470/1414.abstract
- Costanza, R., de Groot, R., Sutton, P., van der Ploeg, S., Anderson, S. J., Kubiszewski, I., . . . Turner, R. K. (2014). Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environmental Change, 26*, 152-158. doi:https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002
- Couch Courtney S., Oliver Thomas A., Suka Rhonda, Lamirand, M., Asbury, M., Amir, C., . . . Samson, J. (2021). Comparing Coral Colony Surveys From In-Water Observations and Structure-From-Motion Imagery Shows Low Methodological Bias. *Frontiers in Marine Science*, 8, 622. doi:https://doi.org/10.3389/fmars.2021.647943
- Couch, C. S., Oliver, T. A., Suka, R., Lamirand, M., Asbury, M., Amir, C., . . . Samson, J. (2021). Comparing Coral Colony Surveys From In-Water Observations and Structure-From-Motion Imagery Shows Low Methodological Bias. *Frontiers in Marine Science*, 8, 622. Retrieved from https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmars.2021.647943
- Cramer, K. L., Donovan, M. K., Jackson, J. B. C., Greenstein, B. J., Korpanty, C. A., Cook, G. M., & Pandolfi, J. M. (2021). The transformation of Caribbean coral communities since humans. *Ecology and Evolution*, *11*(15), 10098-10118. doi:https://doi.org/10.1002/ece3.7808
- Daly, R. A. (1915). The Glacial-Control Theory of Coral Reefs. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, *51*(4), 157-251. doi:10.2307/20025572
- Darling, E. S., Alvarez-Filip, L., Oliver, T. A., McClanahan, T. R., & Côté, I. M. (2012). Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. *Ecology Letters*, *15*(12), 1378-1386. doi:https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01861.x
- Darwin. (1842). The Structure and Distribution of Coral Reefs. Being the First Part of the Geology of the Voyage of the Beagle, under the Command of Capt. Fitzroy, R.N. during the Years 1832 to 1836. London, Smith: Elder and Company,.
- Daubechies, I. (1990). The wavelet transform, time-frequency localization and signal analysis. *IEEE Transactions on Information Theory, 36*(5), 961-1005. doi:10.1109/18.57199
- Deignan, L. K., & Pawlik, J. R. (2015). Perilous proximity: Does the Janzen–Connell hypothesis explain the distribution of giant barrel sponges on a Florida coral reef? *Coral Reefs, 34*(2), 561-567. doi:10.1007/s00338-014-1255-x
- Doropoulos, C., Roff, G., Bozec, Y.-M., Zupan, M., Werminghausen, J., & Mumby, P. J. (2016). Characterizing the ecological trade-offs throughout the early ontogeny of coral recruitment. *Ecological Monographs*, 86(1), 20-44. doi:https://doi.org/10.1890/15-0668.1
- Dorrestein, E. H. R., Conan, A., Pentzke-Lemus, L. L., Hartman, G., Sample, S. H., & Dennis, M. M. (2020). Prevalence and progression of macroscopic lesions in Orbicella annularis and O. faveolata on shallow fringing reefs of St. Kitts. *Dis Aquat Organ*, *140*(1), 79-95. doi:10.3354/dao03492
- Edmunds, P. J. (2013). Decadal-scale changes in the community structure of coral reefs of St. John, US Virgin Islands. *Marine Ecology Progress Series, 489*, 107-123. Retrieved from https://www.int-res.com/abstracts/meps/v489/p107-123/

- Edmunds, P. J. (2015). A quarter-century demographic analysis of the Caribbean coral, Orbicella annularis, and projections of population size over the next century. *Limnology and Oceanography, 60*(3), 840-855. doi:10.1002/lno.10075
- Edwards, C. B., Eynaud, Y., Williams, G. J., Pedersen, N. E., Zgliczynski, B. J., Gleason, A. C. R., . . . Sandin, S. A. (2017). Large-area imaging reveals biologically driven non-random spatial patterns of corals at a remote reef. *Coral Reefs*, *36*(4), 1291-1305. doi:10.1007/s00338-017-1624-3
- Elliff, C. I., & Kikuchi, R. K. P. (2017). Ecosystem services provided by coral reefs in a Southwestern Atlantic Archipelago. *Ocean & Coastal Management, 136,* 49-55. doi:https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2016.11.021
- Elliff, C. I., & Silva, I. R. (2017). Coral reefs as the first line of defense: Shoreline protection in face of climate change. *Marine Environmental Research*, 127, 148-154. doi:https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.03.007
- English S, W. C., Baker V. (1997). *Survey manual for tropical marine resources*. Townsville, AU Australian Institute of Marine Science.
- Ernesto A. Chavez, E. H. (1987). LOS ARRECIFES CORALINOS DEL CARIBE NOROCCIDENTAL Y GOLFO DE MÉXICO EN EL CONTEXTO SOCIOECÓNOMICO. ANALES DEL INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA.
- ESRI., E. S. R. I. (2012). ArcGIS Release 10.4. . Redlands, CA.
- Estrada-Saldívar, N., Quiroga-García, B. A., Pérez-Cervantes, E., Rivera-Garibay, O. O., & Alvarez-Filip, L. (2021). Effects of the Stony Coral Tissue Loss Disease Outbreak on Coral Communities and the Benthic Composition of Cozumel Reefs. *Frontiers in Marine Science, 8*. Retrieved from https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmars.2021.632777
- Facon, M., Pinault, M., Obura, D., Pioch, S., Pothin, K., Bigot, L., . . . Quod, J.-P. (2016). A comparative study of the accuracy and effectiveness of Line and Point Intercept Transect methods for coral reef monitoring in the southwestern Indian Ocean islands. *Ecological Indicators*, 60, 1045-1055. doi:https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.09.005
- Ferrari, R., Bryson, M., Bridge, T., Hustache, J., Williams, S. B., Byrne, M., & Figueira, W. (2016). Quantifying the response of structural complexity and community composition to environmental change in marine communities. *Global Change Biology*, *22*(5), 1965-1975. doi:https://doi.org/10.1111/gcb.13197
- Figueira, W., Ferrari, R., Weatherby, E., Porter, A., Hawes, S., & Byrne, M. (2015). Accuracy and Precision of Habitat Structural Complexity Metrics Derived from Underwater Photogrammetry. *Remote Sensing*, 7(12). doi:10.3390/rs71215859
- Fischer, M. M. (2015). Spatial Analysis in Geography. In J. D. Wright (Ed.), *International Encyclopedia of the Social & Behavioral Sciences (Second Edition)* (pp. 94-99). Oxford: Elsevier.
- Fisher, W. S., Davis, W. P., Quarles, R. L., Patrick, J., Campbell, J. G., Harris, P. S., . . . Parsons, M. (2007). Characterizing Coral Condition Using Estimates of Three-dimensional Colony Surface Area. *Environmental Monitoring and Assessment, 125*(1), 347-360. doi:10.1007/s10661-006-9527-8
- Foley, J. E., Sokolow, S. H., Girvetz, E., Foley, C. W., & Foley, P. (2005). Spatial Epidemiology of Caribbean Yellow Band Syndrome in Montastrea spp. Coral in the Eastern Yucatan, Mexico. *Hydrobiologia*, 548(1), 33-40. doi:10.1007/s10750-005-3619-2
- Fulmore, H. S. (2019). Desperate Coral Larvae? Behavioral Responses to Settlement Cues in Aging Agaricia agaricites Larvae.
- Master's thesis. Nova Southeastern University. Retrieved from NSUWorks, . (519)
- (Master's thesis.). Nova Southeastern University, Retrieved from https://nsuworks.nova.edu/occ stuetd/519

- Gardner, T. A., Côté, I. M., Gill, J. A., Grant, A., & Watkinson, A. R. (2003). Long-Term Region-Wide Declines in Caribbean Corals. *Science*, *301*(5635), 958. Retrieved from http://science.sciencemag.org/content/301/5635/958.abstract
- Gelfand., A. E., Diggle., P., Guttorp., P., & Fuentes., M. (2010). *Hanbook of Spatial Statistics* (1 ed.). Boca Raton: CRC press.
- Gomarasca, M. A. (2009). Geomatics. In M. A. Gomarasca (Ed.), *Basics of Geomatics* (pp. 1-17). Dordrecht: Springer Netherlands.
- González-Barrios, F. J., & Álvarez-Filip, L. (2018). A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Ecological Indicators*, *95*, 877-886. doi:https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.08.038
- González-Barrios, F. J., Cabral-Tena, R. A., & Alvarez-Filip, L. (2021). Recovery disparity between coral cover and the physical functionality of reefs with impaired coral assemblages. *Global Change Biology*, *27*(3), 640-651. doi:https://doi.org/10.1111/gcb.15431
- Graham, Nicholas A. (2014). Habitat Complexity: Coral Structural Loss Leads to Fisheries Declines. *Current Biology*, 24(9), R359-R361. doi:https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.069
- Graham, N. A. J., & Nash, K. L. (2013). The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 32(2), 315-326. doi:10.1007/s00338-012-0984-y
- Green, E., & Bruckner, A. (2000). The significance of coral disease epizootiology for coral reef conservation. *Biological Conservation, 96*, 347-361. doi:10.1016/S0006-3207(00)00073-2
- Hamylton, S. M., & Mallela, J. (2019). Reef development on a remote coral atoll before and after coral bleaching: A geospatial assessment. *Marine Geology, 418*, 106041. doi:https://doi.org/10.1016/j.margeo.2019.106041
- Heck, K. L., & Wetstone, G. S. (1977). Habitat Complexity and Invertebrate Species Richness and Abundance in Tropical Seagrass Meadows. *Journal of Biogeography*, 4(2), 135-142. doi:10.2307/3038158
- Hedley, J. D., Roelfsema, C. M., Chollett, I., Harborne, A. R., Heron, S. F., Weeks, S., . . . Mumby, P. J. (2016). Remote Sensing of Coral Reefs for Monitoring and Management: A Review. *Remote Sensing*, 8(2). doi:10.3390/rs8020118
- Hernández-Landa, R. C. (2004). Variación espacial de la cobertura de corales escleractíneos y descripción de condición arrecifal a lo largo del Caribe mexicano y un arrecife del Banco de Campeche. . (Maestría). CINVESTAV-Unidad Mérida,
- Hernández-Landa, R. C., Barrera-Falcon, E., & Rioja-Nieto, R. (2020). Size-frequency distribution of coral assemblages in insular shallow reefs of the Mexican Caribbean using underwater photogrammetry. *PeerJ*, 8, e8957. doi:10.7717/peerj.8957
- Hill, & Wilkinson. (2004). *Methods for Ecological Monitoring of Coral Reefs*.
- Hill, J., & Wilkinson, C. (2004). *Methods for Ecological Monitoring of Coral Reefs*. Townville: Australian Institute of Marine Science.
- House, J. E., Bidaut, L. M., Christie, A. P., Pizarro, O., & Dornelas, M. (2016). Moving to 3D: relationships between coral planar area, surface area and volume. *PeerJ Preprints, 4*, e2443v2442. doi:10.7287/peerj.preprints.2443v2
- Hubbard, D. K. (2015). Coral Reefs in the Anthropocene (C. Birkeland Ed.): Springer Netherlands.
- Hubbard, D. K. (2015). Reef Biology and Geology Not Just a Matter of Scale. . In B. C. (Ed.), *oral Reefs in the Anthropocene*. . Dordrecht: Springer.
- Hughes, T. P. (1994). Catastrophes, Phase Shifts, and Large-Scale Degradation of a Caribbean Coral Reef. *Science*, *265*(5178), 1547. doi:10.1126/science.265.5178.1547
- Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S. R., Folke, C., . . . Roughgarden, J. (2003). Climate Change, Human Impacts, and the Resilience of Coral Reefs. *Science*, *301*(5635), 929. Retrieved from http://science.sciencemag.org/content/301/5635/929.abstract

- Humann, P., & DeLoach, N. (2002). *Reef Creature Identification: Florida, Caribbean, Bahamas*: New World Publications.
- Huston, M. A. (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
- Ilsa, B. K., Linda, J. W., Mikel, A. B., Valerie, J. P., Raphael, R.-W., & Kevin, S. B. (2006). Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Marine Ecology Progress Series, 323*, 107-117. Retrieved from https://www.int-res.com/abstracts/meps/v323/p107-117/
- INEGI, I. N. d. E. y. G. (2020). Censo de Población y Vivienda 2020. Retrieved from https://www.inegi.org.mx/app/cpv/2020/resultadosrapidos/default.html?texto=cozumel%20quintana%20roo
- Jackson, J., Donovan, M., Cramer, K., & Lam, V. (2014). Status and Trends of Caribbean Coral Reefs: 1970-2012.
- Jackson JBC, D. M., Cramer KL, Lam VV (2014). Status and Trends of Caribbean Coral Reefs: 1970-2012. Global Coral Reef Monitoring Network. Gland Switzerland.
- Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., . . . Warner, R. R. (2001). Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *Science*, 293(5530), 629. Retrieved from http://science.sciencemag.org/content/293/5530/629.abstract
- Jain, M. (2009). GIS and Remote Sensing Techniques: A Case Study of a Developing Urban Center: Himanshu Publications.
- Jaramillo González, J. a. A., Alberto. (2016). COMPARACIÓN TEMPORAL EN LA ESTRUCTURA DE UNA COMUNIDAD CORALINA EN PRIMEROS ESTADOS DE SUCESIÓN, ISLA DE SAN ANDRÉS, COLOMBIA. Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras, 38, 29-53. doi:10.25268/bimc.invemar.2009.38.2.170
- Jari Oksanen, F. G. B., Michael Friendly, Roeland Kindt,, Pierre Legendre, D. M., Peter R. Minchin, R. B. O'Hara,, Gavin L. Simpson, P. S., M. Henry H. Stevens, Eduard Szoecs,, & Wagner, H. (2019). Community Ecology Package.
- Johnson, M. P., Frost, N. J., Mosley, M. W. J., Roberts, M. F., & Hawkins, S. J. (2003). The area-independent effects of habitat complexity on biodiversity vary between regions. *Ecology Letters*, *6*(2), 126-132. doi:https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00404.x
- Jokiel, P. L., Rodgers, K. S., Brown, E. K., Kenyon, J. C., Aeby, G., Smith, W. R., & Farrell, F. (2015). Comparison of methods used to estimate coral cover in the Hawaiian Islands. *PeerJ*, *3*, e954. doi:10.7717/peerj.954
- Jordán-Dahlgren, E. (1979). Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región noreste de la Península de Yucatán, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 6*, 69-86.
- Kalbermatten, M., Van De Ville, D., Turberg, P., Tuia, D., & Joost, S. (2012). Multiscale analysis of geomorphological and geological features in high resolution digital elevation models using the wavelet transform. *Geomorphology*, 138(1), 352-363. doi:https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2011.09.023
- Karlson, R. H., Cornell, H. V., & Hughes, T. P. (2007). Aggregation Influences Coral Species Richness at Multiple Spatial Scales. *Ecology*, *88*(1), 170-177. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/27651078
- Kjerfve, B. (1998). CARICOMP Caribbean Coral Reef, Seagrass and Mangrove Sites. Paris UNESCO.
- Konecny, G. (2014). *Geoinformation: Remote Sensing, Photogrammetry and Geographic Information Systems* (Second Edition ed.). 6000 Broken Sound Parkway NW, Suite 300: CRC Press.
- Kostylev, V. E., Erlandsson, J., Ming, M. Y., & Williams, G. A. (2005). The relative importance of habitat complexity and surface area in assessing biodiversity: Fractal application on rocky shores. *Ecological Complexity*, *2*(3), 272-286. doi:https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2005.04.002

- Kovalenko, K. E., Thomaz, S. M., & Warfe, D. M. (2012). Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia*, 685(1), 1-17. doi:10.1007/s10750-011-0974-z
- Kuffner, I. B., & Toth, L. T. (2016). A geological perspective on the degradation and conservation of western Atlantic coral reefs. *Conservation Biology, 30*(4), 706-715. doi:https://doi.org/10.1111/cobi.12725
- Lam, K., Shin, P. K. S., Bradbeer, R., Randall, D., Ku, K. K. K., Hodgson, P., & Cheung, S. G. (2006). A comparison of video and point intercept transect methods for monitoring subtropical coral communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 333*(1), 115-128. doi:https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.12.009
- Lang, J., Marks, K., Kramer, P., Kramer, P., & Ginsburg, R. (2012). Protocolos AGRRA version

5.5. Retrieved from

- Lang., J., & Marks., K. (2018). Identifying AGRRA Corals: Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program.
- Lashermes, B., Foufoula-Georgiou, E., & Dietrich, W. E. (2007). Channel network extraction from high resolution topography using wavelets. *Geophysical Research Letters*, 34(23). doi:https://doi.org/10.1029/2007GL031140
- Lechene, M. A., Haberstroh, A. J., Byrne, M., Figueira, W., & Ferrari, R. (2019). Optimising Sampling Strategies in Coral Reefs Using Large-Area Mosaics. *Remote Sensing*, 11(24). doi:10.3390/rs11242907
- Leon, J. X., Roelfsema, C. M., Saunders, M. I., & Phinn, S. R. (2015). Measuring coral reef terrain roughness using 'Structure-from-Motion' close-range photogrammetry. *Geomorphology*, 242, 21-28. doi:https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2015.01.030
- Lesneski, K. C., D'Aloia, C. C., Fortin, M. J., & Buston, P. M. (2019). Disentangling the spatial distributions of a sponge-dwelling fish and its host sponge. *Marine Biology, 166*(5), 66. doi:10.1007/s00227-019-3517-1
- Lesser, M. P., Slattery, M., & Leichter, J. J. (2009). Ecology of mesophotic coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 375*(1-2), 1-8.
- Leujak, W., & Ormond, R. F. G. (2007). Comparative accuracy and efficiency of six coral community survey methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 351*(1), 168-187. doi:https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.028
- Lilian, R. C., & Silvia, M. C. (1995). *Wavelets y sus Aplicaciones* Paper presented at the Congreso Argentino de Ciencias de la Computación.
- Lima, L. F. O., Bursch, H., & Dinsdale, E. A. (2022). Win some, lose some: The ecophysiology of Porites astreoides as a key coral species to Caribbean reefs. *Frontiers in Marine Science*, *9*. doi:10.3389/fmars.2022.908734
- Loke, L. H. L., & Todd, P. A. (2016). Structural complexity and component type increase intertidal biodiversity independently of area. *Ecology*, *97*(2), 383-393. doi:https://doi.org/10.1890/15-0257.1
- Loya, Y. (1972). Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea. *Marine Biology*, 13(2), 100-123. doi:10.1007/BF00366561
- Luckhurst, B. E., & Luckhurst, K. (1978). Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology*, 49(4), 317-323. doi:10.1007/BF00455026
- Lugo-Fernández, A., & Gravois, M. (2010). Understanding impacts of tropical storms and hurricanes on submerged bank reefs and coral communities in the northwestern Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research*, 30(10), 1226-1240. doi:https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.03.014
- Matlab. (2020) (Version 2020a). Natick, Massachusetts:: The MathWorks Inc.

- McField, M., Kramer, P., Alvarez-Filip, L., Drysdale, I., Flores, M., Petersen, A., & Soto, M. (2018). 2018

 Mesoamerican Reef Report Card.
- McField, M., Kramer, P., Gorrez, M., & McPherson, M. (2007). Healthy Reefs for Healthy People: A Guide to Indicators of Reef Health and Social Well-being in the Mesoamerican Reef Region.
- Meesters, E., Wesseling, I., & Bak, R. (1997). Coral colony tissue damage in six species of reef-building corals: Partial mortality in relation with depth and surface area. *Journal of Sea Research*, *37*, 131-144. doi:10.1016/S1385-1101(96)00004-4
- Meiling, S. S., Muller, E. M., Lasseigne, D., Rossin, A., Veglia, A. J., MacKnight, N., . . . Brandt, M. E. (2021). Variable Species Responses to Experimental Stony Coral Tissue Loss Disease (SCTLD) Exposure. Frontiers in Marine Science, 8. Retrieved from https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmars.2021.670829
- Membrillo-Venegas, N. (1999). Descripción de los paisajes arrecifales en la laguna del Arrecife Alacranes, Yucatán. . (Maestría). CINVESTAV-Unidad Mérida,
- Mizrahi, D., & Flores, A. (2017). *Allelopathic effects on the sun-coral invasion: facilitation, inhibition and patterns of local biodiversity* (Vol. 164).
- Moberg, F., & Folke, C. (1999). Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, 29(2), 215-233. doi:http://dx.doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00009-9
- Molloy, P. P., Evanson, M., Nellas, A. C., Rist, J. L., Marcus, J. E., Koldewey, H. J., & Vincent, A. C. J. (2013). How much sampling does it take to detect trends in coral-reef habitat using photoquadrat surveys? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 23(6), 820-837. doi:https://doi.org/10.1002/aqc.2372
- Montilla, L. M., Miyazawa, E., Ascanio, A., López-Hernández, M., Mariño-Briceño, G., Rebolledo-Sánchez, Z., . . . Cróquer, A. (2020). The use of pseudo-multivariate standard error to improve the sampling design of coral monitoring programs. *PeerJ*, 2020(4). doi:10.7717/peerj.8429
- Mumby, P. J. (2021). Ecology: Returning Caribbean Coral Reefs to Their Former Glory. *Current Biology,* 31(4), R188-R190. doi:10.1016/j.cub.2020.11.068
- Muñoz, A. P., Aguilar, A. A., Ortiz, J. S. A. (2015). Cozumel y la transformación de su paisaje por el turismo de cruceros. . *Revista De Ciencias Sociales*, 149, 103-115. .
- 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
- Neyer, F., Nocerino, E., & Gruen, A. (2019). Image Quality Improvements in Low-Cost Underwater Photogrammetry. *Int. Arch. Photogramm. Remote Sens. Spatial Inf. Sci., XLII-2/W10*, 135-142. doi:10.5194/isprs-archives-XLII-2-W10-135-2019
- Nouhi, S., & Pour, M. (2021). Prediction of surface roughness of various machining processes by a hybrid algorithm including time series analysis, wavelet transform and multi view embedding. *Measurement, 184*, 109904. doi:https://doi.org/10.1016/j.measurement.2021.109904
- Ortiz Cajica, A. K., Hinojosa-Arango, G., Garza-Pérez, J. R., & Rioja-Nieto, R. (2020). Seascape metrics, spatio-temporal change, and intensity of use for the spatial conservation prioritization of a Caribbean marine protected area. *Ocean & Coastal Management, 194*, 105265. doi:https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2020.105265
- Paddack, M. J., Reynolds, J. D., Aguilar, C., Appeldoorn, R. S., Beets, J., Burkett, E. W., . . . Côté, I. M. (2009). Recent region-wide declines in Caribbean reef fish abundance. *Curr Biol*, *19*(7), 590-595. doi:10.1016/j.cub.2009.02.041
- Page, C. A., Field, S. N., Pollock, F. J., Lamb, J. B., Shedrawi, G., & Wilson, S. K. (2016). Assessing coral health and disease from digital photographs and in situ surveys. *Environmental Monitoring and Assessment*, 189(1), 18. doi:10.1007/s10661-016-5743-z
- Pagiatakis, S. (2013). Geomatics Engineering. In.

- Palma, M., Rivas Casado, M., Pantaleo, U., & Cerrano, C. (2017). High Resolution Orthomosaics of African Coral Reefs: A Tool for Wide-Scale Benthic Monitoring. *Remote Sensing*, *9*(7). doi:10.3390/rs9070705
- Paulay, G. (1997). Diversity and Distribution of Reef Organisms. In (pp. 298-353).
- Pavoni, G., Corsini, M., Callieri, M., Fiameni, G., Edwards, C., & Cignoni, P. (2020). On Improving the Training of Models for the Semantic Segmentation of Benthic Communities from Orthographic Imagery. *Remote Sensing*, 12(18). doi:10.3390/rs12183106
- Peck, M., Tapilatu, R. F., Kurniati, E., & Rosado, C. (2021). Rapid coral reef assessment using 3D modelling and acoustics: acoustic indices correlate to fish abundance, diversity and environmental indicators in West Papua, Indonesia. *PeerJ*, *9*, e10761. doi:10.7717/peerj.10761
- Penttinen, A., Prokesova, M., Laier, G., Baddeley, A., jean-michel, B., Cressie, N., . . . Waagepetersen, R. P. (2007). Discussion of 'Modern Statistics for Spatial Point Processes'. *Scandinavian Journal of Statistics*, 34, 685-711. doi:10.1111/j.1467-9469.2007.00571.x
- Percival, D., & Walden, A. (2000). Introduction to Wavelets. In A. T. Walden & D. B. Percival (Eds.), *Wavelet Methods for Time Series Analysis* (pp. 1-19). Cambridge: Cambridge University Press.
- Percival, D. B., & Mofjeld, H. O. (1997). Analysis of Subtidal Coastal Sea Level Fluctuations Using Wavelets. Journal of the American Statistical Association, 92(439), 868-880. doi:10.2307/2965551
- Perry, C. T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Smithers, S. G., Edinger, E. N., Steneck, R. S., & Mumby, P. J. (2013). Caribbean-wide decline in carbonate production threatens coral reef growth. *Nature Communications*, *4*(1), 1402. doi:10.1038/ncomms2409
- Perry, C. T., Spencer, T., & Kench, P. S. (2008). Carbonate budgets and reef production states: a geomorphic perspective on the ecological phase-shift concept. *Coral Reefs*, *27*(4), 853-866. doi:10.1007/s00338-008-0418-z
- Perry, C. T., Steneck, R. S., Murphy, G. N., Kench, P. S., Edinger, E. N., Smithers, S. G., & 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. doi:https://doi.org/10.1111/gcb.12792
- Prado, E., Sánchez, F., Rodríguez-Basalo, A., Altuna, Á., & Cobo, A. (2019). Analysis of the population structure of a gorgonian forest (Placogorgia sp.) using a photogrammetric 3D modeling approach at Le Danois Bank, Cantabrian Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 103124. doi:https://doi.org/10.1016/j.dsr.2019.103124
- Price, D. M., Robert, K., Callaway, A., Lo lacono, C., Hall, R. A., & Huvenne, V. A. I. (2019). Using 3D photogrammetry from ROV video to quantify cold-water coral reef structural complexity and investigate its influence on biodiversity and community assemblage. *Coral Reefs, 38*(5), 1007-1021. doi:10.1007/s00338-019-01827-3
- R. S. K. Barnes, R. N. H. (1999). Coral Reefs. In An Introduction to Marine Ecology (pp. 117-141).
- Raja, J., Muralikrishnan, B., & Fu, S. (2002). Recent advances in separation of roughness, waviness and form. *Precision Engineering*, *26*(2), 222-235. doi:https://doi.org/10.1016/S0141-6359(02)00103-4
- Randazzo-Eisemann, Á., Garza-Pérez, J. R., Penié-Rodriguez, I., & Figueroa-Zavala, B. (2021). 25 years of multiple stressors driving the coral-algae phase shift in Akumal, Mexico. *Ocean & Coastal Management*, 214, 105917. doi:https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2021.105917
- Raoult, V., David, P. A., Dupont, S. F., Mathewson, C. P., O'Neill, S. J., Powell, N. N., & Williamson, J. E. (2016). GoPros™ as an underwater photogrammetry tool for citizen science. *PeerJ*, 4, e1960. doi:10.7717/peerj.1960
- Reyes-Bonilla, H., Millet, E., & Alvarez-Filip, L. (2014). Community Structure of Scleractinian Corals outside Protected Areas in Cozumel Island, Mexico. *Atoll Research Bulletin, 601*, 1-16. doi:10.5479/si.00775630.601

- Reyes Bonilla, H. (2011). *Monitoreo complementarios de algas, invertebrados y peces en el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel.* Retrieved from http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfDM007.pdf:
- Ribas-Deulofeu, L., Château, P.-A., Denis, V., & Chen, C. A. (2021). Portraying Gradients of Structural Complexity in Coral Reefs Using Fine-Scale Depth Profiles. *Frontiers in Marine Science, 8*, 1106. Retrieved from https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmars.2021.675853
- 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:https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.07.005
- Rioja-Nieto, R., J. R. Garza-Pérez, L. Álvarez-Filip, I. Mariño-Tapia, & Enriquez, C. (2018). The Mexican Caribbean: From Xcalak to Holbox. . In C. Sheppard. (Ed.), *World Seas: An Environmental Evaluation-Europe, The Americas and West Africa.* : Cambridge, Elsevier. 1: xxx-xxx.
- Rioja-Nieto, R., & Sheppard, C. (2008). Effects of management strategies on the landscape ecology of a Marine Protected Area. *Ocean & Coastal Management, 51*(5), 397-404. doi:https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2008.01.009
- Ripley, B. D. (1977). Modelling Spatial Patterns. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B* (Methodological), 39(2), 172-212. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/2984796
- Risk, M. J. (1972). Fish Diversity on a Coral Reef in the Virgin Islands. *Atoll Research Bulletin.*, 153, 1–4. doi:https://doi.org/10.5479/si.00775630.153.1
- Rossi, P., Castagnetti, C., Capra, A., Brooks, A. J., & Mancini, F. (2020). Detecting change in coral reef 3D structure using underwater photogrammetry: critical issues and performance metrics. *Applied Geomatics*, 12(1), 3-17. doi:10.1007/s12518-019-00263-w
- Roushangar, K., & Ghasempour, R. (2022). Multi-temporal analysis for drought classifying based on SPEI gridded data and hybrid maximal overlap discrete wavelet transform. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 19(4), 3219-3232. doi:10.1007/s13762-021-03453-5
- Runyan, H., Petrovic, V., Edwards, C. B., Pedersen, N., Alcantar, E., Kuester, F., & Sandin, S. A. (2022). Automated 2D, 2.5D, and 3D Segmentation of Coral Reef Pointclouds and Orthoprojections. *Frontiers in Robotics and AI*, *9*. doi:10.3389/frobt.2022.884317
- Russell, B. C. (1977). Population and standing crop estimates for rocky reef fishes of North-Eastern New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 11(1), 23-36. doi:10.1080/00288330.1977.9515659
- Sandin, S. A., & McNamara, D. E. (2012). Spatial dynamics of benthic competition on coral reefs. *Oecologia,* 168(4), 1079-1090. doi:10.1007/s00442-011-2156-0
- Schönberger, J. L., & Frahm, J. (2016, 27-30 June 2016). *Structure-from-Motion Revisited*. Paper presented at the 2016 IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR).
- Schutte, V. G. W., Selig, E., & Bruno, J. (2010). *Regional spatio-temporal trends in Caribbean coral reef benthic communities* (Vol. 402).
- SEMARNAP, S. d. M. A., R. N. y P. . (1998). *Programa de manejo parque marino nacional arrecifes de Cozumel* Retrieved from Col. Tlacopac, México, D.F:
- Shervais, K. (2016). Structure from Motion (SfM) Photogrammetry Field Methods Manual
- for Students. Retrieved from
- Solís-Weiss, V., Alejandro, G. B., & Martínez, J. M. (2007). Environmental evaluation of Cozumel Island Mexico. *Proceedings of the 8th International Conference on the Mediterranean Coastal Environment, MEDCOAST 2007, 2,* 775-786.
- Spalding, M., Burke, L., Wood, S. A., Ashpole, J., Hutchison, J., & zu Ermgassen, P. (2017). Mapping the global value and distribution of coral reef tourism. *Marine Policy, 82*, 104-113. doi:https://doi.org/10.1016/j.marpol.2017.05.014

- Spalding, M. D., Ravilious, C., & Green, E. P. (2001). World atlas of coral reefs.
- Spies, T. (1998). Forest Structure: A Key to the Ecosystem. Northwest Science, 72, 34-36.
- Steffen, W., Persson, Å., Deutsch, L., Zalasiewicz, J., Williams, M., Richardson, K., . . . Svedin, U. (2011). The Anthropocene: From Global Change to Planetary Stewardship. *AMBIO*, 40(7), 739. doi:10.1007/s13280-011-0185-x
- Stoddart, D. R., Johannes, Robert Earl (1978). Coral reefs: research methods: UNESCO.
- Storlazzi, C. D., Dartnell, P., Hatcher, G. A., & Gibbs, A. E. (2016). End of the chain? Rugosity and fine-scale bathymetry from existing underwater digital imagery using structure-from-motion (SfM) technology. *Coral Reefs*, *35*(3), 889-894. doi:10.1007/s00338-016-1462-8
- Team, R. C. (2018). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Team, R. C. (2019). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31(1), 79-92. doi:https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x
- Torruco, D., González-Solis, A., & Torruco-González, Á. D. (2021). Large-scale and long-term distribution of corals in the gulf of Mexico and Caribbean Sea of Mexico and adjacent areas: Corals distribution in Mexico and adjacent areas. *Regional Studies in Marine Science, 44*, 101764. doi:https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101764
- Tribollet, A., & Golubic, S. (2011). Reef Bioerosion: Agents and Processes. In Z. Dubinsky & N. Stambler (Eds.), *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition* (pp. 435-449). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Urbina-Barreto, I., Garnier, R., Elise, S., Pinel, R., Dumas, P., Mahamadaly, V., . . . Adjeroud, M. (2021). Which Method for Which Purpose? A Comparison of Line Intercept Transect and Underwater Photogrammetry Methods for Coral Reef Surveys. *Frontiers in Marine Science, 8*, 577. Retrieved from https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmars.2021.636902
- Venables WN, R. B. (2002). Modern Applied Statistics with S (Fourth ed.). New York: Springer.
- Vermeij, M. J. A., & Sandin, S. A. (2008). DENSITY-DEPENDENT SETTLEMENT AND MORTALITY STRUCTURE THE EARLIEST LIFE PHASES OF A CORAL POPULATION. *Ecology*, *89*(7), 1994-2004. doi:https://doi.org/10.1890/07-1296.1
- Veron J.E.N., S.-S. M. G., Turak E. and DeVantier L.M. . (2016). Corals of the World. Retrieved from http://www.coralsoftheworld.org/page/home/
- Walther, B., & Moore, J. (2005). The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography, 28*, 815-829. doi:10.1111/j.2005.0906-7590.04112.x
- Walton, C. J., Hayes, N. K., & Gilliam, D. S. (2018). Impacts of a Regional, Multi-Year, Multi-Species Coral Disease Outbreak in Southeast Florida. *Frontiers in Marine Science*, *5*. Retrieved from https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmars.2018.00323
- Westoby, M., Brasington, J., Glasser, N., Hambrey, M., & Reynolds, J. (2012). *Structure-from-Motion photogrammetry: a novel, low-cost tool for geomorphological applications*.
- Wiegand, T. a. M., K. A. . (2014). *Handbook of spatial point pattern analysis in ecology* (C. Press. Ed.): Chapman and Hall.
- Wilcox, R. (2012). Introduction to Robust Estimation and Hypothesis Testing (3rd ed.): Elsevier.
- Wilkinson, C. (2008). Status of coral reefs of the world: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef
- and Rainforest. . Townsville, Australia.

- Wilkinson, C. R., Green, A., Almany, J., & Dionne, S. (2003). Monitoring coral reef marine protected areas : a practical guide on how monitoring can support effective management of MPAs. Retrieved from https://repository.library.noaa.gov/view/noaa/10859
- Willis, S. C., Winemiller, K. O., & Lopez-Fernandez, H. (2005). Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia*, 142(2), 284-295. doi:10.1007/s00442-004-1723-z
- Wilson, J. P., & Fotheringham, A. S. (2008). The Handbook of Geographic Information Science: Wiley.
- Young, G. C., Dey, S., Rogers, A. D., & Exton, D. (2017). Cost and time-effective method for multi-scale measures of rugosity, fractal dimension, and vector dispersion from coral reef 3D models. *Plos One*, 12(4), e0175341. doi:10.1371/journal.pone.0175341
- Yuval, M., Alonso, I., Eyal, G., Tchernov, D., Loya, Y., Murillo, A. C., & Treibitz, T. (2021). Repeatable Semantic Reef-Mapping through Photogrammetry and Label-Augmentation. *Remote Sensing*, 13(4). doi:10.3390/rs13040659
- Zawada, D. G., & Brock, J. C. (2009). A Multiscale Analysis of Coral Reef Topographic Complexity Using Lidar-Derived Bathymetry. *Journal of Coastal Research, 2009*(10053), 6-15, 10. Retrieved from https://doi.org/10.2112/SI53-002.1
- Zawada, D. G., Piniak, G. A., & Hearn, C. J. (2010). Topographic complexity and roughness of a tropical benthic seascape. *Geophysical Research Letters*, *37*(14). doi:10.1029/2010gl043789
- Zuidam, R. A. v. Z.-C. F. I. I. I. f. A. S., & Earth, S. (1986). *Aerial photo-interpretation in terrain analysis and geomorphologic mapping*. The Hague: Smits Publishers.
- Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R* (1 ed.): Springer-Verlag New York.

12. Anexos.

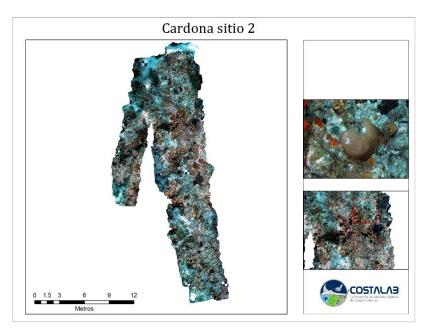


Figura A1.- Ortomosaico (transecto de 0 - 30 metros), el recuadro de color rojo muestra el acercamiento a colonias de coral hermátipico en el área de estudio.

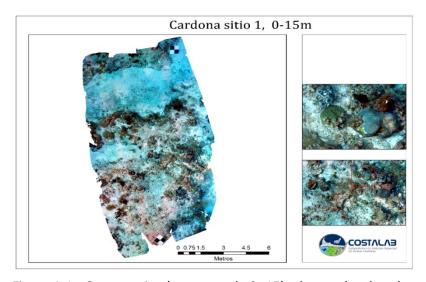


Figura A 1.- Ortomosaico (transecto de 0- 15), el recuadro de color rojo muestra el acercamiento a colonias de coral hermátipico en el área de estudio.

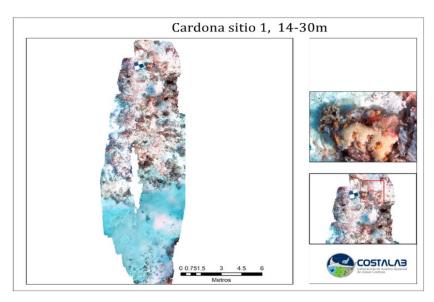


Figura A3.- Ortomosaico (transecto de 14- 30 metros). el recuadro de color rojo muestra el acercamiento a colonias de coral hermátipico en el área de estudio.

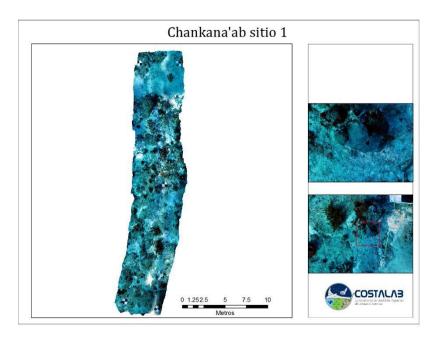


Figura A4.- Ortomosaico (transecto de 0- 30 metros, el recuadro de color rojo muestra el acercamiento a colonias de coral hermátipico en el área de estudio.

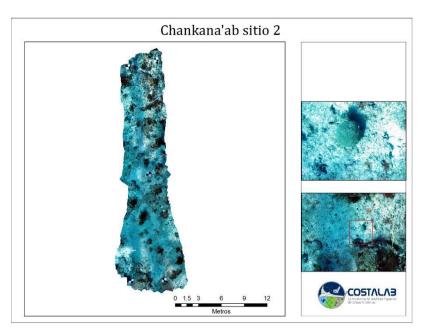


Figura A5.- Ortomosaico(transecto de 0- 30 metros), el recuadro de color rojo muestra el acercamiento a colonias de coral hermátipico en el área de estudio.

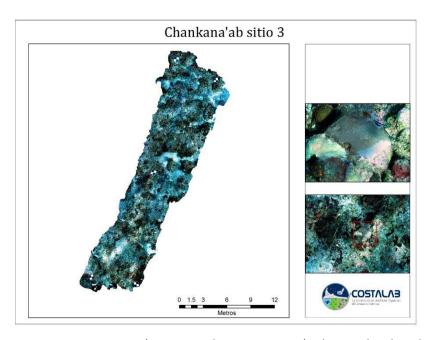


Figura A6.- Ortomosaico (transecto de 0- 30 metros), el recuadro de color rojo muestra el acercamiento a colonias de coral hermátipico en el área de estudio.

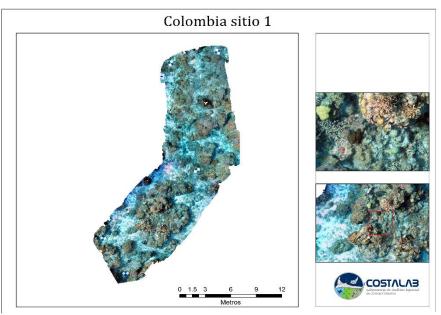


Figura A7.- Ortomosaico (transecto de 0- 30 metros), el recuadro de color rojo muestra el acercamiento a colonias de coral hermátipico en el área de estudio.

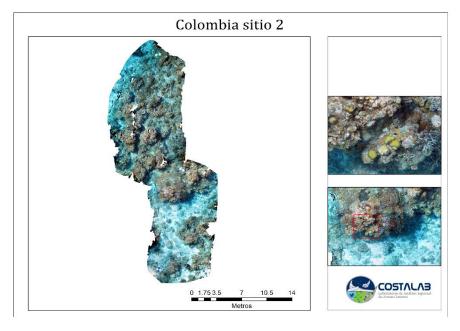


Figura A8.- Ortomosaico (transecto de 0- 30 metros), el recuadro de color rojo muestra el acercamiento a colonias de coral hermátipico en el área de estudio.

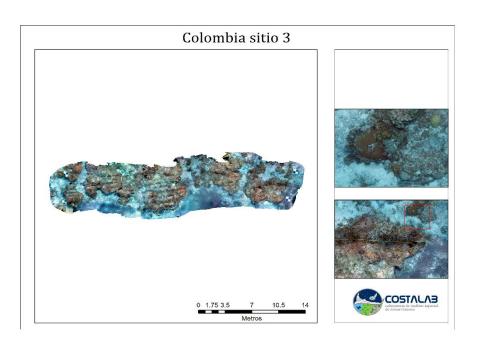


Figura A9.- Ortomosaico(transecto de 0- 30 metros), el recuadro de color rojo muestra el acercamiento a colonias de coral hermátipico en el área de estudio.

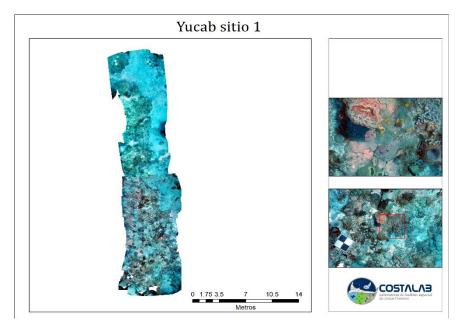


Figura A10.- Ortomosaico (transecto de 0- 30 metros), el recuadro de color rojo muestra el acercamiento a colonias de coral hermátipico en el área de estudio.

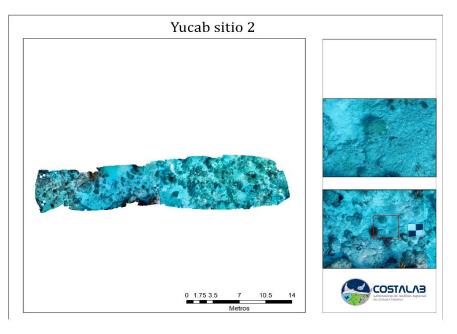


Figura A11.- Ortomosaico (transecto de 0- 30 metros), el recuadro de color rojo muestra el acercamiento a colonias de coral hermátipico en el área de estudio.

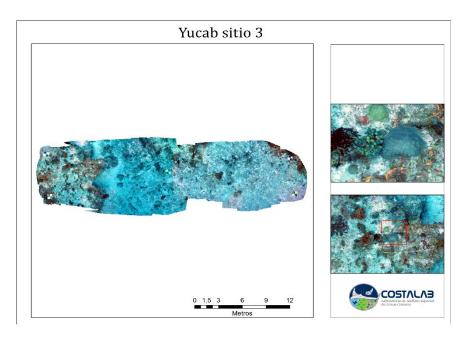
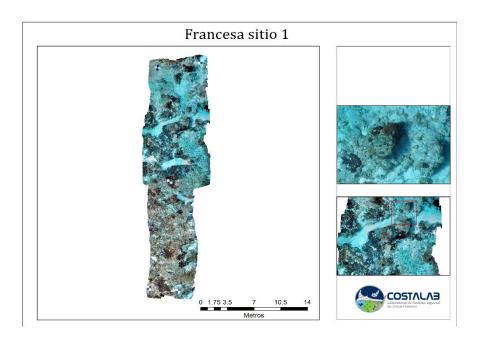


Figura A12.- Ortomosaico (transecto de 0- 30 metros), el recuadro de color rojo muestra el acercamiento a colonias de coral hermátipico en el área de estudio.



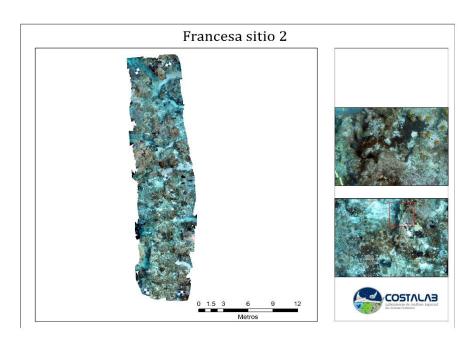
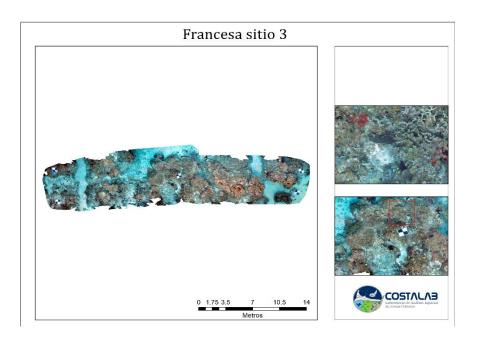


Figura A14.- Ortomosaico (transecto de 0- 30 metros), el recuadro de color rojo muestra el acercamiento a colonias de coral hermátipico en el área de estudio.



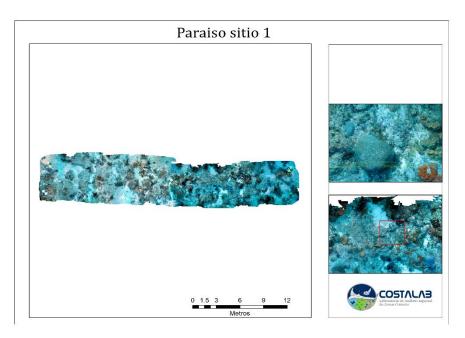


Figura A16.- Ortomosaico (transecto de 0- 30 metros), el recuadro de color rojo muestra el acercamiento a colonias de coral hermátipico en el área de estudio.

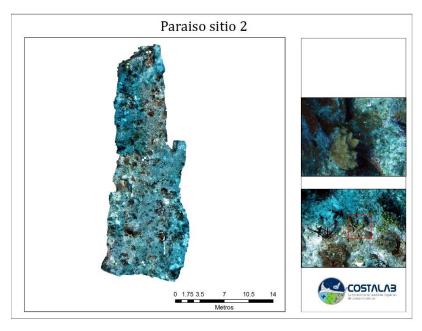


Figura A17.- Ortomosaico (transecto de 0- 30 metros), el recuadro de color rojo muestra el acercamiento a colonias de coral hermátipico en el área de estudio.

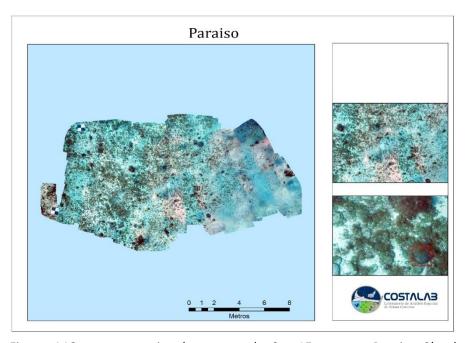


Figura A18.- ortomosaico (transecto de 0 - 15 metros, Paraiso 3), el recuadro de color rojo muestra el acercamiento de una colonia de coral hermátipico en el área de estudio.

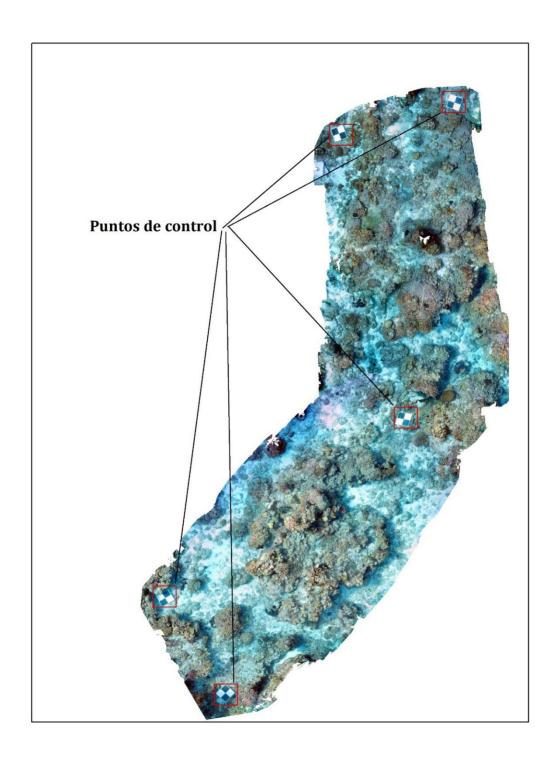


Figura A19.- Creación de mosaico, las marcas de color rojo indican los puntos de control usados como referencia.

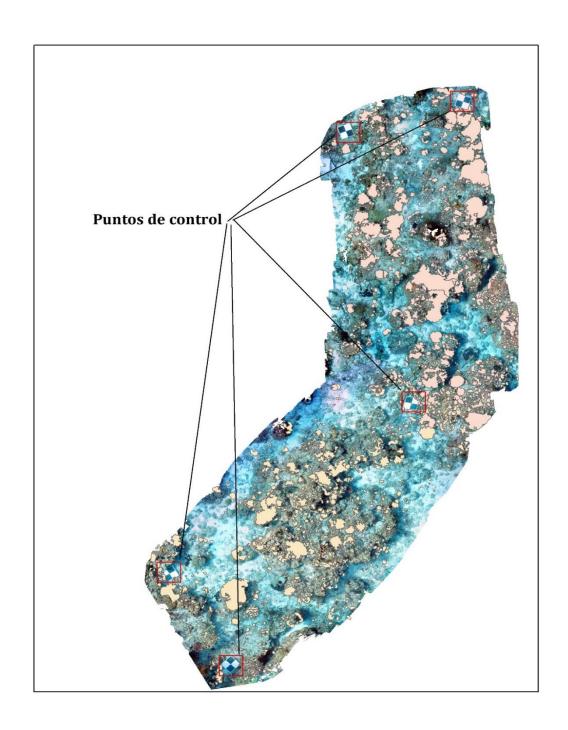


Figura A20.- Digitalización de las colonias de corales hermátipicos.

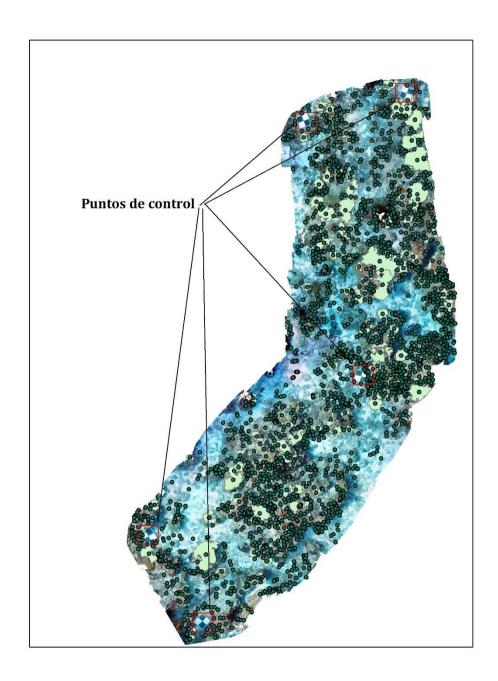


Figura A21.- Centroides de cada colonia digitalizada.

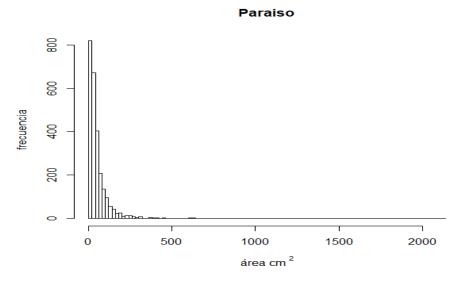


Figura A22.- Histograma de frecuencia de tamaño en área de las colonias de corales escleractinios digitalizados.

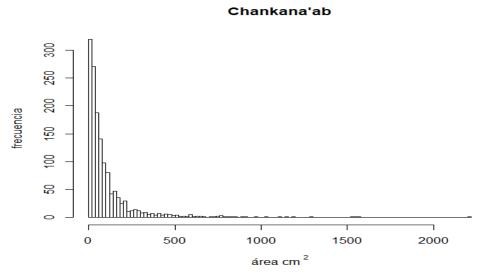


Figura A23.- Histograma de frecuencia de tamaño en área de las colonias de corales escleractinios digitalizados.

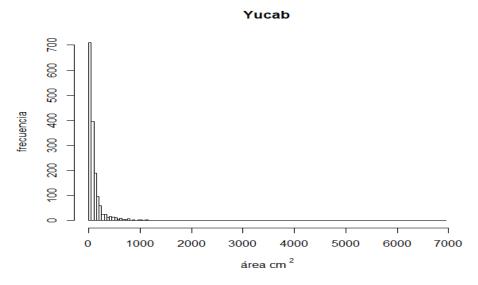


Figura A24.- Histograma de frecuencia de tamaño en área de las colonias de corales escleractinios digitalizados.

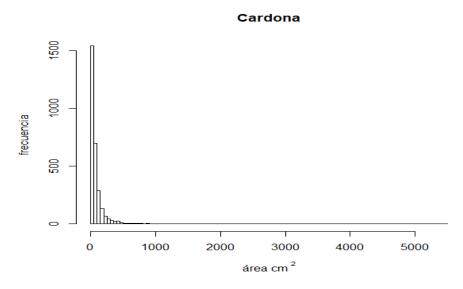


Figura A25.- Histograma de frecuencia de tamaño en área de las colonias de corales escleractinios digitalizados.

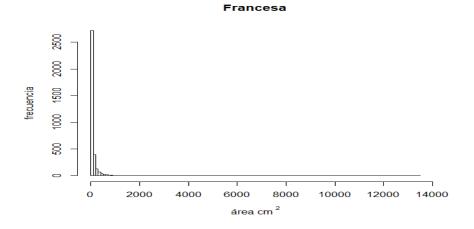


Figura A26.- Histograma de frecuencia de tamaño en área de las colonias de corales escleractinios digitalizados.

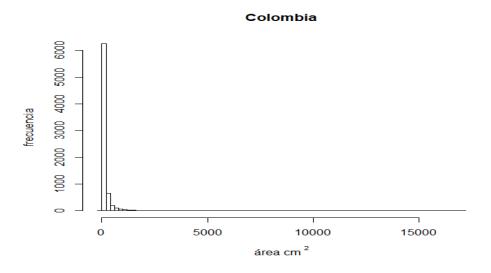


Figura A27.- Histograma de frecuencia de tamaño en área de las colonias de corales escleractinios digitalizados..

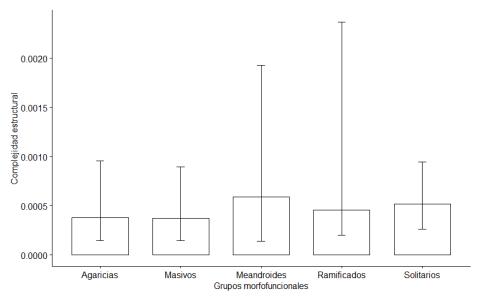


Figura A28.- Complejidad estructural local, representada como proporción, arrecife Paraiso, el grupo dominante son Meandroides.

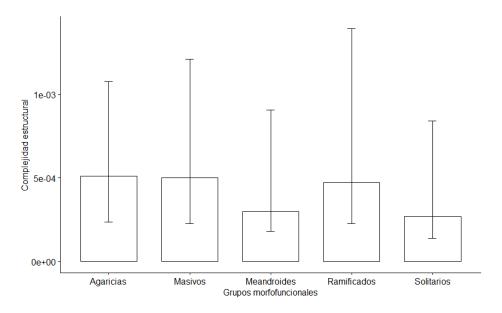


Figura A29.- Complejidad estructural local, representada como proporción, arrecife Chankanaab, los grupos morfofuncionales dominantes son Agaricias y Masivos.

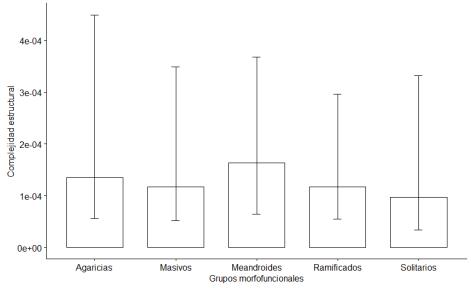


Figura A30.- Complejidad estructural local, representada como proporción, arrecife Yucab, el grupo morfofuncional dominante es Meandroide.

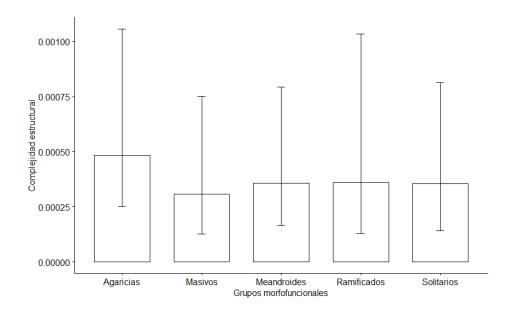


Figura A31.- Complejidad estructural local, representada como proporción, arrecife Cardona, el grupo morfofuncional dominante es agaricias.

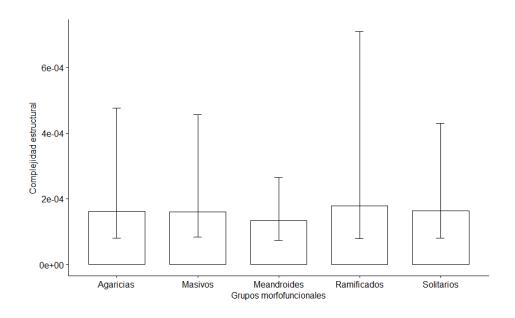


Figura A32.- Complejidad estructural local, representada como proporción, arrecife Francesa, el grupo morfofuncional dominante son ramificados.

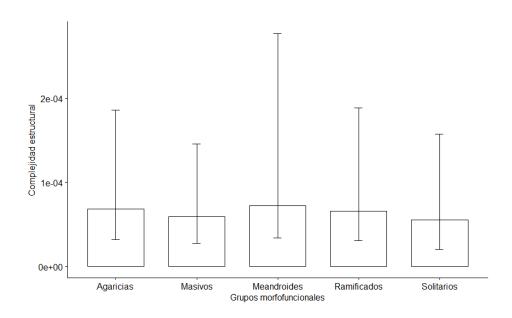


Figura A33.- Complejidad estructural local, representada como proporción, arrecife Colombia, el grupo morfofuncional dominante son Meandroides.

Tabla A 1. Estadísticos prueba post-hoc Lincon test, Aporte tejido vivo a complejidad estructural local.

lincon(formula = RI ~ Grupo, data = base)				
,	psihat	ci.lower	ci.upper	p.value
Agaricias vs. Masivos	0.01199	0.01164	0.01234	0
Agaricias vs. Meandroides	0.01141	0.01056	0.01225	0
Agaricias vs. Ramificados	0.00164	0.00106	0.00222	0
Agaricias vs. Solitarios	0.01267	0.0116	0.01375	0
	-	-		
Masivos vs. Meandroides	0.00058	0.00139	0.00023	0.06762
	-	-	-	
Masivos vs. Ramificados	0.01035	0.01088	0.00981	0
		-		
Masivos vs. Solitarios	0.00069	0.00036	0.00174	0.06762
	-		-	
Meandroides vs. Ramificados	0.00977	-0.0107	0.00883	0
		-		
Meandroides vs. Solitarios	0.00127	0.00003	0.00257	0.01918
Ramificados vs. Solitarios	0.01103	0.00989	0.01218	0