



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

**CARACTERÍSTICAS ESCLEROCRONOLÓGICAS Y DISEPIMENTOS
DE *ORBICELLA FAVEOLATA* DURANTE EL PLEISTOCENO TARDÍO
(MIS-5E) EN EL ARRECIFE DE PUNTA MAROMA, QUINTANA ROO**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)**

**PRESENTA:
RAÚL PADILLA GUZMÁN**

**TUTOR PRINCIPAL:
DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMyL**

**COMITÉ TUTOR:
DR. PAUL ANDREW BLANCHON
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMyL**

**DR. JUAN PABLO BERNAL URUCHURTU
CENTRO DE GEOCIENCIAS, UNAM**

**DR. JOSÉ DE JESÚS ADOLFO TORTOLERO LANGARICA
INSTITUTO TECNOLÓGICO DE BAHÍA DE BANDERAS, TecNM**

**DR. JOAN ALBERT SÁNCHEZ CABEZA
UNIDAD ACADÉMICA MAZATLÁN, ICMyL**

PUERTO MORELOS, QUINTANA ROO, DICIEMBRE 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



CARACTERÍSTICAS ESCLEROCRONOLÓGICAS Y DISEPIMENTOS
DE *ORBICELLA FAVEOLATA* DURANTE EL PLEISTOCENO TARDÍO
(MIS-5E) EN EL ARRECIFE DE PUNTA MAROMA, QUINTANA ROO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:
RAÚL PADILLA GUZMÁN

TUTOR PRINCIPAL:
DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMyL

COMITÉ TUTOR:
DR. PAUL ANDREW BLANCHON
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMyL

DR. JUAN PABLO BERNAL URUCHURTU
CENTRO DE GEOCIENCIAS, UNAM

DR. JOSÉ DE JESÚS ADOLFO TORTOLERO LANGARICA
INSTITUTO TECNOLÓGICO DE BAHÍA DE BANDERAS, TecNM

DR. JOAN ALBERT SÁNCHEZ CABEZA
UNIDAD ACADÉMICA MAZATLÁN, ICMyL

PUERTO MORELOS, QUINTANA ROO, DICIEMBRE 2023

DEDICATORIA

A la memoria de mi papá Raúl Padilla Rocha, sé que estás orgulloso de hasta dónde he llegado y de mi abuelo Gerardo Guzmán. Los llevo siempre conmigo.

A mi mamá Adriana Guzmán Jiménez, mis hermanas Adriana y Marcela y mi abuela Esperanza Jiménez, mi motor de vida y mi más grande inspiración.

WE WERE HERE... KIITOS.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México y al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología por permitirme continuar mis estudios profesionales. Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por todo el apoyo durante este proceso tanto académico como administrativo. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgarme la beca (961849) para poder llevar a cabo mis estudios de maestría.

Al Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet por todo su apoyo y gran paciencia durante el este proceso, sin duda una persona ejemplar. Gracias por darme un espacio en tu laboratorio, por tus consejos y ayuda en todos los aspectos. No ha sido un camino fácil, sin embargo, tu apoyo y ánimo para terminarlo ha sido clave para llegar hasta aquí. ¡Muchas gracias!

Al Dr. Paul Blanchon por permitirme usar el núcleo obtenido para realizar el presente trabajo, así como sus valioso apoyo y comentarios que ayudaron a mejorar la calidad de este manuscrito y su conocimiento impartido durante este proceso.

A mi comité tutor, Dr. Juan Pablo Bernal Uruchurtu, Dr. Joan Albert Sánchez Cabeza y Dr. Adolfo Tortolero Langarica, por su apoyo durante la realización de este manuscrito, así como su retroalimentación en los tutorales y las diferentes versiones del desarrollo de esta tesis. Gracias por compartir ampliamente sus conocimientos que sin duda fueron invaluable para mejorar la calidad de esta tesis.

A la Dra. Patricia Thomé, por brindarme un espacio, materiales y conocimiento en su laboratorio para poder llevar a cabo la tinción de Feigl, un proceso importante para los resultados de este proyecto.

A la Dra. Anastasia Banaszak, por apoyarme con reactivos para la tinción de Feigl. Igualmente, te agradezco por darme la oportunidad de colaborar en tu laboratorio Coralium como técnico, una experiencia que ha sido realmente enriquecedora académica, laboral y personalmente. También gracias a todos los técnicos, estudiantes e integrantes de Coralium por compartir sus conocimientos y colaborar juntos.

A mis compañeros del Laboratorio de Esclerocronología, en especial a Gabriela Gutiérrez Estrada por ayudarme al momento de hacer la densitometría y el conteo de disepimentos. A Wendoline Pelcastre y Dulce Bonilla por su apoyo. Hacen el proceso un poco más ligero cuando se pone fea la cosa.

A mi Amiga Mí, Gabriela López Carrasco, por todo su apoyo, paciencia, consejos y todas las vivencias dentro y fuera de la UASA. Quién diría que seríamos tan diferentes e iguales a la vez, lo que nos haría inseparables desde mi día 1 en la UASA. Muchísimas gracias por todo amiga mí, y espero que tengamos muchísimo más tiempo juntos.

A la M. en C. Nuria Estrada, la Dra. Sara Melo y el M. en C. Omar Rivera, gracias por su amistad incondicional, por todo su apoyo tanto personal y académico, no sólo al realizar la tesis y la maestría sino también fuera de la UASA, en todos esos buenos y no tan buenos momentos que hemos compartido. Realmente los aprecio muchísimo.

A los compañeros de Barcolab, Esme, Paco, Manu, Ana, Javi, Carolina y todos los demás integrantes del laboratorio. Gracias por compartir un poco de lo que cada uno hace y enseñarme cosas nuevas y aportar otros puntos de vista enriquecedores en mi trabajo.

A mi mamá Adriana, y mis hermanas Adriana y Marcela que siempre han estado ahí para mí, no importa cuál sea la situación siempre puedo contar con ellas. Gracias por siempre confiar en mí y darme ánimos en todo momento, y más para poder finalizar este proyecto de vida. Las amo como no tienen una idea y agradezco infinitamente tenerlas en mi vida.

Gracias a todos los integrantes de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales del ICMYL que hacen la vida académica muy llevadera, compartiendo buenos momentos tanto académicamente como en reuniones sociales. Gracias a Gandhi, Laurita, Valery, Tito, Maicol, Edgar, Mac, Aleida, Caty, Memo, Miguel, Cynthia, Amanda Pérez y Amanda Ramos. Seguro me faltan muchos más, que también les agradezco sinceramente. Gracias a todos por hacerme sentir bienvenido y en casa.

También quiero agradecer a mis amistades fuera de la UASA que me apoyaron durante este proceso:

A Oyuki, Irving y Ramón, con quienes he vivido muchísimas cosas increíbles en tan poco tiempo, su amistad ha sido pieza clave en este proceso, durante la pandemia ustedes en mi casa conviviendo y yo contando disepimentos, aún así, siempre estuvieron compartiendo la vida conmigo. Gracias infinitas.

A Selene y Julián, por permitirme ampliar mi estadía en Puerto Morelos y darme la oportunidad de colaborar con ellos en el proyecto tan increíble que es SeaZoom y junto con Pepe y Caro apoyarme para llegar a ser profesional de buceo.

Resumen

La exposición lumínica y la temperatura del mar son los principales controladores del crecimiento y calcificación de los corales, jugando un importante rol en la formación de las microestructuras que determinan las bandas de densidad y la extensión esquelética. Históricamente, *Orbicella faveolata* ha sido una especie formadora de arrecifes de suma importancia en el Caribe Mexicano, por ello, muchos estudios la han utilizado para entender las condiciones ambientales en las que se desarrollan estos corales, a pequeña y gran escala temporal. El Caribe Mexicano está localizado en un área tectónicamente estable lo que hace que las condiciones sean óptimas para el desarrollo de los arrecifes coralinos a lo largo de diferentes épocas geológicas, específicamente el Plioceno, Pleistoceno y Holoceno. Durante estas épocas han ocurrido glaciaciones y periodos interglaciales, que conllevan cambios en la temperatura y el nivel del mar; lo que causa que los arrecifes sigan estas fluctuaciones creando diferentes capas arrecifales fósiles que corresponden a cada periodo o evento ocurrido. En el presente trabajo se obtuvieron las características esclerocronológicas y formación de diseamientos para usarse como proxies ambientales y estimar las condiciones ópticas y de temperatura del mar durante el Pleistoceno tardío con un ejemplar *Orbicella faveolata*. Este núcleo fue obtenido en las estructuras arrecifales conocidas como *spurs and grooves* del arrecife de Punta Maroma, Quintana Roo y, por las condiciones en las que se encontró el coral, se hipotetiza que corresponde al Pleistoceno tardío (Marine Isotopic Stage 5e, hace ~125 mil años). En este estudio se presentan datos sobre las variables densidad, extensión y calcificación del coral PMA-5e-1, y además se presenta el primer registro del número, grosor y distancia de los diseamientos exotecales de *O. faveolata* en un ejemplar del MIS-5e en un arrecife del Caribe Mexicano, utilizando una metodología de densitometría óptica estándar. También se utilizó un método de tinción de Feigl para identificar signos visibles de re-mineralización de Aragonita a Calcita en la estructura del coral estudiado con el fin de determinar la viabilidad de los resultados del estudio de características esclerocronológicas del esqueleto. Se obtuvo un promedio de densidad de $0.90 \pm 0.14 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$, una tasa de extensión esquelética de $0.69 \pm 0.04 \text{ cm año}^{-1}$ y una tasa de calcificación de $0.61 \pm 0.11 \text{ g CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Por otro lado, se registró un promedio de 11.1 ± 1.1 diseamientos exotecales, así como un promedio de grosor de $0.021 \pm 0.007 \text{ cm}$ y un promedio de distancia entre diseamientos de $0.063 \pm 0.007 \text{ cm}$. Las tres variables esclerocronológicas son menores a las registradas en la misma especie en la actualidad, lo que podría sugerir que la temperatura pudo haber sido mayor y la intensidad lumínica que recibió no habría sido la óptima como en otros arrecifes del Caribe Mexicano actualmente. Por otro lado, el número, grosor y distancia de los diseamientos coincide con lo registrado en la actualidad; sin embargo, podría indicar que se desarrolló a una profundidad estimada menor a 15 m. Los resultados en general muestran tendencias similares a las registradas en la actualidad, no obstante, los promedios obtenidos muestran que posiblemente las condiciones del mar fueron subóptimas y coinciden con las registradas en para el MIS-5e en el Caribe y Golfo de México. Lo obtenido en este estudio también sugiere que las condiciones del mar en el MIS-5e pudieron ser diferentes a las actuales y se asemejan a lo que se proyecta en escenarios de Cambio Climático, con mayores temperaturas, menor intensidad lumínica y un aumento en el nivel del mar.

Índice

Índice de Figuras	i
Índice de Tablas	ii
1. Introducción	1
1.1 Arrecifes coralinos y esclerocronología	1
1.2 MIS-5e; último período Interglacial (LIG)	6
2. Antecedentes	9
3. Objetivos	11
3.1 General	11
3.2 Particulares	11
4. Hipótesis.....	11
5. Materiales y métodos	12
5.1 Colecta y descripción del núcleo de <i>Orbicella faveolata</i>	12
5.2 Densitometría óptica	13
5.3 Disepimentos exotecales	14
5.4 Determinación de la composición de Aragonita-Calcita del ejemplar	16
5.5 Análisis estadísticos	17
6. Resultados	18
6.1 Densitometría óptica	18
6.2 Disepimentos	20
7. Discusión.....	23
7.1 Procesos diagenéticos en corales	23
7.2 Densitometría óptica y disepimentos	26
7.3 Características esclerocronológicas y la temperatura del mar	29
8. Conclusiones	31
9. Referencias.....	33
10. Anexos.....	44
Anexo 1. Protocolo detallado para tinción de Feigl (1937).	44

Índice de Figuras

- Figura 1.** **A)** Colonia de *Orbicella faveolata* en el Banco de Campeche, Golfo de México (fotografía: Nuria Estrada). **B)** Microestructuras internas del esqueleto de *O. faveolata* donde ExD representa los disepimientos exotecales (modificado de Dávalos-Dehullu et al., 2008). **C)** Radiografía y laja de *O. faveolata* donde se muestra el patrón de bandeado de diferente densidad (tomado de Helmle y Dodge, 2011). **3**
- Figura 2.** Fluctuación del $\delta^{18}\text{O}$ en los últimos 800mil años y división de los Estadios Isotópicos Marinos (MIS). La fluctuación también concuerda con en el nivel y temperatura del mar. Fragmento modificado de Railsback et al. (2015). **7**
- Figura 3.** Área de estudio. Arrecife de Punta Maroma, Quintana Roo, México con las zonas arrecifales delimitadas. El círculo rojo representa el sitio donde fue colectado el núcleo de *Orbicella faveolata*. **13**
- Figura 4.** **A)** Núcleo del cual se hizo la laja, se muestra la línea donde se realizó el corte; **B)** Laja del coral para la toma de la radiografía. **C)** Radiografía de la laja junto con la cuña de aragonita de *Tridacna maxima* de densidad conocida. **D)** Imagen utilizada para el conteo y medición de disepimientos, está compuesta por la radiografía con transparencia al 100% y la imagen escaneada con transparencia al 25%. **15**
- Figura 5.** Lajas de coral después de la tinción de Feigl (1937). El color oscuro representa estructura de aragonita mientras que la coloración beige claro/blanca representa re-mineralización parcial o total a calcita. **A)** Laja de *Orbicella faveolata* del MIS-5e. **B)** Laja de *O. faveolata* actual conformada totalmente de aragonita. **C)** Laja de *O. faveolata* fósil (época desconocida) con coloración blanca la cual representa una re-mineralización completa a calcita. **17**
- Figura 6.** Fluctuación de la densidad esquelética en 7 tracks de 10 cm, desde la parte más reciente hacia lo más antiguo del coral. **A)** Se representan los 7 tracks unidos; los colores de los tracks de la Tabla 1 corresponden a los colores de cada track. **B)** Promedio (línea negra) con desviación estándar (sombreado gris) y línea de tendencia polinómica de segundo orden (línea azul; $y=0.00910x^{-2}-0.1044x+1.111$; $R^2= 0.41$; $P<0.05$). **19**
- Figura 7.** Correlación positiva significativa entre las variables densidad esquelética y calcificación de *Orbicella faveolata* durante el Pleistoceno Tardío (MIS-5e). **20**
- Figura 8.** Número, grosor y distancia de disepimientos ($\text{cm} \pm$ desviación estándar) de *Orbicella faveolata* del Pleistoceno Tardío. **A)** Grosor y número de disepimientos exotecales por año; ambas variables tienen una tendencia polinomial significativa ($R^2= 0.61$, $P= 0.0004$ y $R^2= 0.50+$, $P= 0.0036$ respectivamente). **B)** Distancia entre disepimientos exotecales, la cual no presenta una tendencia a lo largo de la laja. **21**
- Figura 9.** **A)** Correlación significativa entre el número de disepimientos exotecales y la tasa de extensión esquelética de *Orbicella faveolata* en la actualidad con el promedio de los datos obtenidos del coral del Pleistoceno Tardío (MIS-5e) extrapolado en la correlación (punto rojo). **B)** Modelo de

la tasa de extensión de *O. faveolata* en la actualidad en un gradiente de profundidad, con el promedio de la tasa de extensión obtenido en este estudio (MIS-5e) extrapolado y ajustado a la línea de tendencia (punto rojo). Datos y gráficas obtenidos y modificados de Gutiérrez-Estrada (2017). **22**

Figura 10. Representación de un corte transversal de la costa de las Islas Caimán. Las unidades identificadas pertenecen al Pleistoceno Tardío del MIS-5a al MIS-9 y los colores representan el tipo de diagénesis a la que estuvieron sometidas. Para una mayor explicación, consultar el artículo original. Modificado de Booker et al. (2020). **24**

Figura 11. A) Batimetría de la Península de Yucatán, la línea negra representa el nivel del mar durante el MIS-2 que corresponde al Último Glacial Máximo, LGM (tomado de Monroy-Ríos, 2016; <https://sites.northwestern.edu/monroyrios/2016/05/20/espeleogenesis/>). **B)** Parte del núcleo donde se obtuvo laja para densitometría óptica; el círculo rojo representa la raíz incrustada durante la exposición al ambiente terrestre. **26**

Índice de Tablas

Tabla 1. Promedios de densidad, extensión y calcificación por cada transecto (track) evaluado en la laja del coral con desviación estándar (\pm DS) e intervalo mínimo y máximo. **19**

Tabla 2. Comparación de las características esclerocronológicas de distintos autores y épocas geológicas. **28**

1. Introducción

1.1 Arrecifes coralinos y esclerocronología

Los arrecifes coralinos son grandes estructuras de carbonato de calcio de origen biogénico que, debido al crecimiento y calcificación promovido por corales duros o hermatípicos, son sitios que presentan una alta complejidad estructural (tridimensionalidad) gracias a las diferentes morfologías que presentan los corales formadores de arrecifes, donde generalmente dominan las especies ramificadas y masivas (Sheppard et al., 2009; Rodríguez-Troncoso y Tortolero-Langarica, 2014). Dada esta complejidad estructural, los arrecifes coralinos se caracterizan por albergar una alta diversidad especies asociadas, las cuales se refugian, alimentan y reproducen en estos sitios (Spalding et al., 2002; Álvarez-Filip et al., 2009). Sin embargo, en la actualidad las principales especies formadoras de arrecifes se están viendo afectadas debido al conjunto de presiones a las que se enfrentan, tanto naturales como antropogénicas, que cambian las condiciones ambientales y provocan un rápido declive en la cobertura de coral vivo, afectando no sólo a los corales, sino a todo el ecosistema arrecifal y las especies que dependen del mismo (Álvarez-Filip et al., 2013; Rioja-Nieto y Álvarez-Filip, 2019).

Para la formación y desarrollo de arrecifes coralinos se requieren cerca de 10,000 años de procesos biológicos y geológicos tales como la acreción vertical de los corales y la formación de capas arrecifales durante altas y bajas del nivel del mar en diferentes eras geológicas. Sin embargo, en algunos atolones o arrecifes de barrera son necesarios más de 400,000 años, e incluso millones de años para su formación, debido principalmente a la baja tasa de crecimiento de corales formadores y otros factores geológicos ($5-15 \text{ mm año}^{-1}$; Jones y Endean, 1973; Torruco-Gómez y Solís-González, 2010; Blanchon et al., 2014). Se requieren condiciones ambientales óptimas para que se desarrollen los arrecifes coralinos, como son la temperatura del mar entre los $22-28^\circ \text{ C}$, aguas someras y cristalinas con pocos nutrientes (oligotróficas), así como una saturación óptima de aragonita lo cual les permite llevar a cabo el proceso de precipitación de cristales de carbonato de calcio (CaCO_3) para formar el esqueleto (i.e. calcificación; Dullo, 2005; Veron, 2008). Sin embargo, este proceso debe ser mayor que la erosión de las estructuras, lo cual asegura un crecimiento vertical del arrecife siguiendo los cambios en el nivel del mar, por ende, un mantenimiento de las características

del mismo (Veron, 2000; Sheppard et al., 2009; Weis y Allemand, 2009; Torruco-Gómez y Solís-González, 2010; Perry et al., 2018; Masselink et al., 2020).

A pesar de que los mecanismos fisiológicos exactos que ocurren durante la calcificación aún no están completamente resueltos, se sabe que es un proceso realizado por el animal (coral), favorecido por la asociación simbiótica con microalgas de la familia Symbiodinaceae (LaJeunesse et al., 2018), las cuales proveen una gran cantidad de metabolitos (resultado de su actividad fotosintética) sumamente importantes para el coral. En esta relación simbiótica mutualista los hospederos (corales) dependen del proceso de fotosíntesis del simbionte (microalga), es decir, que la luz es una pieza fundamental para llevar a cabo la calcificación y otros procesos biológicos importantes (Gattuso et al., 1999; Allemand et al., 2004, 2011; Tambutté et al., 2011).

Los corales masivos presentan un patrón anual de crecimiento y calcificación, el cual se manifiesta en forma de bandas cíclicas de alta y baja densidad, que se hacen evidentes al observar el esqueleto coralino a través de imágenes de rayos X (Fig. 1A; Knutson et al., 1972). Al estudio de estos patrones de bandeo e historia de vida de organismos formadores de esqueleto calcáreo se le conoce como “esclerocronología”, que no es exclusiva para corales, sino también para otros organismos calcificadores (ej. Moluscos bivalvos, algas coralinas, entre otros) y es homóloga a la dendrocronología (anillos de crecimiento) de árboles (Buddemeier et al., 1974; Helmle y Dodge, 2011). Con los estudios esclerocronológicos se pueden reconstruir las condiciones ambientales (principalmente luz y temperatura) en las cuales se desarrolló el coral. Además, permiten utilizar a los corales como registros paleo-ambientales (proxies) a través de la composición geoquímica del esqueleto a lo largo de su crecimiento (Knutson et al., 1972; Carricart-Ganivet, 2004; Lough y Cooper, 2011; Lough y Cantin, 2014).

Los corales del género *Orbicella* han sido ampliamente usados para los estudios esclerocronológicos en el Caribe y Golfo de México; se han descrito los promedios de densidad esquelética, tasa de extensión lineal y tasa de calcificación, también llamadas características esclerocronológicas (Carricart-Ganivet, 2007; Cruz-Ortega, 2013; Gutiérrez-Estrada, 2017; Sánchez-Pelcastre, 2019). No obstante, algunos estudios recientes han reportado una disminución en la calcificación de los corales a lo largo de los años,

atribuyéndola principalmente a los cambios en la temperatura del agua y la acidificación del océano, la cual se refiere a una disminución del pH y menor saturación de aragonita (Sánchez-Pelcastre, 2019; Bove, 2020; Courtney et al., 2020; Rico-Esenaro, 2022)

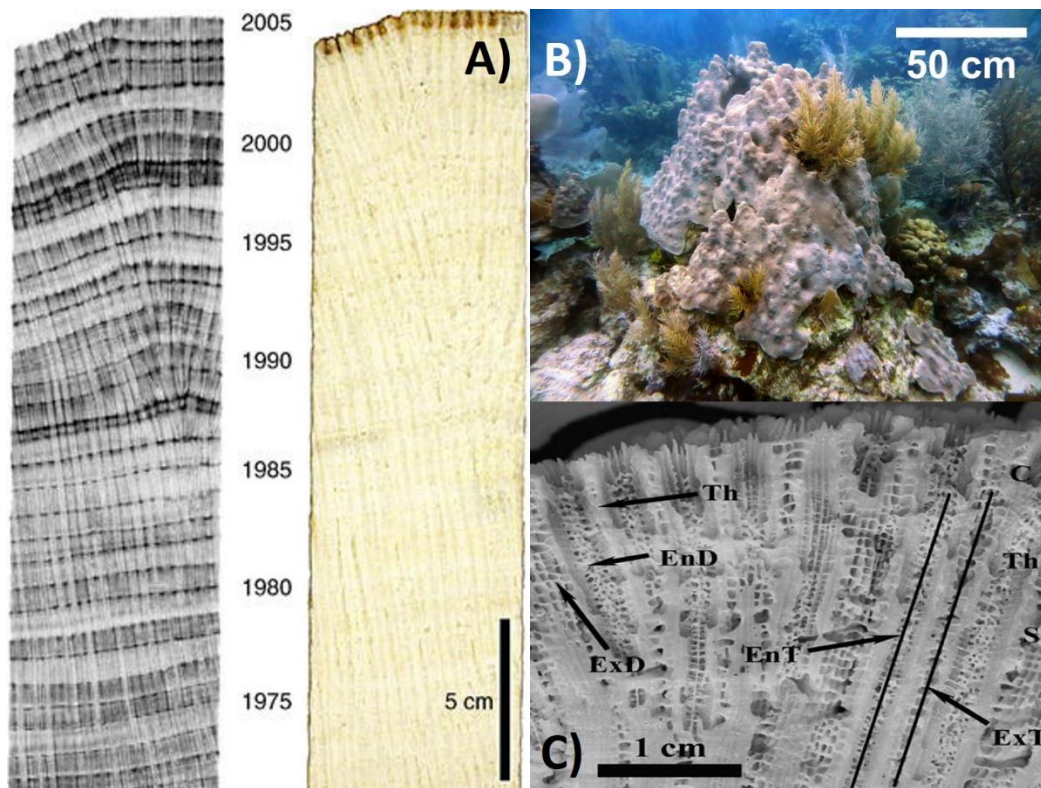


Figura 1. A) Radiografía y laja de *O. faveolata* donde se muestra el patrón de bandeo de diferente densidad (tomado de Helmle y Dodge, 2011). B) Colonia de *Orbicella faveolata* en el Banco de Campeche, Golfo de México (fotografía: Nuria Estrada-Saldívar). C) Microestructuras internas del esqueleto de *O. faveolata* donde: **Th**: teca; **C**: costa; **S**: septum; **EnD**: dissepimentos endotecales; **ExD**: dissepimentos exotecales; **EnT**: track endotecal; **ExT**: track exotecal (modificado de Dávalos-Dehullu et al., 2008).

En el Caribe, las especies del género *Orbicella* son esenciales en la formación y mantenimiento de los arrecifes coralinos (Fig. 1B), ya que, debido a su tipo de crecimiento masivo y su alta cobertura forman grandes domos similares a montañas, añadiendo heterogeneidad y potencial hábitat a la comunidad bentónica. En algunos sitios contribuyen hasta un 50% del total de la cobertura total de coral vivo (Jordan-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, 2003; Porto-Hannes et al., 2015). Esta alta cobertura y presencia en arrecifes hace que las especies de *Orbicella* sean de las más utilizadas como objeto de estudio en la esclerocronología, junto con otras especies masivas como *Pseudodiploria strigosa*, *Siderastrea siderea* y *Dendrogyra cylindrus*, lo que puede aportar valiosa información para reconstruir las condiciones ambientales durante largas escalas de tiempo a nivel ecológico e

incluso geológico (Helmle y Dodge, 2011). Esta información ambiental registrada en el esqueleto de aragonita de los corales puede ser obtenida a partir del estudio de las tres variables esclerocronológicas: 1) la densidad esquelética (g de $\text{CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$), 2) la tasa de extensión esquelética (cm año^{-1}) y 3) la tasa de calcificación (g de $\text{CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$); estas tres variables se relacionan directamente con las condiciones ambientales, principalmente la intensidad lumínica y la temperatura a lo largo del su desarrollo, las cuales son variables en cada sitio a nivel mundial (Carricart-Ganivet et al., 2000; Lough y Barnes, 2000; Carricart-Ganivet, 2007; Carricart-Ganivet y Barnes, 2007; Martínez-Ruggerio, 2019).

La intensidad lumínica que reciben los corales está determinada por las condiciones ópticas del agua y la profundidad a la que se encuentran, debido a la absorción o refracción de la luz en la columna de agua por la materia orgánica disuelta, sedimento y nutrientes (Roth, 2014; López-Londoño et al., 2021). A la pérdida de luz en la columna de agua se le conoce como extinción de la luz y se representa con el coeficiente K_d (Kirk, 2011). Este coeficiente es variable dependiendo de las condiciones ópticas del agua; mientras menor sea el las aguas son más transparentes u oligotróficas y viceversa (Kirk, 2011; López-Londoño et al., 2021). En conjunto con la precipitación de los cristales de aragonita, los corales incorporan otras sustancias presentes en la columna de agua, los cuales pueden servir como proxies ambientales para la reconstrucción de múltiples procesos como la contaminación y sedimentación (Lough y Cooper, 2011; Tortolero-Langarica et al., 2017).

Durante el proceso de calcificación, el arreglo y la formación de las estructuras internas del esqueleto (disepimentos, columelas, costas y septos) se presentan de manera específica (dependiendo de la morfología del coralito) y es variable entre especies, permitiendo que los esqueletos tengan mayor o menor porosidad y causando una variación en las características esclerocronológicas (Dodge et al., 1992). La variación de la densidad durante el desarrollo de los corales se debe a diferentes mecanismos entre especies; por ejemplo, en especies del género *Orbicella* el grosor de los disepimentos exotecales define las bandas de alta y baja densidad (Fig. 1C), mientras que en el género *Porites* este bandeo se debe a las variaciones del grosor de la teca (Dodge et al., 1992; Barnes y Lough, 1993; Dávalos-Dehullu et al., 2008; DeCarlo y Cohen, 2017). Por otro lado, el crecimiento (i.e., extensión esquelética) de

algunas especies, como las del género *Orbicella* está dado por el número de diseppimentos exotocales formados en periodos anuales (Gutiérrez-Estrada, 2017).

Los diseppimentos son pequeñas placas horizontales que se superponen a medida que el coral calcifica, los cuales separan la parte ocupada y no ocupada por el tejido, y pueden estar dentro (endotocales) o fuera (exotocales) de la teca donde se encuentra el pólipos (Fig. 1C; Dodge et al., 1992; Dávalos-Dehullu et al., 2008). Estas estructuras juegan un papel muy importante en el crecimiento de cada especie por lo que se están estudiando los diseppimentos y su relación con las características esclerocronológicas de los corales, así como su función y regulación dentro del coral. En algunos arrecifes del Caribe Mexicano que tienen K_d muy bajos, se ha demostrado que, a medida que aumenta la profundidad y la exposición lumínica disminuye (a partir de los 9m), el número de diseppimentos en *Orbicella faveolata* decae exponencialmente mientras que el grosor aumenta, lo cual aporta información sobre cómo utiliza los recursos esta especie para calcificar (Gutiérrez-Estrada, 2017). Los mecanismos más importantes que regulan la formación de los diseppimentos exotocales y por ende el crecimiento del coral son la luna y la temperatura (Dávalos-Dehullu et al., 2008; Winter y Sammarco, 2010). En *Orbicella faveolata*, los ciclos lunares son el principal regulador del número de diseppimentos, y hay una relación entre estos ciclos y el número de diseppimentos por cada banda de crecimiento, es decir que se forman entre 12-13 diseppimentos anuales, correspondientes a las lunas llenas de cada año (Martínez-Ruggerio, 2019). En general, la distancia entre diseppimentos exotocales se mantiene constante, sin importar las condiciones en las que se desarrolle el coral (Dávalos-Dehullu et al., 2008; Gutiérrez-Estrada, 2017).

Los estudios sobre las características esclerocronológicas nos permiten obtener datos más certeros sobre las condiciones ambientales en las que se desarrollan los corales actuales, ya sea a pequeña o gran escala temporal, mientras que con el registro en corales fósiles se pueden hacer reconstrucciones paleo climáticas (de decenas hasta miles o millones de años atrás). Además, permiten que los estudios de los cambios en los ecosistemas y en los procesos fisiológicos de los corales masivos sean cada vez más precisos (Lough y Cantin, 2014).

1.2 MIS-5e; último período Interglacial (LIG)

El Pleistoceno es una época que se caracteriza por grandes cambios en la temperatura de la tierra. Durante los últimos ~800 mil años han ocurrido periodos glaciales e interglaciales, con intervalos de aproximadamente 100 mil años, que han causado oscilaciones del nivel del mar y de las temperaturas tanto terrestres como marinas (Emiliani, 1955; Shackleton, 1969; Lambeck y Chappell, 2001; Blanchon, 2010; Zong, 2015).

A partir del conocimiento de estos cambios, se han realizado estudios sobre las relaciones isotópicas de algunos elementos traza registrados en archivos ambientales como núcleos de hielo, organismos calcáreos, sedimentos marinos y terrestres, como el $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ que se relaciona estrechamente con las variaciones de la temperatura del mar (Carriguiry et al., 1994). Las fluctuaciones del $\delta^{18}\text{O}$, relacionadas directamente con la temperatura superficial del mar, en el de registro foraminíferos en núcleos del océano profundo, también se pueden correlacionar con los cambios en el nivel del mar en los últimos 2 millones de años: cuando aumenta la concentración de ^{18}O disminuye la temperatura del mar y viceversa (Emiliani, 1955, 1961; Shackleton, 1969; Railsback et al., 2015). La variación del $\delta^{18}\text{O}$ y la temperatura del mar se representa gráficamente con picos y valles a los cuales se les asignó un número que representan los denominados Estadios de Isótopos Marinos (MIS, por sus siglas en inglés; Fig. 2; Emiliani, 1955; Shackleton, 1969; Railsback et al., 2015). El primero en clasificar estas divisiones de los MIS fue Emiliani (1955) con números impares que representan períodos cálidos o máximos de temperatura (menor concentración de ^{18}O) y números pares siendo periodos fríos o mínimos de temperatura (mayor concentración de ^{18}O). Actualmente existen 104 MIS en los últimos ~2.6 millones de años (Cuaternario). Algunos MIS tienen subdivisiones, como por ejemplo el MIS-5, que se encuentra dividido en subestadios “a, b, c, d y e” debido a las variaciones bien definidas dentro del subestadio, sin embargo, no fueron bien diferenciadas de los máximos o mínimos de otros subestadios como el d o a (Fig. 2; Emiliani, 1961; Shackleton, 1969).

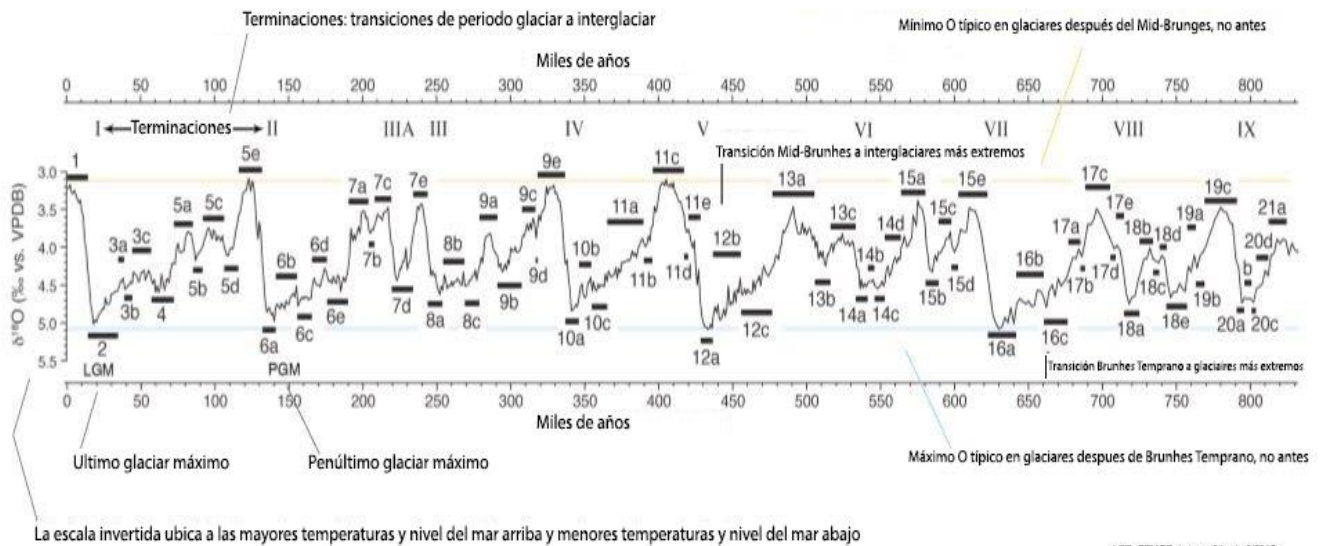


Figura 2. Fluctuación del $\delta^{18}\text{O}$ en los últimos 800 mil años y división de los Estadios Isotópicos Marinos (MIS). La fluctuación concuerda con en el nivel y temperatura del mar. Fragmento modificado de Railsback et al. (2015).

El estadio MIS-5 es la última etapa del Pleistoceno con todas las características de un periodo interglaciar. Sin embargo, el subestadio MIS-5e es de peculiar interés debido a que en esta etapa se registraron las mayores temperaturas y nivel del mar, con un aumento de ~6 m sobre el nivel actual, llegando a ser de hasta +10 m en algunas regiones a nivel mundial; el subestadio MIS-5e duró alrededor de ~11 mil años y se remonta desde 127 hasta 116 mil años antes del presente (Shackleton, 1969; Szabo et al., 1978; Rohling et al., 2008; Blanchon et al., 2009). Estos cambios en el nivel del mar causaron modificaciones en las estructuras arrecifales a medida que el nivel del mar aumentaba o disminuía (P. Blanchon et al., 2009; Perry et al., 2018).

Algunos autores como Dansgaard y Tauber (1969), Emiliani (1961), Shackleton (1969), Rohling et al. (2008), Hansen et al. (2015) y Railsback et al. (2015) reportan resultados y conclusiones similares sobre las condiciones terrestres y marinas durante el MIS-5e, entre ellas, una temperatura media de ~2° C mayor con respecto a la media actual (en la época preindustrial). Las elevadas temperaturas llevaron a un derretimiento de los casquetes polares y por ende el aumento en el nivel del mar previamente mencionado, además, reportan una mayor frecuencia e intensidad en los fenómenos meteorológicos. Es sabido que la causa de estas condiciones fue inducida principalmente por un aumento en la insolación de la Tierra,

ya que la concentración de CO₂ atmosférico era menor a la actual (Shackleton, 1969; Hansen et al., 2015).

El MIS-5e terminó al ocurrir un rápido congelamiento de los casquetes polares, lo que causó un período glacial hace aproximadamente 18 mil años (MIS-2), con temperaturas de hasta 12° C por debajo de la media invernal en altitudes cercanas a los polos y con una disminución del nivel del mar de hasta 120 m por debajo del nivel actual (Lisiecki y Raymo, 2005; Yelovicheva, 2006). La fluctuación en el nivel del mar expone zonas inundadas que llegan a ser colonizadas por organismos de ecosistemas terrestres (selvas o bosques), esto deja en evidencia partes de ecosistemas, como los arrecifes coralinos que alguna vez estuvieron algunos metros bajo el nivel del mar (Zong, 2015; Montalvo-Fernández et al., 2019).

2. Antecedentes

Desde el descubrimiento de las bandas de crecimiento anual en los corales por Knutson et al. (1972), los estudios esclerocronológicos en corales han ido en aumento para todas las regiones oceánicas con arrecifes coralinos, especialmente en sitios con arrecifes degradados (Carricart-Ganivet y Merino, 2001; Lough, 2008; Glynn et al., 2018). La información y los registros ambientales que proveen los esqueletos coralinos, son una importante herramienta para la toma de decisiones en el cuidado y conservación de los ecosistemas coralinos (Lough y Cooper, 2011). Estos estudios son realizados principalmente con organismos actuales y en muchos casos aún vivos, por ejemplo, en el Caribe Mexicano y Golfo de México se tienen registradas las tres características esclerocronológicas de corales del género *Orbicella* en los estudios de Carricart-Ganivet et al. (1994, 2000), Carricart-Ganivet y Merino (2001), Cruz-Ortega (2013), Gutiérrez-Estrada (2017), Martínez-Ruggerio (2019) y Sánchez-Pelcastre (2019), quienes reportan una densidad esquelética de 1-1.8 g cm⁻³, una tasa de extensión esquelética de 0.6-0.9 cm año⁻¹, y una tasa de calcificación de 0.5-0.9 g cm⁻² año⁻¹, así como variabilidad a nivel espacial (Carricart-Ganivet y Merino 2001; Rico-Esenaro, 2021).

El trabajo de Gutiérrez-Estrada (2017) está enfocado en la formación de diseppimentos exotecales y su relación con la extensión esquelética de *Orbicella faveolata*; por otro lado, Martínez-Ruggerio (2019) comprobó experimentalmente que la formación de diseppimentos exotecales está dada por 12-13 ciclos lunares.

La península de Yucatán ha sido un importante sitio de investigación para estudios sobre cambios en el nivel del mar y la formación de arrecifes coralinos, debido a que es tectónicamente estable, y se encuentra una transición de arrecifes coralinos, a medida que ha fluctuado el nivel del mar durante los últimos miles de años (Szabo et al., 1978; Blanchon y Shaw, 1995; Blanchon et al., 2009; Blanchon, 2010). La información de estos estudios en los diferentes arrecifes fósiles y su asociación con el nivel del mar nos permite conocer con mayor precisión la época geológica y las condiciones ambientales asociadas a la misma, en la que se desarrollaron. Muñoz-Arroyo (2018) comparó las características esclerocronológicas de *Orbicella faveolata* fósiles que se desarrollaron durante el MIS-5e con ejemplares que se desarrollan actualmente en la zona centro/norte de Quintana Roo, encontrando que las tres características tenían valores más bajos que los actuales. A partir de

estos resultados se plantea la hipótesis de que las condiciones en las que se desarrollaron los corales de esa época no eran óptimas en cuanto a temperatura y exposición lumínica. Adicionalmente, otros sitios reportan tasas de extensión para *O. faveolata* significativamente menores en arrecifes de Florida durante el Pleistoceno Tardío (MIS-5e) con respecto a los corales que se desarrollan actualmente y coinciden con las hipótesis sobre las condiciones subóptimas, en comparación con las actuales, en las que se desarrollaron los corales (Gischler et al., 2009).

Se han realizado estudios con especies de *Orbicella* extintas en la actualidad, como Del Valle (2012) con *Orbicella nancyi* durante el MIS-5e en Cuaraçao donde se reportó que esta especie tenía tasas de extensión mayores a las de otras especies del mismo género, además de una alta presencia y dominancia en la formación de estructuras arrecifales junto con especies como *O. faveolata* y *O. annularis*, pero esta especie se encuentra extinta en arrecifes coralinos de la actualidad.

A pesar de que existen estudios sobre las características esclerocronológicas de corales en épocas pasadas, aún falta información sobre las condiciones en las que se desarrollaron y cómo se fueron construyendo las estructuras arrecifales que ahora encontramos fosilizadas. Además, aún no existe información sobre la formación y características de los diseamientos en estos corales fósiles; por lo cual en el presente estudio se reportan por primera vez la formación y el papel de los diseamientos exotocales en la extensión de un coral desarrollado durante el MIS-5e que, a su vez, se relaciona estrechamente con las condiciones lumínicas y las propiedades ópticas del agua en el sitio de Punta Maroma, Quintana Roo. También, el presente estudio aportará mayor información para complementar las hipótesis de cambios en el nivel del mar y cambios en las estructuras de los arrecifes coralinos del norte de Quintana Roo, México durante el Pleistoceno Tardío.

3. Objetivos

3.1 General

Evaluar las características esclerocronológicas y la formación de diseppimentos exotocales de *Orbicella faveolata* para su uso como proxies de condiciones paleo-ambientales durante el Pleistoceno Tardío (MIS-5e).

3.2 Particulares

- Analizar la tendencia temporal de las características esclerocronológicas (densidad del esqueleto, tasa anual de extensión y calcificación) así como el número, grosor y distancia de los diseppimentos exotocales de *Orbicella faveolata*.
- Determinar la variabilidad anual de la extensión esqueletal y su relación con el número de diseppimentos exotocales durante el desarrollo del coral.
- Identificar las condiciones lumínicas con respecto a la profundidad para la especie en la actualidad, de acuerdo con la extensión y número de diseppimentos exotocales.

4. Hipótesis

- Si la exposición lumínica y la temperatura son factores esenciales en el desarrollo de los corales, la temperatura promedio durante el MIS-5e fue ~ 2 °C mayor que la actual y el nivel del mar ~ 6 metros mayor, lo que sometió al coral a una menor intensidad lumínica; entonces la densidad esqueletal tendrá valores altos, mientras que la tasa de extensión esqueletal y la tasa de calcificación serán relativamente bajas y menores respecto a sus homólogos actuales.
- Si los diseppimentos exotocales determinan la extensión y la densidad esqueletal, al estar controlados por factores ambientales, entonces el grosor de los diseppimentos será alto debido a las altas temperaturas, mientras que el número de diseppimentos será menor al registrado en condiciones óptimas de luz, debido a la baja exposición lumínica por la profundidad.

5. Materiales y métodos

5.1 Colecta y descripción del núcleo de *Orbicella faveolata*

Se recolectó un núcleo de *Orbicella faveolata* (PMA-5e-1) en las formaciones de macizos y canales (spurs and grooves en inglés) del frente arrecifal de Punta Maroma (Fig. 3), a una profundidad de 6 m, utilizando un taladro hidráulico Tech 2000™ con una broca de 10 cm de ancho con punta de filo diamantado y 50 cm de largo. El núcleo fue obtenido por integrantes del Laboratorio de Geología Marina de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales en Puerto Morelos.

El núcleo PMA-5e-1 completo tiene ~50 cm de largo y 10 cm de diámetro. Bajo el coral se encontraron ~20 cm de sedimento solidificado donde se estableció el coral (Fig. 4A), que fueron retirados. Por ende, el núcleo PMA-5e-1 mide ~30 cm de largo. Se utilizó la parte central de este núcleo para obtener una laja con la cual se hicieron los análisis de densitometría y de tinción (Fig. 4A, B), debido a que la parte central se consideró óptima por el eje de crecimiento de las coralitas. Esta laja sería utilizada también para análisis de fechado y cristalografía, sin embargo, debido a problemas logísticos, estos análisis no se pudieron llevar a cabo en el durante el tiempo de este trabajo.



Figura 3. Área de estudio. Arrecife de Punta Maroma, Quintana Roo, México con las zonas arrecifales delimitadas. El punto rojo representa el sitio donde fue colectado el núcleo de *Orbicella faveolata* PMA-5e-1.

5.2 Densitometría óptica

Del núcleo PMA-5e-1 se cortó una laja de ~7 mm de ancho en su centro (Fig. 4B), con una sierra de filo diamantado (modelo QUEP) para roca, lubricada con un flujo libre de agua dulce. La laja fue secada en un horno convencional durante 8 horas a 80° C. La toma de imágenes radiográficas (RX) de la laja de coral fue realizada en el Centro Radiológico de Cancún, Quintana Roo con una máquina convencional de Rayos X (GE Hungay Rt. Medical Systems) con una potencia de 81 kV y 32 mAs, a una exposición de 0.20 seg con 1.80 m de distancia entre la fuente y el objetivo. El estándar de aragonita utilizado para los RX fue una cuña con densidad conocida de (2.83 g CaCO₃ cm⁻³) hecha de una valva de *Tridacna maxima* (Fig. 4C).

Las imágenes de RX se corrigieron para eliminar los errores causados por la heterogeneidad en la intensidad de la irradiación de RX, siguiendo el método descrito por Duprey et al. (2012). Posteriormente, las imágenes corregidas fueron analizadas mediante densitometría óptica (Carricart-Ganivet y Barnes, 2007) y se usaron 7 tracks de ~10 cm desde

la parte superior y siguiendo el eje de crecimiento vertical. Los tracks se marcaron utilizando el software Preclínica Uniovi Fiji (<http://spi03.sct.uniovi.es/confocaluniovi/preclinicauniovi.htm>), los cuales abarcaron alrededor de 12-13 pares de bandas de crecimiento. Las bandas de crecimiento posteriores en el núcleo presentaron irregularidades que podrían causar ruido en las mediciones, por lo cual no se incluyeron en los tracks. La densidad esquelética (g cm^{-3}) se obtuvo como el promedio de la serie de valores entre bandas de alta densidad; la tasa de extensión anual (cm año^{-1}) fue definida por la distancia entre disepimentos multiplicada por el número de disepimentos (Carricart-Ganivet, 2011; Gutiérrez-Estrada, 2017). Se calculó la tasa de calcificación ($\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) como el producto del promedio de la densidad esquelética por la tasa de extensión anual.

5.3 Disepimentos exotecales

Para la obtención del número, grosor y distancia de disepimentos exotecales se utilizaron imágenes de la laja en alta resolución y aumentadas a 1200% con el uso de un escáner convencional marca Hewlett-Packard. Posteriormente se midieron ~10 tracks en 23 pares de bandas de crecimiento a lo largo de toda la laja que permitieran el conteo del número de disepimentos. También se midió la distancia entre disepimentos exotecales tomando en cuenta del punto medio de un disepimento al punto medio del disepimento siguiente, y se midió el grosor de los disepimentos exotecales. Los tracks en cada par de bandas de crecimiento se hicieron con el software Adobe Photoshop CS6, superponiendo la imagen escaneada con una transparencia del 25% sobre la imagen de RX (Fig. 4D). El conteo y las mediciones de los disepimentos se llevaron a cabo utilizando el software *ImageJ* (<https://imagej.nih.gov/ij/>), con el que se calibró la imagen a una escala en cm, y se midió el grosor y la distancia de 5 disepimentos en cada uno de los ~10 tracks por par de bandas de crecimiento.

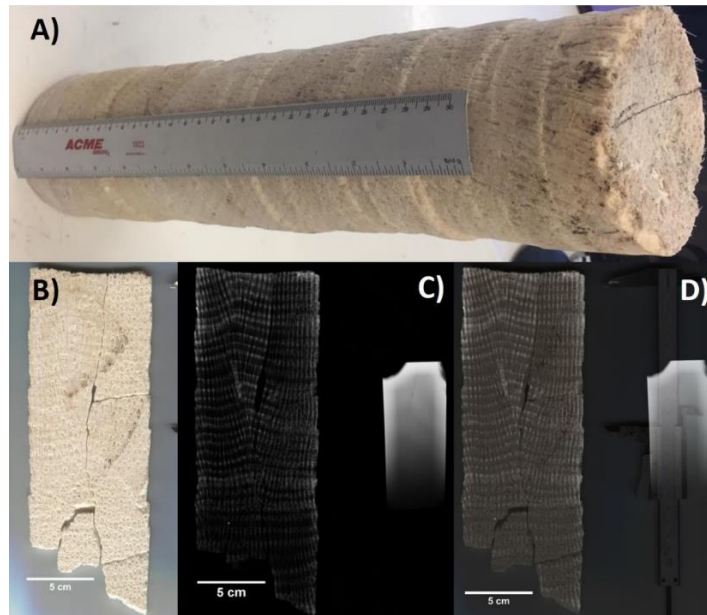


Figura 4. A) Núcleo PMA-5e-1 de *Orbicella faveolata* de donde se obtuvo la laja, se muestra la línea donde se realizó el corte; B) Laja del coral para la toma de la radiografía. C) Radiografía de la laja junto con la cuña de aragonita de *Tridacna maxima* de densidad conocida. D) Imagen utilizada para el conteo y medición de disepimientos, compuesta por la radiografía con transparencia al 100% y la imagen escaneada con transparencia al 25%.

Con el fin de identificar la tendencia temporal del número de disepimientos y el grosor de estos a lo largo del crecimiento de *O. faveolata* se utilizaron modelos de tipo polinomial. Así también, se relacionó el número disepimientos exotecales y la tasa extensión esqueletal mediante un modelo de regresión lineal, utilizando los datos de crecimiento obtenidos de la especie por Gutiérrez-Estrada (2017) a lo largo de un gradiente lumínico en arrecifes actuales en Quintana Roo, México. Donde el coeficiente de extinción de la luz es de 0.07 m^{-1} . Sobre este modelo se extrapolaron los datos obtenidos en este estudio con el fin de identificar si el número de disepimientos determina la tasa de extensión lineal y si puede ser utilizado como un descriptor del crecimiento de *O. faveolata*.

Posteriormente, se utilizó una relación entre la tasa de extensión con la profundidad (Gutiérrez-Estrada, 2017), para obtener un estimado de la profundidad en la que se desarrolló el coral estudiado. Para ello, los valores obtenidos en este estudio fueron agregados al grupo de datos del modelo original, el cual se ajustó nuevamente. Este modelo representa las condiciones lumínicas a la que estaría expuesto el coral si se encontrara a la profundidad estimada, con base en su tasa de extensión.

5.4 Determinación de la composición de Aragonita-Calcita del ejemplar

Debido a los procesos de re-mineralización que sufren los esqueletos de corales al estar expuestos a condiciones terrestres y aguas meteóricas, el cristal original de aragonita prístina sufre cambios hacia a un estado mineral secundario compuesto por calcita (Allison *et al.*, 2007). La colonia colectada no presentó signos visibles de diagénesis o re-mineralización, sin embargo, se necesitaron pruebas de laboratorio para conocer si hubo alteraciones en la estructura y los cristales de aragonita. Para determinar los cambios por diagénesis en la estructura del coral se llevó a cabo una prueba utilizando el protocolo modificado de tinción descrito por Feigl (1937) el cual permite identificar el tipo de mineral de carbonato basado en la tasa de disolución de la calcita y aragonita en el agua.

La tinción se realizó en el laboratorio de Microbiología Molecular (Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, ICMYL, UNAM). Se preparó una solución de 1 gr de Ag_2SO_4 incorporado a una mezcla de 7.2 gr de $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ y 100ml de agua Milli-Q. La solución se llevó a punto de ebullición y se dejó enfriar hasta llegar a temperatura ambiente, para luego ser filtrada. A la solución se agregaron gotas de NaOH diluido al 10% hasta que se formaron precipitados oscuros. La solución se volvió a filtrar, se colocó en una botella ámbar y se dejó reposar durante 2 horas. Se tomaron como controles positivo y negativo una laja de *Orbicella faveolata* actual (aragonita prístina; Fig. 5B) y otra laja de un fósil de la misma especie (calcita; Fig. 5C). Los controles fueron teñidos primero para corroborar la función de la tinción y proceder a teñir la laja estudiada (Fig. 5A). Posteriormente, la laja del coral se colocó en un recipiente, se sumergió en la solución y se dejó reposar por 10 minutos. El cambio de color de las lajas nos permitió observar la composición de aragonita-calcita de las tres muestras de coral (laja oscura = aragonita prístina, lajas claras = calcita; Fig. 5). Se incluye como Anexo 1 el protocolo detallado de la elaboración de la solución y el proceso del experimento.

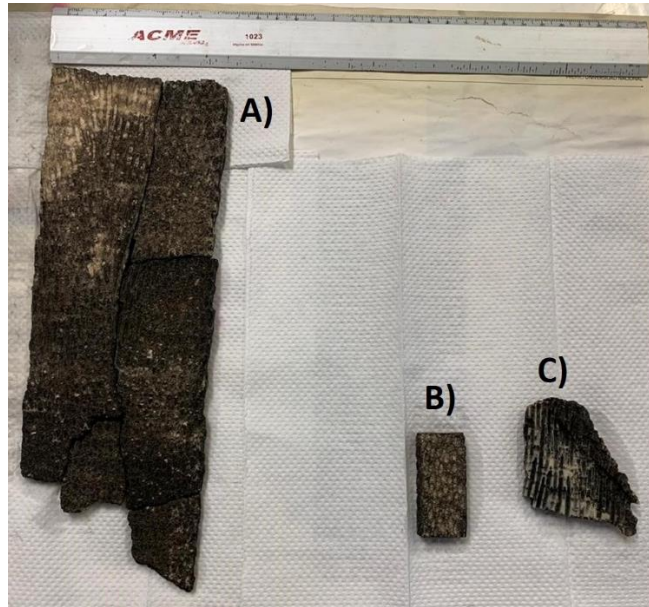


Figura 5. Lajas de coral después de la tinción de Feigl (1937). El color oscuro representa estructura de aragonita mientras que la coloración beige claro/blanca representa re-mineralización parcial o total a calcita. **A)** Laja de *Orbicella faveolata* del MIS-5e. **B)** Laja de *O. faveolata* actual conformada totalmente de aragonita. **C)** Laja de *O. faveolata* fósil (época desconocida) con coloración blanca la cual representa una re-mineralización completa a calcita.

5.5 Análisis estadísticos








Los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando los softwares RStudio y SigmaPlot, con un intervalo de confianza de 95% ($\alpha= 0.05$). Se realizaron análisis de Correlación de Pearson (R) y análisis de Regresión Lineal entre las tres características esclerocronológicas y las tres variables de los disepimentos, con el fin de identificar la estrategia de crecimiento que ha utilizado *O. faveolata* a lo largo de su historia de vida.

6. Resultados

6.1 Densitometría óptica

Para el análisis de densitometría óptica a partir de la imagen de RX se utilizaron 7 tracks de 10 cm de largo los cuales abarcan 12-13 bandas de crecimiento (Tabla 1). La densidad esquelética promedio fue de 0.90 ± 0.14 g CaCO₃ cm⁻³. El intervalo de densidad esquelética fue de 0.57 - 1.24 g CaCO₃ cm⁻³. Se observó variabilidad de la densidad de cada track, que puede estar relacionada con la variación natural de las bandas de crecimiento (Fig. 6A). También se observó una disminución en la densidad promedio a lo largo del coral (Fig. 6B; $y = 0.00910 x^{-2} - 0.1044 x + 1.111$; $R^2 = 0.41$; $P < 0.05$). El promedio de la tasa de extensión fue de 0.69 ± 0.04 cm año⁻¹, con variaciones en el intervalo de 0.59 - 0.77 cm año⁻¹. Debido a los bajos valores de densidad y extensión obtenidos, la tasa de calcificación también fue relativamente baja, con un promedio de 0.61 ± 0.11 g CaCO₃ cm⁻² año⁻¹ con un rango de 0.41 g CaCO₃ cm⁻² año⁻¹ - 0.88 g CaCO₃ cm⁻² año⁻¹.

Tabla 1. Promedios de densidad, extensión y calcificación por cada transecto (track) evaluado en la laja del coral con desviación estándar (\pm DS) e intervalo mínimo y máximo.

Track	Variable	Densidad (g CaCO ₃ cm ⁻³)	Rango	Extensión (cm año ⁻¹)	Intervalo	Calcificación (g CaCO ₃ cm ⁻³ año ⁻¹)	Rango
2		0.91 ± 0.19	0.62 – 1.24	0.69 ± 0.04	0.59 – 0.77	0.62 ± 0.14	0.43 – 0.85
3		0.83 ± 0.14	0.57 – 1.14	0.69 ± 0.04	0.59 – 0.77	0.57 ± 0.12	0.41 – 0.88
4		0.93 ± 0.12	0.76 – 1.19	0.69 ± 0.04	0.59 – 0.77	0.64 ± 0.10	0.45 – 0.80
5		0.96 ± 0.09	0.82 – 1.11	0.69 ± 0.04	0.59 – 0.77	0.66 ± 0.07	0.52 – 0.78
6		0.95 ± 0.11	0.79 – 1.12	0.69 ± 0.04	0.59 – 0.77	0.65 ± 0.09	0.53 – 0.79
7		0.80 ± 0.13	0.64 – 1.03	0.69 ± 0.04	0.59 – 0.77	0.54 ± 0.09	0.42 – 0.75
8		0.90 ± 0.08	0.76 – 1.01	0.69 ± 0.04	0.59 – 0.77	0.62 ± 0.07	0.50 – 0.69

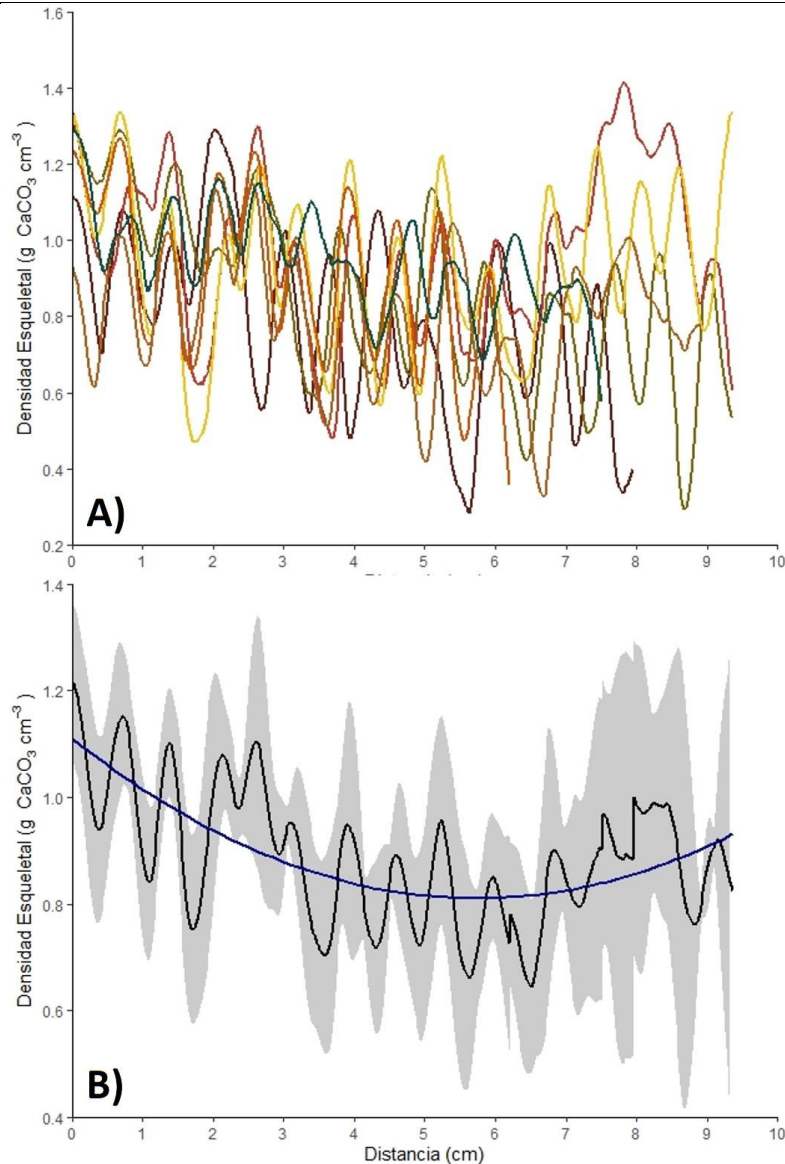


Figura 6. Fluctuación de la densidad esquelética en 7 tracks de 10 cm, desde la parte más reciente (distancia = 0 cm) hacia lo más antiguo del coral. **A)** Se representan los 7 tracks; los colores de los tracks de la Tabla 1 corresponden a los colores de cada track. **B)** Promedio (línea negra) con desviación estándar (sombreado gris) y línea de tendencia polinómica de segundo orden (línea azul; $y=0.00910x^2-0.1044x+1.111$; $R^2=0.41$; $P<0.05$).

Se encontró una correlación positiva significativa ($R^2 = 0.867$; $P < 0.05$) entre la densidad esquelética y la calcificación del coral (Fig. 7), lo cual evidencia la estrategia del coral para utilizar los recursos de la calcificación en un esqueleto más denso. Las correlaciones entre las demás variables esclerocronológicas no fueron significativas.

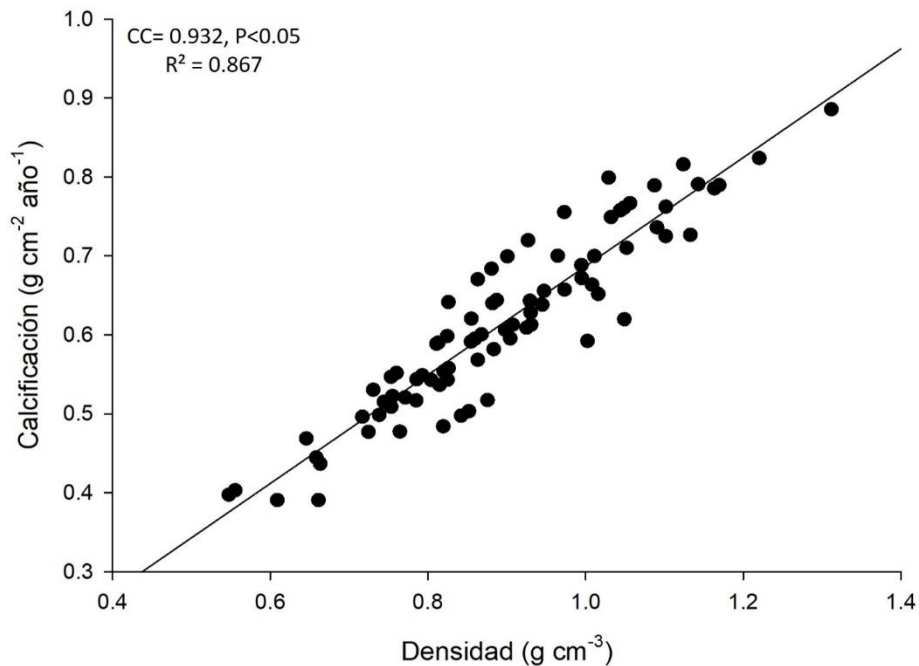


Figura 7. Correlación entre densidad esquelética y calcificación de *Orbicella faveolata* en el núcleo XXX del Pleistoceno Tardío (MIS-5e).

6.2 Disepimentos

El conteo de disepimentos exotecales fue hecho en 23 pares de bandas de crecimiento y los resultados evidenciaron una tendencia de aumento en el número de disepimentos hacia la parte más reciente del coral (primeras bandas de densidad de la parte apical, Fig. 8A). Se obtuvo un promedio de 11.1 ± 1.1 disepimentos exotecales depositados por año, con un rango de entre 8.16 y 12.9.

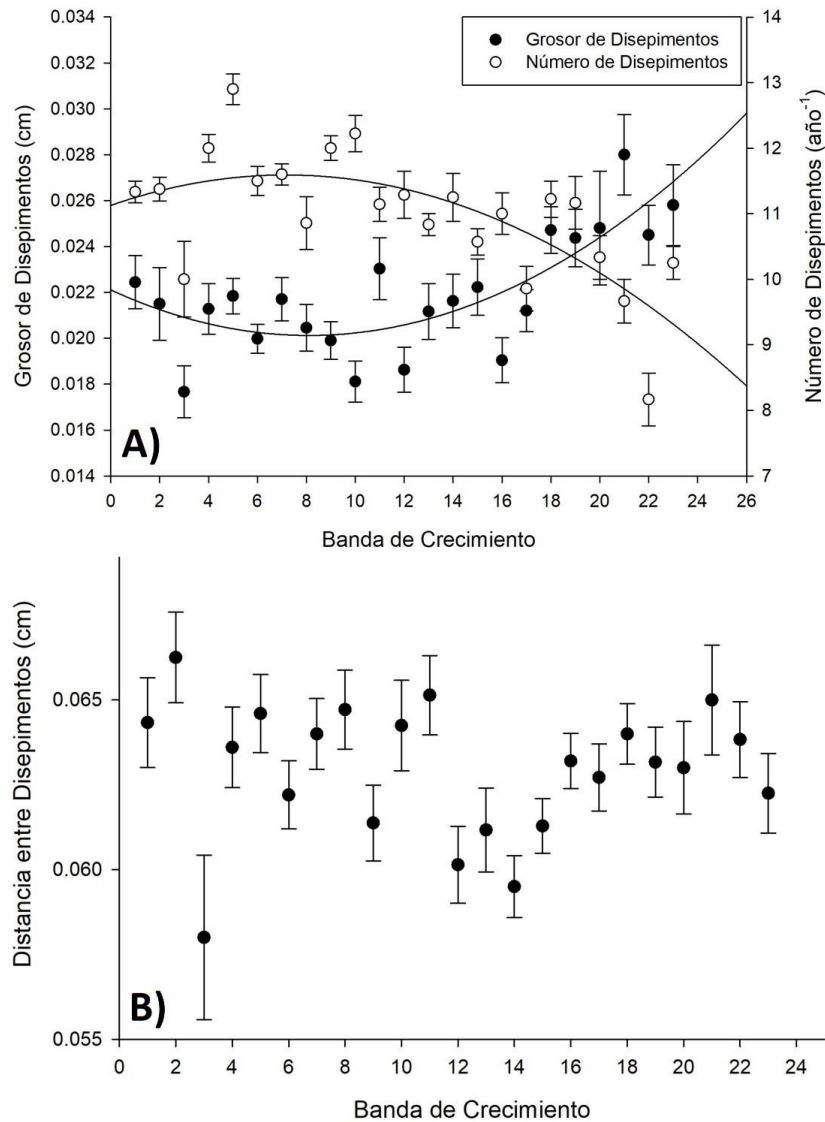


Figura 8. Número, grosor y distancia de disepimentos (\pm desviación estándar) de *Orbicella faveolata* del Pleistoceno Tardío. **A)** Grosor y número de disepimentos exotecales por año; ambas variables tienen una tendencia cuadrática significativa ($R^2= 0.61$, $P= 0.0004$ y $R^2= 0.50$, $P= 0.0036$ respectivamente). **B)** Distancia entre disepimentos exotecales, la cual no presenta una tendencia significativa a lo largo de la laja.

En cuanto al grosor de los disepimientos exotecales, se observó una disminución hacia las bandas más recientes del coral, la cual contrasta con la curva de tendencia del número de disepimientos exotecales (Fig. 8A), y se registró un promedio de 0.021 ± 0.007 cm. Por otro lado, no se observó ninguna tendencia marcada en la distancia entre disepimientos (Fig. 8B), donde el promedio fue de 0.063 ± 0.007 cm entre disepimientos exotecales.

Los datos obtenidos en este estudio se ajustaron al modelo de la relación entre la tasa de extensión y el número de disepimientos propuesto para corales actuales, donde también se obtuvo una correlación positiva significativa (Fig. 9A; $P < 0.005$; $R^2 = 0.93$) entre las mismas variables. Basado en el modelo propuesto por Gutiérrez-Estrada (2017), se obtuvo que la profundidad estimada a la cual se pudo haber desarrollado el coral fue < 15 m, y según el ajuste de los datos al modelo, probablemente en el rango de los 12 m (Fig. 9B).

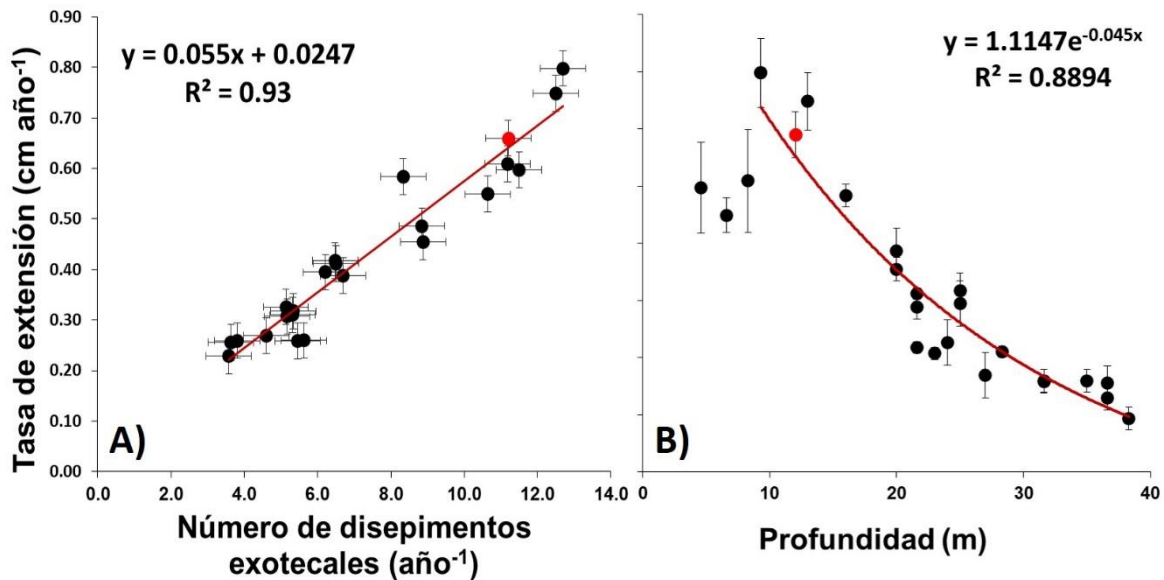


Figura 9. **A)** Correlación significativa entre el número de disepimientos exotecales y la tasa de extensión esquelética de *Orbicella faveolata* en la actualidad con el promedio de los datos obtenidos del coral del Pleistoceno Tardío (MIS-5e) incluido en la correlación (punto rojo). **B)** Modelo de la tasa de extensión de *O. faveolata* en la actualidad en un gradiente de profundidad, con el promedio de la tasa de extensión obtenido en este estudio (MIS-5e) incluido y con ajuste a la línea de tendencia (punto rojo) (Ver texto para más detalles).

7. Discusión

En el presente trabajo se reportan las características esclerocronológicas y, por primera vez, la formación de diseipimentos exotecales (número, grosor y distancia) en un ejemplar de *Orbicella faveolata* que se desarrolló durante el Pleistoceno Tardío (MIS-5e; hace ~125 mil años) en el Caribe Mexicano. Los resultados en este estudio evidencian la respuesta de *O. faveolata* ante cambios en las condiciones ambientales y como aprovechan la energía para modular sus características esqueléticas (ej., calcificación) en eras geológicas pasadas. Esto en función de aclimatarse a las fluctuaciones climáticas en las que se desarrolla, y en consecuencia, su persistencia a grandes escalas de tiempo (Mioceno Tardío, Plioceno, Pleistoceno y Holoceno).

7.1 Procesos diagenéticos en corales

La diagénesis o re-mineralización de los cristales de aragonita a calcita en un esqueleto de coral ocurre cuando éste es expuesto a un ambiente terrestre y agua de lluvia (meteórica) (Tucker y Wright, 2009; Brachert et al., 2016). Un grado avanzado de diagénesis puede resultar en mediciones erróneas de densidad y calcificación (Brachert et al., 2016; Hendy et al., 2007). La identificación de estos cambios puede efectuarse mediante diferentes métodos como tinciones generales del esqueleto coralino, sin embargo, pruebas más especializadas como la difracción de rayos-X (XDR) o microscopía de barrido (SEM) muestran con mayor certeza la composición del material calcáreo (Hendy et al., 2007; McGregor y Gagan, 2003). Los resultados obtenidos en este estudio mostraron un estadio temprano de re-mineralización sin representar un cambio evidente en la estructura o un grado avanzado de diagénesis, lo que sugiere la viabilidad del coral para el análisis de densitometría óptica (Brachert et al., 2016; Hendy et al., 2007). Estos resultados son congruentes con lo reportado por Booker et al. (2020) y Brachert et al. (2016, 2020) quienes reportaron diferentes grados de diagénesis, pero con un alto porcentaje de aragonita prístina lo cual les permitió realizar los análisis de densitometría y fechado precisos. En el presente estudio no fue posible llevar a cabo los análisis de cristalográficos y de fechado debido a dificultades logísticas, sin embargo, se tomó en cuenta los resultados de la tinción y los resultados de densitometría como base para la propuesta de la edad del coral estudiado.

El inicio de un estadio temprano de re-mineralización del coral de este estudio pudiese estar relacionado con la ubicación y la zona arrecifal en la que se encontró el ejemplar. Las estructuras arrecifales pertenecientes a épocas pasadas como el Pleistoceno pudieron estar sometidas a distintos grados o procesos de diagénesis, como lo explica Booker et al. (2020, Fig. 10), donde separan diferentes capas desde hace >500 mil años (Unit A), MIS-9 (Unit B), MIS-5e (Unit D) hasta el MIS-5a (Unit F, ~80 mil años). Con base en este esquema de capas podemos estimar que la zona arrecifal donde fue encontrado el coral de este estudio y el grado mínimo de re-mineralización coincide con los resultados de los corales estudiados en la Unit D que pertenecen al MIS-5e y presentan una diagénesis muy poco evidente (Booker et al. 2020). Dada la capa arrecifal donde se encontró el ejemplar, y en conjunto con la evidencia publicada de los cambios en el nivel del mar en los últimos cientos de miles de años, se podría postular que el coral analizado se desarrolló probablemente durante el Pleistoceno Tardío, específicamente durante el MIS-5e hace aproximadamente 125 mil años, no obstante, un análisis de fechado radioisotópico puede dar datos más precisos sobre la edad y la composición mineralógica del coral estudiado.

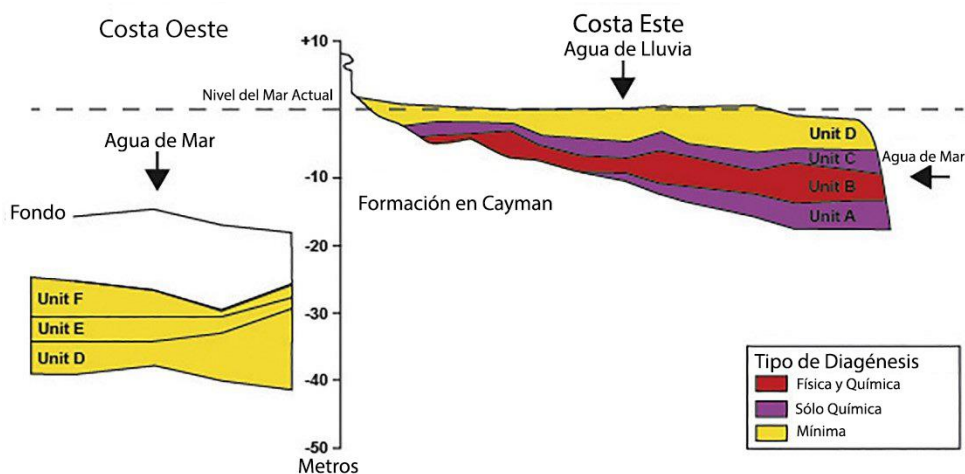


Figura 10. Representación de un corte transversal de la costa de las Islas Caimán. Las unidades identificadas pertenecen al Pleistoceno Tardío del MIS-5a al MIS-9 y los colores representan el tipo de diagénesis a la que estuvieron sometidas. Modificado de Booker et al. (2020).

Este postulado puede corroborarse por los cambios ocurridos en el nivel del mar durante el Pleistoceno Tardío del MIS-1 y hasta el Holoceno (época actual), cuando las altas temperaturas causaron el derretimiento de los casquetes polares y un consecuente aumento del nivel del mar durante el MIS-5e. Posteriormente, se presentó un periodo glacial (que duró ~100 mil años) que causó un descenso lento pero constante del nivel del mar, y al llegar a un

mínimo de temperatura estable, causó la congelación de los casquetes polares hace ~18 mil años (Último Glacial Máximo, LGM, por sus siglas en inglés; Railsback et al., 2015; Gischler et al., 2019; Booker et al., 2020). El descenso en el nivel del mar causado por este periodo glacial llegó hasta ~120 m por debajo del nivel actual (Fig. 11A), con diferencias regionales y corresponde al MIS-2 (Lambeck et al., 2002; Murray-Wallace y Woodroffe, 2014; Zong, 2015). Al descender el nivel del mar el coral pudo haber quedado expuesto durante algunos miles de años a un ambiente terrestre, dominado principalmente por plantas, hasta que el nivel del mar volvió a subir abruptamente después del MIS-1 (hace 11,600 años) hasta el actual Holoceno.

La zona arrecifal que se desarrolló durante el MIS-5 fue colonizada por plantas y una posible evidencia de esto es la presencia de dos partes distinta al esqueleto coralino, posiblemente pertenecientes a una raíz incrustada en el núcleo del coral. La primera se encontró en la parte baja del núcleo, cercana a la zona donde coinciden el esqueleto y el sustrato; mientras que la segunda, atraviesa el coral de la parte media/baja hasta la parte superior del núcleo (Fig. 11B). Estudios previos han registrado incrustaciones de plantas terrestres en estratos fosilizados de arrecifes coralinos del MIS-5b/5a (~90-75 mil años), en los cayos de Belice, y en eolianitas de la Península de Yucatán (Ward, 1975; Macintyre & Toscano, 2004). Si bien las muestras de estos estudios plantean indicios de la presencia de plantas terrestres, también presentan una alta re-mineralización de la aragonita, y se consideran como rizolitos. En este estudio, se sugiere que las estructuras incrustadas en el coral podrían corresponder a rizolitos, debido a que coincide con las condiciones de exposición a ambientes terrestres debido a cambios en el nivel del mar durante el Pleistoceno Tardío, descritas en estudios previos (Ward, 1975; Macintyre & Toscano, 2004). No obstante, son necesarios análisis de cristalografía que confirmen qué tipo de cristal se encuentra y el material del que está compuesto y si pertenece, en efecto a una raíz.

La evidencia de la raíz incrustada en el núcleo de coral y el grado mínimo de diagénesis encontrado en el coral son indicios que pudieran apoyar el planteamiento de que el coral se desarrolló durante el último periodo inter glacial (MIS-5e), previo al descenso del nivel del mar que lo dejó expuesto al ambiente terrestre. Sin embargo, se sugieren análisis biogeoquímicos y radiométricos que corroboren la edad, la composición del esqueleto y su

proporción de aragonita/calcita, así como análisis biogeoquímicos para identificar con precisión la composición de la raíz incrustada y hacer aproximaciones certeras del ambiente terrestre al que estuvo expuesto el coral.

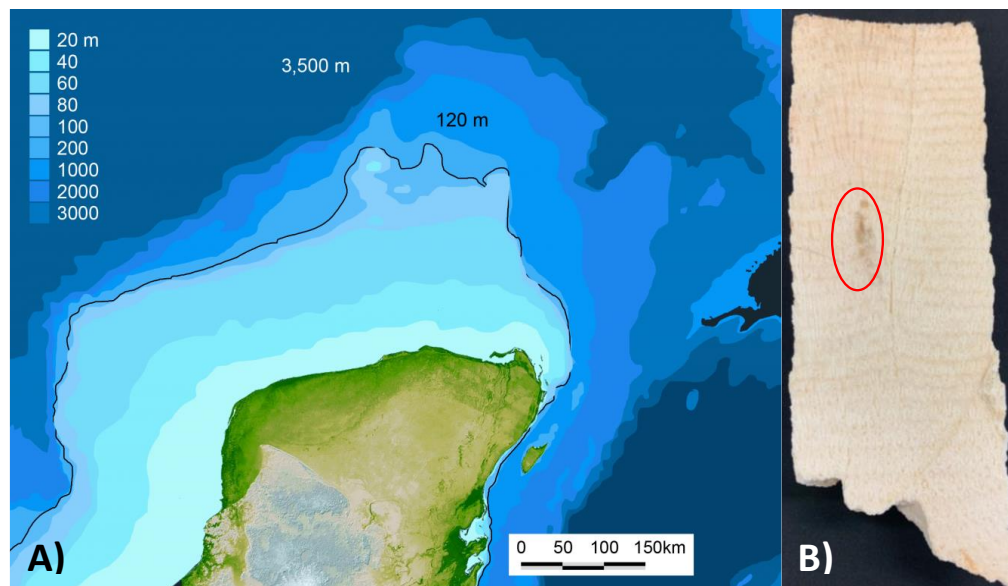


Figura 11. A) Batimetría de la península de Yucatán, la isobata de 120 m representa el nivel del mar durante el MIS-2 que corresponde al Último Glacial Máximo, LGM (tomado de Monroy-Ríos, 2016; <https://sites.northwestern.edu/monroyrios/2016/05/20/espeleogenesis/>). B) Parte del núcleo PMA-5e-1 donde el círculo rojo muestra la raíz incrustada durante la exposición al ambiente terrestre.

7.2 Densitometría óptica y disepimentos

Las condiciones ópticas del agua son un factor sumamente importante para el desarrollo del coral y el proceso de calcificación. Para corales modernos del género *Orbicella* se reporta que la profundidad idónea para el proceso de calcificación de manera óptima es ~9 m en condiciones de aguas con valores de K_d bajos, donde se forman de 12-13 disepimentos por cada par de banda de crecimiento, mientras que al aumentar la profundidad el número de disepimentos disminuye (Bosscher y Schlager, 1992; Gutiérrez-Estrada, 2017). Por ello, se considera que el número de disepimentos puede ser utilizado como un potencial indicador de la profundidad en donde se desarrolló el coral. Los registros estiman que para durante el MIS-5e, en la península de Yucatán el nivel del mar fue ~6 m por encima del nivel actual (Szabo et al., 1978; Blanchon et al., 2009). Lo cual nos da un indicio de que, dada la profundidad en la que se colectó el núcleo de coral que fue a 6 m de profundidad, este ejemplar de *O. faveolata* se pudo haber desarrollado a una profundidad menor a los 15 m durante el

Pleistoceno Tardío, lo cual puede ser observado al superponer los datos de la extensión esquelética obtenida y el número de diseptos con las mismas variables registradas en la actualidad (Fig. 9).

En el caso de corales plocoides como *O. faveolata*, los diseptos exotocales contribuyen a la formación de bandas de densidad y al registro de las condiciones ambientales como la luz y los ciclos lunares (Dávalos-Dehullu et al., 2008; Winter y Sammarco, 2010; Martínez-Rugiero, 2019). Basado en esto y los resultados del presente estudio, se puede inferir que las condiciones de luz en las que se desarrolló este coral fueron semejantes a las que existen actualmente. No obstante, estas condiciones lumínicas pudieron tener variaciones a lo largo de los años de desarrollo del coral, debido a perturbaciones por escurrimientos, anomalías térmicas o surgencias, que pudieron propiciar un aumento significativo en el número de diseptos de la parte más antigua hacia la parte más reciente del coral (Fig. 8A). Además, se observa una ligera disminución en la densidad esquelética promedio del coral de la parte más antigua a la más reciente del coral, esto se observa al poner los 7 tracks medidos en conjunto (Fig. 6)

Se ha reportado la importancia de la intensidad lumínica en la tasa de crecimiento en diferentes gradientes de profundidad (i.e. intensidad lumínica y/o coeficiente de atenuación [Kd]) en corales modernos y los efectos en el crecimiento y calcificación en diferentes estadios juveniles de los corales (0.5, 1 y 2 años; Roth et al., 1982; Kuanui et al., 2020). Si bien aún no existe información sobre las características de los diseptos exotocales de *O. faveolata* durante el MIS-5e que nos permita hacer comparaciones específicas, una base paleo-geológica para confirmar estas estimaciones son los resultados de extensión esquelética, debido a que existe una relación del número de diseptos con la tasa de extensión anual (Gutiérrez-Estrada, 2017).

La tasa de extensión de esquelética reportada en este estudio (0.69 ± 0.04 cm año⁻¹) es aproximadamente 20-30% menor al promedio reportado en corales actuales a ~9 m (~0.9 cm año⁻¹). A partir de este dato se estimó la profundidad utilizando el modelo en un gradiente de profundidad en corales actuales, propuesto por Gutiérrez-Estrada (2017); en este modelo, la tasa de extensión promedio (determinada por los diseptos exotocales) fue cercana a la que se esperaría en una profundidad menor a los 15 m (Fig. 9B). Si bien este estimado

corresponde a las condiciones lumínicas a las cuales el coral estaría expuesto a dicha profundidad con base en su tasa de extensión en aguas con K_d muy bajo. Lo anteriormente planteado también nos brinda información de que el número de disejimientos puede ser utilizado como indicador de la tasa de crecimiento y estimador de la profundidad en la que habitaron algunos corales fósiles (Fig. 9A).

En este estudio se observa que el coral durante el Pleistoceno Tardío tuvo patrones anuales de crecimiento similares a los que presentan los corales actuales. Asimismo, características esclerocronológicas como la tasa de extensión esquelética coincide con la extensión reportada para corales modernos a profundidades entre 12-15 m (Gutiérrez-Estrada 2017). Los resultados también concuerdan con los reportados para *Orbicella faveolata* durante el MIS-5e, en cuanto a la baja tasa de extensión ($0.5-0.6 \text{ cm año}^{-1}$) a un rango de profundidad (12-15 m) en los cayos de Florida y Quintana Roo; inclusive, las fluctuaciones de estas variables durante el desarrollo de este coral se asemejan a las variaciones reportadas en Florida, atribuidas principalmente a anomalías ENSO (El Niño Southern Oscillation por sus siglas en inglés; Gischler et al., 2009; Muñoz-Arroyo 2018). Por otro lado, Brachert et al. (2016) reportaron tasas de extensión de 0.4 cm año^{-1} para corales *Orbicella* durante las épocas del Plio-Pleistoceno (3.2–1.2 Ma), mostrando que para esta época el nivel del mar pudo alcanzar hasta 35 m por encima del nivel actual y una temperatura de hasta 4 °C por arriba el promedio actual.

Tabla 2. Comparación de las características esclerocronológicas de distintos autores y épocas geológicas.

Autor	Época	Especie	Extensión (cm año^{-1})	Densidad (g cm^{-3})	Calcificación ($\text{g cm}^2 \text{ año}^{-1}$)
Presente estudio	MIS-5e	<i>O. fav</i>	0.69	0.9	0.61
Gutiérrez-Estrada, 2017	Actual	<i>O. fav</i>	-	1.2	-
Martínez-Ruggerio, 2019	Actual	<i>O. fav</i>	0.83	1.62	1.34
Rico-Esenaro, 2021	Actual	<i>O. fav</i>	0.89	0.76	0.67
Muñoz-Arroyo, 2018	MIS-5e	<i>O. fav</i>	0.6	1.2	0.5-1.2
Gischler et al., 2009	MIS-5e	<i>O. fav</i> <i>O. ann</i>	0.52	-	-
Brachert et al., 2016	Plio-Pleistoceno	<i>Solenastrea</i> <i>Orbicella</i>	0.44	0.96	0.38
del Valle, 2012	MIS-5e	<i>O. nancyi</i>	0.9	-	-

7.3 Características esclerocronológicas y la temperatura del mar

Se han reportado patrones en la microestructura de esqueleto de *Orbicella* en donde el grosor de los diseamientos y la densidad esquelética están influenciadas por la temperatura del mar (Carricart-Ganivet, 2004). Por consiguiente, se estima que la densidad esquelética y el grosor de los diseamientos muestren tendencias similares a las esperadas en escenarios de Cambio Climático con aumento de la temperatura que causa una disminución de la calcificación (Carricart-Ganivet et al., 2012; Okazaki et al., 2017). Las bandas de diferente densidad a lo largo del esqueleto coralino están determinadas por el grosor de los diseamientos exotecales (Dávalos-Dehullu et al., 2008). En este estudio la tendencia del grosor de los diseamientos coincide con la del promedio de densidad a lo largo del desarrollo del coral (Fig. 6B), mientras que el número y el grosor de los diseamientos tienen una tendencia inversa (Fig. 8A).

La tendencia en la disminución del grosor de los diseamientos y la densidad esquelética pudieron estar afectadas por una temperatura sub-óptima para su desarrollo, coincidiendo con lo sugerido en diversos estudios que proponen que durante el MIS-5e la temperatura promedio del mar superficial era de ~ 2 °C mayor a la temperatura reportada actualmente (época pre-industrial; Emiliani, 1955; Shackleton, 1969; Schmidt et al., 2006; Rohling et al., 2008; Hansen et al., 2015). La densidad de 0.90 ± 0.14 g cm⁻³ obtenida en este estudio es $\sim 50\%$ menor en comparación con la registrada en corales modernos de ~ 1.8 g cm⁻³, lo que sugiere que la temperatura a la que se desarrolló el coral fue mayor a la óptima, en la que los corales utilizan mejor los recursos de calcificación (27 - 28 °C, Carricart-Ganivet, 2004). También coincide con las altas temperaturas del mar superficial descritas para el MIS-5e (Hansen et al., 2015; Railsback et al., 2015). En consecuencia, se observa un efecto negativo en la tasa de calcificación, debido a que *O. faveolata* usa los recursos de calcificación para invertirlos en la densidad esquelética (Carricart-Ganivet, 2004; Carricart-Ganivet et al., 2012).

En cuanto a la distancia entre los diseamientos, no se encontró una tendencia evidente ni significativa a lo largo del crecimiento del coral. Diversos autores (Dávalos-Dehullu et al. (2008), Gutiérrez-Estrada (2017) y Martínez-Rugiero (2019) reportan que en corales del género *Orbicella* la distancia entre los diseamientos exotecales se mantiene constante sin importar su tasa de calcificación o la densidad esquelética. Por ello, la evidencia en este

estudio sugiere que los patrones de formación de diseptos en *O. faveolata* se han mantenido desde el Pleistoceno Tardío hasta la actualidad.

Debido a que en *O. faveolata* la tasa de calcificación está directamente influenciada por los cambios en la densidad esquelética, la tasa de calcificación de $0.61 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ reportada en este estudio es 20-25% menor que la registrada actualmente. Tomando en cuenta los registros de que durante el MIS-5e la temperatura media del mar era $\sim 2 \text{ }^\circ\text{C}$ por encima de la actual, los resultados coinciden con lo propuesto por Carricart-Ganivet et al. (2012) que por cada $1 \text{ }^\circ\text{C}$ que aumenta la temperatura, la calcificación disminuye $\sim 12\%$, lo que sugiere que este coral se desarrolló a una temperatura promedio por arriba de los $30 \text{ }^\circ\text{C}$, lo cual aún está dentro de rango tolerable de los corales pero fuera del rango óptimo ($28\text{-}29 \text{ }^\circ\text{C}$) para que se dé la máxima tasa de calcificación (Carricart-Ganivet, 2007; Wórum et al., 2007; Carricart-Ganivet et al., 2012). Esto también concuerda con lo propuesto por Schmidt et al. (2006) quienes reportaron un promedio de temperatura superficial del mar de $30 \text{ }^\circ\text{C}$ para el MIS-5e, la cual fue fluctuando hasta un promedio de $\sim 27\text{-}28 \text{ }^\circ\text{C}$ en el Holoceno, es decir, época actual. Sin embargo, este resultado de calcificación es contrario a lo reportado por Muñoz-Arroyo (2018) quien reportó una calcificación de $0.83 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ durante el MIS-5e sin encontrar diferencias significativas con la tasa reportada en la actualidad. Se sugiere que la principal causa de estas diferencias fue la localización de los corales cuando se desarrollaron (ej., localidad y profundidad).

Los cambios temporales en la tasa de calcificación de los corales pueden ser inducidos por el incremento anual en la temperatura del mar (Carricart-Ganivet et al., 2012; Okazaki et al., 2017), sin embargo, se necesitan más estudios sobre otros factores involucrados en la calcificación para poder entender mejor su control sobre los corales. Los estudios en épocas pasadas sugieren cómo puede ser la respuesta de los corales ante las condiciones desfavorables que se pueden presentar en escenarios de Cambio Climático en la actualidad. Si bien el aumento de la temperatura es el mayor estresor para los corales, se ha demostrado que pueden ser resilientes y pueden recuperarse, siempre y cuando los umbrales de tolerancia no sean rebasados (Parker et al., 2020).

8. Conclusiones

Este estudio aporta información de condiciones ambientales pasadas basado en la descripción características esclerocronológicas del coral *Orbicella* formador de arrecifes coralinos:

- Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que la irradiancia lumínica pudo ser menor y la temperatura del mar pudo haber sido mayor durante el MIS-5e que lo registrado en la actualidad, lo cual se propone a partir del menor número y mayor grosor de los disepimentos y las variaciones en las características esclerocronológicas del coral comparado con lo reportado en corales actuales, que, a su vez, coincide con otros estudios para la época y la especie.
- La variación de las características esclerocronológicas sugieren que pudo haber una mejoría en las condiciones lumínicas a lo largo del desarrollo del coral, lo cual puede estar relacionado con un aumento en el número de disepimentos exotecales al año.
- Las altas temperaturas durante el MIS-5e pueden estar relacionadas con el bajo grosor de los disepimentos exotecales, lo cual, a su vez, pudiera implicar una disminución en la densidad esquelética y en la tasa de calcificación anual.
- A pesar de que las condiciones ambientales durante el MIS-5e y en la actualidad son diferentes, los resultados obtenidos de núcleo PMA-5e-1 pueden sugerir que la formación de disepimentos y las características esclerocronológicas ante las fluctuaciones de intensidad lumínica y temperatura sería similar a sus homólogos actuales, esto puede ser de utilidad para conocer el rumbo de esta especie formadora de arrecifes ante escenarios de cambio climático y aumento en el nivel del mar en un futuro cercano.

Los resultados de este estudio nos abren puertas para investigar más a fondo el papel de las microestructuras y la calcificación en los esqueletos coralinos y la respuesta ante los cambios ambientales en épocas geológicas pasadas. Aún falta información sobre el desarrollo de los corales formadores de arrecifes durante el Pleistoceno tardío, no obstante, es ampliamente recomendable realizar análisis geoquímicos que nos permitan conocer con exactitud la

composición de los esqueletos, así como su edad y algunos elementos traza que pueden ser usados como proxies paleo-ambientales.

9. Referencias

- Allemand, D., Ferrier-Pagès, C., Furla, P., Houlbrèque, F., Puverel, S., Reynaud, S., Tambutté, É., Tambutté, S., & Zoccola, D. (2004). Biomineralisation in reef-building corals: From molecular mechanisms to environmental control. *Comptes Rendus - Palevol*, 3(6-7 SPEC.ISS.), 453–467. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2004.07.011>
- Allemand, D., Tambutté, É., Zoccola, D., & Tambutté, S. (2011). Coral Calcification, Cells to Reefs. In Z. Dubinsky & N. Stambler (Eds.), *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition* (pp. 1–552). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4>
- Alvarez-Filip, L., Carricart-Ganivet, J. P., Horta-Puga, G., & Iglesias-Prieto, R. (2013). Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific Reports*, 3, 1–5. <https://doi.org/10.1038/srep03486>
- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Watkinson, A. R., & Co, I. M. (2009). *Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity*. June, 3019–3025. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0339>
- Blanchon, P. (2010). Reef demise and back-stepping during the last interglacial, northeast Yucatan. *Coral Reefs*, 29(2), 481–498. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0599-0>
- Blanchon, P., Eisenhauer, A., Fietzke, J., & Liebtrau, V. (2009). Rapid sea-level rise and reef back-stepping at the close of the last interglacial highstand. *Nature*, 458(7240), 881–884. <https://doi.org/10.1038/nature07933>
- Blanchon, P., & Shaw, J. (1995). Reef drowning during the last deglaciation: evidence for catastrophic sea-level rise and ice-sheet collapse. *Geology*, 23(1), 4–8. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1995\)023<0004:RDDTLD>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1995)023<0004:RDDTLD>2.3.CO;2)
- Blanchon, Paul, Granados-Corea, M., Abbey, E., Braga, J. C., Braithwaite, C., Kennedy, D. M., Spencer, T., Webster, J. M., & Woodroffe, C. D. (2014). Postglacial fringing-reef to barrier-reef conversion on tahiti links darwin's reef types. *Scientific Reports*, 4(May). <https://doi.org/10.1038/srep04997>
- Booker, S., Jones, B., & Li, L. (2020). Diagenesis in Pleistocene (80 to 500 ka) corals from the Ironshore Formation: Implications for paleoclimate reconstruction. *Sedimentary*

- Geology*, 399, 105615. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2020.105615>
- Bosscher, H., & Schlager, W. (1992). Computer simulation of reef growth. *Sedimentology*, 39, 503–512.
- Bove, C. (2020). *Regional and species level responses of scleractinian corals under global change within the Caribbean sea*. University of North Carolina.
- Brachert, T. C., Corrège, T., Reuter, M., Wrozyna, C., Londeix, L., Spreter, P., & Perrin, C. (2020). An assessment of reef coral calcification over the late Cenozoic. *Earth-Science Reviews*, 204(October 2019), 103154. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103154>
- Brachert, T. C., Reuter, M., Kruger, S., & Klaus, J. S. (2016). *Low Florida Coral Calcification Rates in the Plio- Pleistocene*. 15, 4513–4532.
- Buddemeier, R. W., Maragos, J. E., & Knutson, D. W. (1974). Radiographic studies of reef coral exoskeletons: Rates and patterns of coral growth. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 14(2), 179–199. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(74\)90024-0](https://doi.org/10.1016/0022-0981(74)90024-0)
- Carricart-Ganivet, J. P. (2004). Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 302(2), 249–260. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.10.015>
- Carricart-Ganivet, J. P. (2007). Annual density banding in massive coral skeletons: Result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity? *Marine Biology*, 153(1), 1–5. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0780-3>
- Carricart-Ganivet, J. P. (2011). Coral skeletal extension rate: An environmental signal or a subject to inaccuracies? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 405(1–2), 73–79. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.05.020>
- Carricart-Ganivet, J. P., & Barnes, D. J. (2007). Densitometry from digitized images of X-radiographs: Methodology for measurement of coral skeletal density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 344(1), 67–72. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.12.018>
- Carricart-Ganivet, J. P., Beltrán-Torres, A. U., Merino, M., & Ruiz-Zárate, M. A. (2000).

- Skeletal extension, density and calcification rate of the reef building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) in the Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science*, 66(1), 215–224.
- Carricart-Ganivet, J. P., Cabanillas-Terán, N., Cruz-Ortega, I. A., & Blanchon, P. (2012). Sensitivity of calcification to thermal stress varies among genera of massive reef-building corals. *PLoS ONE*, 7(3), 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032859>
- Carricart-Ganivet, J. P., HORTA-PUGA, G., RUIZ-ZARATE, M., & RUIZ-ZARATE, E. (1994). Tasas retrospectivas de crecimiento del coral hermatípico *Montastrea annularis* (Scleractinia: Faviidae) en arrecifes al sur del Golfo de México. *Revista de Biología Tropical*, 42(3), 515–521. <https://doi.org/10.15517/rbt.v42i3.23253>
- Carricart-Ganivet, J. P., & Merino, M. (2001). Growth responses of the reef-building coral *Montastraea annularis* along a gradient of continental influence in the southern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 68(1), 133–146.
- Carriquiry, J. D., Risk, M. J., & Schwarcz, H. P. (1994). Stable isotope geochemistry of corals from Costa Rica as proxy indicator of the EL Niño/southern Oscillation (ENSO). *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 58(1), 335–351. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(94\)90468-5](https://doi.org/10.1016/0016-7037(94)90468-5)
- Courtney, T. A., Kindeberg, T., & Andersson, A. J. (2020). Coral calcification responses to the North Atlantic Oscillation and coral bleaching in Bermuda. *PLoS ONE*, 15(11 November), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0241854>
- Cruz-Ortega, I. A. (2013). *Tasa de calcificación de los corales del género Montastrea y Porites astreoides en función de la temperatura superficial del océano y el estado de saturación de la aragonita en el Caribe Mexicano*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Dansgaard, W., & Tauber, H. (1969). Glacier oxygen-18 content and pleistocene ocean temperatures. *Science*, 166(3904), 499–502. <https://doi.org/10.1126/science.166.3904.499>
- Dávalos-Dehullu, E., Hernández-Arana, H., & Carricart-Ganivet, J. P. (2008). On the causes

- of density banding in skeletons of corals of the genus *Montastraea*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 365(2), 142–147. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.08.008>
- Del Valle, T. M. (2012). *Comparative Growth Rates of the Extinct Coral Montastraea nancyi : A Dominant Framework Builder in the Pleistocene (MIS 5e) Reefs of Curaçao , Netherland Antilles*. University of Cincinnati.
- Dodge, R. E., Szmant, a. M., Garcia, R., Swart, P. K., Forester, a., & Leder, J. J. (1992). Skeletal Structural Basis of Density Banding in the Reef coral *Montastrea annularis*. *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam, 1*(January), 186–195.
- Dullo, W. C. (2005). Coral growth and reef growth: A brief review. *Facies*, 51(1–4), 33–48. <https://doi.org/10.1007/s10347-005-0060-y>
- Emiliani, C. (1955). Pleistocene Temperatures. *The Journal of Geology*, 63(6), 538–578.
- Emiliani, C. (1961). Cenozoic Climatic Changes As Indicated By the Stratigraphy and Chronology of Deep-Sea Cores of Globigerina-Ooze Facies. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 95(1), 521–536. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1961.tb50057.x>
- Feigl, F. (1937). *Qualitative Analysis by Spot Tests: Inorganic and Organic Applications*. Nordemann publishing Company, Incorporated.
- Gattuso, J. P., Allemand, D., & Frankignoulle, M. (1999). Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: A review on interactions and control by carbonate chemistry. *American Zoologist*, 39(1), 160–183. <https://doi.org/10.1093/icb/39.1.160>
- Gischler, E., Hudson, J. H., & Storz, D. (2009). Growth of pleistocene massive corals in south Florida: Low skeletal extension-rates and possible ENSO, decadal, and multi-decadal cyclicities. *Coral Reefs*, 28(4), 823–830. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0537-1>
- Gischler, Eberhard, Hudson, J. H., Humblet, M., Braga, J. C., Schmitt, D., Isaack, A.,

- Eisenhauer, A., & Camoin, G. F. (2019). Holocene and Pleistocene fringing reef growth and the role of accommodation space and exposure to waves and currents (Bora Bora, Society Islands, French Polynesia). *Sedimentology*, 66(1), 305–328. <https://doi.org/10.1111/sed.12533>
- Glynn, P. W., Feingold, J. S., Baker, A., Banks, S., Baums, I. B., Cole, J., Colgan, M. W., Fong, P., Glynn, P. J., Keith, I., Manzello, D., Riegl, B., Ruttenberg, B. I., Smith, T. B., & Vera-Zambrano, M. (2018). State of corals and coral reefs of the Galápagos Islands (Ecuador): Past, present and future. *Marine Pollution Bulletin*, 133(March), 717–733. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.06.002>
- Gutiérrez-Estrada, G. (2017). *Relación entre las características de crecimiento y los disepimentos en Orbicella faveolata creciendo en un gradiente lumínico*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hansen, J., Sato, M., Hearty, P., Ruedy, R., Kelley, M., Masson-Delmotte, V., Russell, G., Tselioudis, G., Cao, J., Rignot, E., Velicogna, I., Kandiano, E., von Schuckmann, K., Kharecha, P., Legrande, A. N., Bauer, M., & Lo, K.-W. (2015). Ice melt, sea level rise and superstorms: evidence from paleoclimate data, climate modeling, and modern observations that 2 °C global warming is highly dangerous. *Atmospheric Chemistry and Physics Discussions*, 15(14), 20059–20179. <https://doi.org/10.5194/acpd-15-20059-2015>
- Helmle, K. P., & Dodge, R. E. (2011). Sclerochronology. In D. Hopley (Ed.), *Encyclopedia of Modern Coral Reefs: Structure, Form and Process* (pp. 958–966). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2639-2_22
- Hendy, E. J., Gagan, M. K., Lough, J. M., McCulloch, M., & deMenocal, P. B. (2007). Impact of skeletal dissolution and secondary aragonite on trace element and isotopic climate proxies in Porites corals. *Paleoceanography*, 22(4). <https://doi.org/10.1029/2007PA001462>
- Jones, O. A., & Endean, R. (1973). *Biology and Geology of Coral Reefs* (O. A. Jones & R. Endean (eds.)). New York: Harcour Brace Jovanovich.
- Jordan-Dahlgren, E., & Rodriguez-Martinez, R. E. (2003). The Atlantic coral reefs of

- Mexico. *Latin American Coral Reefs*, 131–158. <https://doi.org/10.1016/B978-044451388-5/50007-2>
- Kirk, J. T. O. (2011). *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems* (Third). Cambridge University Press. <https://www.ptonline.com/articles/how-to-get-better-mfi-results>
- Knutson, D. W., Buddemeier, W., & Smith, S. V. (1972). *Coral Chronometers : Seasonal Growth Bands in Reef Corals*. *177(4045)*, 270–272.
- Kuanui, P., Chavanich, S., Viyakarn, V., Omori, M., Fujita, T., & Lin, C. (2020). Effect of light intensity on survival and photosynthetic efficiency of cultured corals of different ages. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *235*, 106515. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106515>
- LaJeunesse, T. C., Parkinson, J. E., Gabrielson, P. W., Jeong, H. J., Reimer, J. D., Voolstra, C. R., & Santos, S. R. (2018). Systematic Revision of Symbiodiniaceae Highlights the Antiquity and Diversity of Coral Endosymbionts. *Current Biology*, *28(16)*, 2570–2580.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.07.008>
- Lambeck, K., & Chappell, J. (2001). Sea level change through the last glacial cycle. *Science*, *292(5517)*, 679–686. <https://doi.org/10.1126/science.1059549>
- Lambeck, Kurt, Yokoyama, Y., & Purcell, T. (2002). Into and out of the last glacial maximum: Sea-level change during oxygen isotope stages 3 and 2. *Quaternary Science Reviews*, *21(1–3)*, 343–360. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(01\)00071-3](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(01)00071-3)
- Lisiecki, L. E., & Raymo, M. E. (2005). A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography*, *20(1)*, 1–17. <https://doi.org/10.1029/2004PA001071>
- López-Londoño, T., Galindo-Martínez, C. T., Gómez-Campo, K., González-Guerrero, L. A., Roitman, S., Pollock, F. J., Pizarro, V., López-Victoria, M., Medina, M., & Iglesias-Prieto, R. (2021). Physiological and ecological consequences of the water optical properties degradation on reef corals. *Coral Reefs*, *40(4)*, 1243–1256. <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02133-7>
- Lough, J. M., & Barnes, D. J. (2000). Environmental controls on growth of the massive coral

- Porites. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 245(2), 225–243. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00168-9](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00168-9)
- Lough, J. M., & Cooper, T. F. (2011). New insights from coral growth band studies in an era of rapid environmental change. *Earth-Science Reviews*, 108(3–4), 170–184. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2011.07.001>
- Lough, Janice M. (2008). Coral calcification from skeletal records revisited. *Marine Ecology Progress Series*, 373, 257–264. <https://doi.org/10.3354/meps07398>
- Lough, Janice M., & Cantin, N. E. (2014). Perspectives on massive coral growth rates in a changing ocean. *Biological Bulletin*, 226(3), 187–202. <https://doi.org/10.1086/BBLv226n3p187>
- Macintyre, I. G., & Toscano, M. A. (2004). The Pleistocene limestone foundation below Twin Cays, Belize, Central America. *Atoll Research Bulletin*, 509–530, 1–16. <https://doi.org/10.5479/si.00775630.511.1>
- Martínez-Rugerio, M. I. (2019). *Señalización lunar en la arquitectura del esqueleto del coral: bases mecánicas de la formación de disepimentos en Orbicella faveolata*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.
- McGregor, H. V., & Gagan, M. K. (2003). Diagenesis and geochemistry of Porites corals from Papua New Guinea: Implications for paleoclimate reconstruction. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 67(12), 2147–2156. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(02\)01050-5](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(02)01050-5)
- Montalvo-Fernández, G., Sánchez-Teyer, L. F., Carnevali, G., Vovides, A. P., Gaytán-Legaria, R., Ortíz -García, M. M., Muñoz-López, J. A., & Martínez Castillo, J. (2019). Impact of Late Pleistocene-Holocene climatic fluctuations on the phylogeographic structure and historical demographics of *Zamia prasina* (Cycadales: Zamiaceae). *Botanical Sciences*, 97(4), 588–608. <https://doi.org/10.17129/botsci.2195>
- Muñoz-Arroyo, A. N. (2018). *Tasas de Extensión Linear y Calcificación en Corales Durante el Último Interglacial*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Murray-Wallace, C. V., & Woodroffe, C. D. (2014). Pleistocene sea-level changes. In

Quaternary Sea-Level Changes (pp. 256–319). Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/CBO9781139024440.007>

Okazaki, R. R., Towle, E. K., van Hooidonk, R., Mor, C., Winter, R. N., Piggot, A. M., Cuning, R., Baker, A. C., Klaus, J. S., Swart, P. K., & Langdon, C. (2017). Species-specific responses to climate change and community composition determine future calcification rates of Florida Keys reefs. *Global Change Biology*, *23*(3), 1023–1035. <https://doi.org/10.1111/gcb.13481>

Parker, K. E., Ward, J. O., Eggleston, E. M., Fedorov, E., Parkinson, J. E., Dahlgren, C. P., & Cuning, R. (2020). Characterization of a thermally tolerant *Orbicella faveolata* reef in Abaco, The Bahamas. *Coral Reefs*, *39*(3), 675–685. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01948-0>

Perry, C. T., Alvarez-Filip, L., Graham, N. A. J., Mumby, P. J., Wilson, S. K., Kench, P. S., Manzello, D. P., Morgan, K. M., Slangen, A. B. A., Thomson, D. P., Januchowski-Hartley, F., Smithers, S. G., Steneck, R. S., Carlton, R., Edinger, E. N., Enochs, I. C., Estrada-Saldívar, N., Haywood, M. D. E., Kolodziej, G., ... MacDonald, C. (2018). Loss of coral reef growth capacity to track future increases in sea level. *Nature*, *558*(7710), 396–400. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0194-z>

Porto-Hannes, I., Zubillaga, A. L., Shearer, T. L., Bastidas, C., Salazar, C., Coffroth, M. A., & Szmant, A. M. (2015). Population structure of the corals *Orbicella faveolata* and *Acropora palmata* in the Mesoamerican Barrier Reef System with comparisons over Caribbean basin-wide spatial scale. *Marine Biology*, *162*(1), 81–98. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2560-1>

Railsback, L. B., Gibbard, P. L., Head, M. J., Voarintsoa, N. R. G., & Toucanne, S. (2015). An optimized scheme of lettered marine isotope substages for the last 1.0 million years, and the climatostratigraphic nature of isotope stages and substages. *Quaternary Science Reviews*, *111*, 94–106. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.01.012>

Rico-Esenaro, S. D. (2021). *Registros Ambientales Durante el Antropoceno en el Coral Hermatípico *Orbicella faveolata* en el Arrecife de Puerto Morelos, Caribe Mexicano*. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Rico-Esenaro, S. D. (2022). Comparison of 100 years of growth in two nearby coral colonies of *Orbicella faveolata* and their relationship with climatic oscillations in the Mexican Caribbean. *In Press*.
- Rioja-Nieto, R., & Álvarez-Filip, L. (2019). Coral reef systems of the Mexican Caribbean: Status, recent trends and conservation. *Marine Pollution Bulletin, March*, 616–625. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.07.005>
- Rodríguez-Troncoso, A. P., & Tortolero-Langarica, J. J. A. (2014). Corales: organismos base constructores de los ecosistemas arrecifales. In J. L. Cifuentes-Lemus & F. G. Cupul-Magaña (Eds.), *Temas sobre investigaciones costeras* (Issue November 2014, pp. 33–55). Universidad de Guadalajara.
- Rohling, E. J., Grant, K., Hemleben, C., Siddall, M., Hoogakker, B. A. A., Bolshaw, M., & Kucera, M. (2008). High rates of sea-level rise during the last interglacial period. *Nature Geoscience, 1*(1), 38–42. <https://doi.org/10.1038/ngeo.2007.28>
- Roth, A. A., Clausen, C. D., Yahiku, P. Y., Clausen, V. E., & Cox, W. W. (1982). *Some Effects of Light on Coral Growth. 36*(1).
- Roth, M. S. (2014). The engine of the reef: Photobiology of the coral-algal symbiosis. *Frontiers in Microbiology, 5*(AUG), 1–22. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00422>
- Sánchez-Pelcastre, D. W. (2019). *Características esclerocronológicas de Orbicella faveolata en el arrecife Cayo Arenas, Banco de Campeche*. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Schmidt, M. W., Spero, H. J., & Vautravers, M. J. (2006). Western Caribbean sea surface temperatures during the late Quaternary. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems, 7*(2). <https://doi.org/10.1029/2005GC000957>
- Shackleton, N. J. (1969). The last interglacial in the marine and terrestrial records. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences, 174*(1034), 135–154. <https://doi.org/10.1098/rspb.1969.0085>
- Sheppard, C., Davy, S., & Pilling, G. (2009). The Biology of Coral Reefs. In *Oxford University Press*. Oxford Scholarship.

- Spalding, D., Ravilious, C., & Green, E. P. (2002). World atlas of coral reefs. In *Choice Reviews Online* (Vol. 39, Issue 05). <https://doi.org/10.5860/choice.39-2540>
- Szabo, B. J., Ward, W. C., Weidie, A. E., & Brady, M. J. (1978). Age and magnitude of the late Pleistocene sea-level rise on the eastern Yucatan Peninsula. *Geology*, 6(12), 713–715. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1978\)6<713:AAMOTL>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1978)6<713:AAMOTL>2.0.CO;2)
- Tambutté, S., Holcomb, M., Ferrier-Pagès, C., Reynaud, S., Tambutté, É., Zoccola, D., & Allemand, D. (2011). Coral biomineralization: From the gene to the environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 408(1–2), 58–78. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.07.026>
- Torruco-Gómez, D., & Solís-González, A. (2010). Estado actual de los corales. In R. Durán & M. Méndez (Eds.), *Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán*. (p. 496). CONABIO, SEDUMA.
- Tortolero-Langarica, J. de J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L., & Carricart-Ganivet, J. P. (2017). Calcification and growth rate recovery of the reef-building *Pocillopora* species in the northeast tropical Pacific following an ENSO disturbance. *PeerJ*, 2017(4), 1–21. <https://doi.org/10.7717/peerj.3191>
- Tucker, M. E., & Wright, V. P. (2009). Diagenetic Processes, Products and Environments. In *Carbonate Sedimentology* (pp. 314–364). <https://doi.org/10.1002/9781444314175.ch7>
- Veron, J. E. N. (2008). *A Reef in Time: The Great Barrier Reef from Beginning to End*. Oxford University Press.
- Ward, W. C. (1975). Petrology and Diagenesis of Carbonate Eolianites of Northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. In K. F. Wentland & W. C. Pusey (Eds.), *Belize Shelf—Carbonate Sediments, Clastic Sediments, and Ecology* (pp. 500–571). <https://pubs.geoscienceworld.org/books/book/1468/chapter/107176180/Petrology-and-Diagenesis-of-Carbonate-Eolianites>
- Weis, V. M., & Allemand, D. (2009). What determines coral health? *Science*, 324(5931), 1153–1155. <https://doi.org/10.1126/science.1172540>

- Winter, A., & Sammarco, P. W. (2010). Lunar banding in the scleractinian coral *Montastraea faveolata*: Fine-scale structure and influence of temperature. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 115(4). <https://doi.org/10.1029/2009JG001264>
- Wórum, F. P., Carricart-Ganivet, J. P., Benson, L., & Golicher, D. (2007). Simulation and observations of annual density banding in skeletons of *Montastraea* (Cnidaria: Scleractinia) growing under thermal stress associated with ocean warming. *Limnology and Oceanography*, 52(5), 2317–2323. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.5.2317>
- Zong, C. (2015). Late Pleistocene Sea Levels and Resulting Changes in Global Land Distributions The Thesis Committee for Cheng Zong certifies that this is the approved version of the following Late Pleistocene Sea Levels and Resulting Changes in Global Land Distributions. In *University of Kansas*.

10. Anexos

Anexo 1. Protocolo detallado para tinción de Feigl (1937).

Esta tinción se utiliza para identificar visualmente la composición de aragonita o calcita en un esqueleto de CaCO_3 . El principio de esta tinción se basa en la diferencia de la solubilidad de ambos cristales; el color oscuro se debe al precipitado de óxido de manganeso y plata metálica en la aragonita prístina. La calcita se queda sin teñir debido a la limitada exposición a la tinción (10 min).

Reactivos (protocolo original)

- 1 g de sulfato de plata (Ag_2SO_4).
- 11.8 g de sulfato de manganeso hepta-hidratado ($\text{MnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$).
- 100 mL de agua destilada.
- 1 ó 2 gotas de hidróxido de sodio (NaOH).

Reactivos (experimento actual)

NOTA PREVIA:

1.- Debido a la limitación de los reactivos, se utilizará **sulfato de manganeso monohidratado ($\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$)**, y debido a la diferencia de peso molecular se utilizarán 7.2 g de dicho reactivo.

2.- Estos reactivos son por cada 100 mL de solución a preparar, sin embargo, para el experimento se utilizará 1 L de solución por lo cual, cada cantidad de reactivo se multiplica x10.

- 10 g de sulfato de plata (Ag_2SO_4).
- 72 g de sulfato de manganeso mono-hidratado ($\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$).
- 1 L de agua Milli-Q.
- Gotas de hidróxido de sodio (NaOH) al 10%.

El uso del NaOH es importante para neutralizar la solución. Dado que la concentración exacta del reactivo es desconocida, se agregan gotas hasta formar el precipitado.

Preparación

Se diluye el sulfato de manganeso en el agua Milli-Q y posteriormente se agrega el sulfato de plata y se diluye también. Esta solución se hierve y se deja reposar hasta que se enfríe a temperatura ambiente, para ser filtrada. A la solución filtrada se agregan gotas de hidróxido de sodio a una concentración del 10% hasta formar un precipitado negro, el cual indica que está la solución lista. Posteriormente se filtra nuevamente la solución para eliminar el precipitado. La solución filtrada se guarda en envases oscuros/ámbar y se deja reposar durante 2 horas para proceder a hacer la tinción con los esqueletos de coral.

Tinción

Previo a la tinción de las diferentes lajas de coral, se hace una prueba con una pequeña muestra de coral actual (100% aragonita prístina) para corroborar que la solución funciona de manera correcta.

Se colocan cuatro recipientes de vidrio debidamente marcados con lajas de coral que corresponden a lo siguiente:

- Laja de coral actual (aragonita).
- ½ de laja de coral estudiado (cristal a identificar).
- ½ de laja de coral estudiado (cristal a identificar).
- Laja de coral fosilizado (calcita).

El primer y último recipiente son controles para cualquiera que sea la composición del esqueleto estudiado. Una vez que los recipientes marcados contengan las lajas correspondientes, se procede a verter la solución preparada previamente hasta cubrir por completo las lajas de cada recipiente. Se deja actual la tinción durante 10 minutos.

Resultados

Una vez pasados los 10 minutos, las lajas de los corales actuales (aragonita prístina) se teñirán de un color café/morado oscuro, mientras que las lajas fosilizadas (calcita) se quedarán de un color blancuzco o sin teñir. Esta técnica de tinción sirve para identificar visualmente las partes del material estudiado (carbonato de calcio) que han sufrido o no, algún proceso de diagénesis donde los cristales pasan de un estado prístino de aragonita a calcita, es decir que tuvieron alteración en la estructura de los cristales.