

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Cambios en la estructura de los ensamblajes coralinos y su efecto en la
funcionalidad de los arrecifes del Caribe Mexicano**

Tesis para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Francisco Javier González Barrios

Ensenada, Baja California, México
2019

Tesis defendida por

Francisco Javier González Barrios

aprobada por el siguiente Comité:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Codirector de tesis

Dr. Lorenzo Álvarez Filip
Codirector de tesis

Miembros del comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera

Dr. Luis Alberto Delgado Argote



Dr. Jorge Adrián Rosales Casián
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Rufina Hernández Martínez
Directora de Estudios de Posgrado

Francisco Javier González Barrios © 2019

Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis.

Resumen de la tesis que presenta **Francisco Javier González Barrios** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Cambios en la estructura de los ensamblajes coralinos y su efecto en la funcionalidad de los arrecifes del Caribe Mexicano.

Resumen aprobado por:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Codirector de tesis

Dr. Lorenzo Álvarez Filip
Codirector de tesis

La dinámica de la cobertura de coral se ha observado en muchos sitios alrededor del mundo en respuesta a la falta de perturbaciones y a intervenciones exitosas de manejo. La recuperación de las comunidades coralinas es altamente variable, y depende en gran medida de la configuración de especies y sus rasgos de historia de vida. Un rasgo funcional es una propiedad de los organismos, usualmente medible a nivel individual, y está estrechamente relacionada con el desempeño en el ecosistema de los mismos. El enfoque de los rasgos de los corales es fundamental para comprender la dinámica de recuperación de los arrecifes después de un disturbio. En este estudio, cuantificamos la dinámica de la cobertura de coral y el potencial funcional, en 56 arrecifes después de los impactos de dos huracanes y eventos de blanqueamiento coralino en el Caribe Mexicano. Para explorar las tendencias de cada métrica a lo largo del tiempo, utilizamos dos enfoques complementarios, primero, ajustamos modelos aditivos generalizados, y segundo, calculando las tasas de cambio anuales. Nuestros hallazgos muestran que entre 2005 y 2018, la cobertura de coral promedio se recuperó con una tasa anual del 2%, mientras que el potencial funcional arrecifal se mantuvo estable, con un aumento de solo 0.6% anual. El aumento de la abundancia de los corales no-constructores y foliosos-digitiformes explicaron en gran medida la recuperación de la cobertura, mientras que los corales constructores de arrecife (*Acropora* spp., *Orbicella* spp.) no mostraron una recuperación significativa. Sin embargo, el aumento del grupo de los foliosos-digitiformes contribuyó en aumentar la complejidad estructural del arrecife a escala fina, y, además, estas especies contribuyen poco a las tasas de acreción vertical a largo plazo de los arrecifes. No se observaron cambios en los patrones de dominancia y composición de los rasgos funcionales durante el estudio, los corales no-constructores de arrecife dominan el ~50% de los arrecifes. Este patrón de dominancia de corales no-constructores después del disturbio, sugiere que, la mayoría de los arrecifes en nuestra región de estudio tienen baja resiliencia. Nuestros resultados sugieren que el futuro de la funcionalidad de los arrecifes de coral del Caribe podría depender no solo de la reducción de factores estresantes locales y globales, sino también del mantenimiento de especies clave.

Palabras clave: Recuperación de la cobertura de coral, grupos morfo-funcionales, dinámica funcional de los arrecifes, rasgos funcionales, estrategias de historia de vida.

Abstract of the thesis presented by **Francisco Javier González Barrios** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

Shift effects in the structure of coral assemblages on the reef functionality in the Mexican Caribbean.

Abstract approved by:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Thesis Codirector

Dr. Lorenzo Álvarez Filip
Thesis Codirector

The dynamics of coral cover has been observed in many sites and regions of the world in response to the lack of disturbances and successful management interventions. However, long-term recovery of coral communities is highly variable depending on species configurations and their life-history traits. A functional trait is a measurable property of organism, usually measured at individual level, and is closely related to organisms performance. Corals traits approach is essential to understand the dynamics of reef recovery after disturbance. The functional role of coral species is therefore key to understand reef functional dynamics after disturbances. In this study, we quantify temporal changes in coral cover and functional potential, in 56 reefs after major hurricane impacts and bleaching disturbances events in the Mexican Caribbean. To explore tendencies of each metric through time, we used two complementary approaches, first, by fitting generalized additive models, and second, calculating annual rates of change. Our findings show that between 2005 and 2018, average coral cover recovered with an annual rate of 2%; while the reef functional potential remained relatively stable with a modest increase of only 0.6% per year. The increase of foliose-digitiform and non-framework building corals largely determined rates of increase of coral cover, while key reef-building species (*Acropora* spp., *Orbicella* spp.) showed little change during the study period. However, the increase of foliose-digitiform corals contributed to increasing the fine-scale structural complexity, these fragile species are likely to contribute little to the long-term rates of reef vertical accretion. No change in the patterns of species dominance and functional traits composition were observed during the study period, with non-framework building corals consistently dominating ~50% of the reefs. This pattern of non-framework corals dominance after disturbance suggest that most of the reefs in our study region are locked into a low resilience state. Our outcomes suggest that the future of Caribbean coral reefs functionality might depend not only on reductions of local and global stressors but also on the maintenance of keystone coral species.

Keywords: Coral cover recovery, morpho-functional groups, functional coral reefs dynamics, functional traits, life-history strategies.

Dedicatoria

A mi madre y padre

A la tierra y su magia, nuestro hogar

*"Hay placer en los bosques sin senderos, hay éxtasis en una costa solitaria.
Está la soledad donde nadie se inmiscuye, por el océano profundo y la música
con su rugido: No amo menos al hombre, pero si más a la naturaleza."*

Lord Byron.

Agradecimientos

Al **Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE)**, por permitirme realizar mis estudios de posgrado.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)**, por el apoyo económico que fue fundamental para realizar mi tesis de maestría con el número de becario 847435.

A los proyectos **Royal Society' Newton Advanced Fellowship (NA150360) CONACYT PDC-247104 y UNAM-DGAPA-PAPIIT, project IN-205019.**

A mi codirector, el **Dr. Lorenzo Álvarez Filip**, por la paciencia, los consejos, los regaños, por todas las enseñanzas y conocimientos que me has transmitido en estos últimos años. Gracias, porque desde que llegue a tu laboratorio, he crecido y madurado profesionalmente, y gracias a eso, ha sido posible alcanzar muchas metas, las cuales espero no sean las últimas. Por último, pero más importante, por permitirme ser parte del equipo de BARCOLAB.

A mi codirector, el **Dr. Rafael Andrés Cabral Tena**, por la ayuda que me brindaste para la realización de este proyecto, y, sobre todo, por tu disposición ante cualquier situación que se presentara. Gracias por enseñarme la gran importancia que tiene ser humano y humilde en este gremio. Finalmente, te agradezco que aparte de ser un mentor en este trayecto de mi maestría, he encontrado a un buen amigo.

Al **Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera**, porque, gracias a su apoyo desde un inicio, fue posible entrar a esta institución. Gracias por el tiempo que te tomaste para explicarme y aclararme algunas cuestiones de forma y ciencia, que sin duda fueron de valiosa importancia para la realización de esta tesis. Pero principalmente, gracias por abrirme las puertas del laboratorio, que desde luego me hizo sentir como en casa.

A los miembros del comité, el **Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera y Dr. Luis Alberto Delgado Argote**, por su invaluable crítica y comentarios que hicieron en el trayecto de la realización de este trabajo. De igual forma, gracias a los comentarios y sugerencias que fueron de gran ayuda para fortalecer el mismo.

Gracias a mis compañeros del Laboratorio de Ecología y Pesquerías de la Zona Costera (EPZC), **Mary, Adonis, Gina, Alexis, Caro, Clau, Paty y Fer**. Gracias por sus comentarios, su disposición de ayudar siempre, pero sobre todo a su compañía.

Gracias a mis compañeros de la generación del posgrado en Ecología Marina. Gracias a todos esos momentos que compartimos en las prácticas de campo, en las clases, o en los múltiples convivios que se presentaban, que sin duda fueron de gran ayuda para sobrellevar esta estancia.

Gracias a **Daniela Félix**, por tener la paciencia para escucharme, por los miles de consejos y ayuda que me has brindado, pero, sobre todo, a la compañía invaluable que me has ofrecido en este trayecto.

Gracias a mis compañeros, del laboratorio de Biodiversidad y Conservación Arrecifal (BARCOLAB): **Ana, Esme, Nuria, Omar y Caro**, que además de encontrar a alguien con quien discutir cualquier tema, o solicitar su apoyo para cualquier actividad ya sea en la oficina o en el campo, he encontrado a unos amigos, casi hermanos.

Al personal de CICESE por su ayuda en diversas tareas, pero en especial a **Elizabeth Farías**, por su valioso apoyo en el transcurso de la maestría, pero encima de todo, a tener siempre una gran disposición de ayudar.

Por último, gracias al mejor compañero de cuatro patas de todos los tiempos, **Mango**, por acompañarme en las múltiples mudanzas desde las costas del Caribe, hasta las costas del Pacífico, y las que faltan.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatorias.....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas.....	x
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.2. Justificación	7
1.3 Hipótesis.....	7
1.4 Objetivos	7
1.4.1 Objetivo general.....	7
1.4.1 Objetivos específicos.....	8
Capítulo 2. Metodología.....	9
2.1 Área de estudio	9
2.2 Disturbios recientes en el Caribe Mexicano.....	9
2.3 Base de datos histórica de cobertura de coral.....	10
2.4 Potencial de función de las comunidades coralinas	11
2.4.1 Tasas de calcificación	11
2.4.2 Complejidad estructural a nivel de colonia.....	11
2.4.3 Índice de Función Arrecifal.....	12
2.5 Efecto de los cambios en la composición de los ensamblajes de corales sobre la función de los arrecifes.....	13
2.6 Cambios en los patrones de dominancia de especies.....	15
2.7 Cambios en la composición de especies y rasgos funcionales.....	16
Capítulo 3. Resultados	18
3.1 Cambios en la cobertura de coral y el Índice de Función Arrecifal.....	18
3.2 Cambios de la abundancia de los Grupos Morfo-Funcionales.....	20
3.3 Cambios en los patrones de dominancia de especies.....	22

Capítulo 4. Discusión.....	25
4.1 Efecto de los cambios en la composición de los ensamblajes coralinos sobre la función de los arrecifes.....	25
4.2. Estrategias de historia de vida y rasgos funcionales de los corales ligados a su recuperación ...	27
4.3 Patrones de dominancia de especies no-constructoras de arrecife	28
4.4 El estrés ambiental altera la funcionalidad de los corales a nivel especie-específico	29
4.5 Vulnerabilidad de los grupos morfo-funcionales	30
4.6 Implicaciones de manejo.....	31
 Capítulo 5. Conclusiones	33
 Literatura citada	34
 Anexos	44

Lista de figuras

Figura		Página
1	Esquema de los posibles escenarios de cambio de un arrecife coralino después de un disturbio.....	6
2	Tasa de cambio anual para los 56 arrecifes después del disturbio.....	19
3	Cambios en el porcentaje de cobertura de coral y el Índice de Función Arrecifal.....	20
4	Cambios del porcentaje de cobertura de coral de los grupos morfo-funcionales después del disturbio	21
5	Patrones de dominancia de los grupos morfo-funcionales en los 56 arrecifes del Caribe Mexicano.....	23
6	Cambios en la composición de especies y rasgos funcionales para los 56 arrecifes del Caribe Mexicano.....	24
7	Patrones de circulación oceánica y velocidad de corrientes en el Caribe Mexicano	44
8	Batimetría de la zona costera en el Caribe Mexicano.....	45
9	Relación del cambio porcentual anual entre la cobertura de coral y el Índice de Función Arrecifal.....	53
10	Dinámica de la cobertura de coral y el índice de Función Arrecifal entre 2005 y 2018..	56
11	Tendencias lineales del porcentaje de cobertura de coral de cada grupo morfo-funcional después del disturbio en el 2005.....	58
12	Patrones de dominancia de los grupos morfo-funcionales de los 56 arrecifes a lo largo del Caribe Mexicano.....	59

Lista de tablas

Tabla		Página
1	Rasgos funcionales de los corales y su contribución funcional al arrecife.....	17
2	Muestreos de cobertura de coral de los 56 arrecifes del Caribe Mexicano.....	46
3	Patrones de crecimiento geométrico de las especies de coral y ecuaciones basadas en su morfometría para estimar la tasa de calcificación.....	48
4	Valores de las tasas de calcificación, rugosidad y altura de las especies de coral.....	49
5	Grupo morfo-funcional de las 46 especies de corales hermatípicos consideradas para el presente estudio.	51
6	Estadísticos del modelo aditivo generalizado para la cobertura de coral total.....	54
7	Estadísticos del modelo aditivo generalizado para el Índice de Función Arrecifal.....	55
8	Estadísticos del modelo aditivo generalizado para la cobertura de coral de los grupos morfo-funcionales.....	57

Capítulo 1. Introducción

Los arrecifes coralinos se encuentran entre los ecosistemas más productivos y biológicamente diversos en la tierra (Moberg y Folke, 1999). Estos ecosistemas tropicales proveen de múltiples servicios valuados aproximadamente en US\$352,000 por hectárea anualmente (Costanza et al., 1998; Groot et al., 2012). Algunos de los servicios que brindan los arrecifes coralinos son la protección a la línea de costa, y refugio para una gran diversidad de especies de importancia ecológica y comercial (Moberg y Folke, 1999; Bellwood et al., 2004). Todos estos beneficios están ligados a la capacidad que tienen los corales hermatípicos de formar estructuras tridimensionales complejas a través de la acumulación de carbonato de calcio (Graham y Nash, 2013). La pérdida las estructuras arrecifales provocaría serias alteraciones en el funcionamiento ecológico del sistema lo cual tendría como consecuencia pérdidas económicas y ecológicas (Moberg y Folke, 1999).

Los ecosistemas de arrecifes de coral se han degradado de manera acelerada en las décadas más recientes (Gardner et al., 2003; Pandolfi et al., 2003; Bruno y Selig, 2007), como consecuencia de múltiples impactos antropogénicos y naturales (De'ath et al., 2012; Jackson et al., 2014). Entre estos, el incremento en la temperatura superficial del mar que induce el blanqueamiento coralino (Eakin et al., 2010; Hughes et al., 2018a), la descarga de aguas residuales al océano, la sobrepesca y el desarrollo costero (Suchley y Álvarez-filip, 2018; Lapointe et al., 2019), al igual que una presión inducida por la acidificación del océano (Hoegh-Guldberg et al., 2007). Por ejemplo, en el Caribe, las comunidades bentónicas tropicales previas a los 1970s contaban con un promedio del 50% de cobertura de corales hermatípicos, sin embargo, a finales de esta década (1970s), la cobertura de coral de los arrecifes coralinos ha disminuido hasta en un 80% (del 50% al 10% de cobertura total; Gardner et al., 2003). Además, la enfermedad de la banda blanca redujo drásticamente las poblaciones de *Acropora* durante la década de los 1980s (Aronson y Precht, 2006; Harvell et al., 2007), lo cual propició el declive de cobertura de coral a nivel regional. Por otro lado, el declive de las poblaciones del erizo *Diadema antillarum* a causa de una enfermedad que ocurrió a principios de los 1980s, y que además, ha mostrado una lenta recuperación de sus poblaciones (Lessios, 1988), acompañado de la pesca no sustentable de peces herbívoros, ha ocasionado un incremento en la cobertura de macroalgas en los arrecifes, lo que tiene como consecuencia final un cambio de fase del ecosistema arrecifal pasando de ser un sistema dominado por organismos constructores de arrecife (corales) a organismos que no cumplen esa función (macroalgas, esponjas; Mumby et al., 2007; Suchley et al., 2016; Arias-Gonzalez et al., 2017). Por otro lado, se han registrado una serie de tormentas y huracanes los cuales han ocasionado una reestructuración de las comunidades coralinas (Hughes, 1994; Hughes y Connell, 1999; Gardner et al., 2005; Álvarez-Filip et al., 2009a). Todos los impactos mencionados

anteriormente actúan de manera sinérgica alterando el equilibrio ecológico, y comprometiendo la resiliencia de estos ecosistemas (Jackson et al., 2014; Bozec y Mumby, 2015a).

Existe una gran disparidad entre los arrecifes alrededor del mundo en términos de su capacidad de recuperación después de un disturbio. En el Caribe, los reportes que evidencian una recuperación en la cobertura coralina son pocos, por ejemplo, los arrecifes del Caribe de México y Guatemala han mostrado una tendencia a recuperar cobertura de coral (del 12 al 18%) en la última década (McField et al., 2018; Rioja-Nieto y Álvarez-Filip, 2019), y, recientemente, los arrecifes de Bonaire (Antillas holandesas) han experimentado una recuperación de cobertura (del 35% al 47%) después de un huracán y un blanqueamiento que redujo de manera significativa su cobertura (Steneck et al., 2019). Por otro lado, en la región del Indo-Pacífico, la cual comprende varias sub-regiones (e.g., la Gran Barrera de Arrecife en Australia, Hawái, Triángulo de coral), existe una tasa de recuperación mayor al Caribe en el mismo lapso de tiempo (~10 años), y en diversos casos se ha visto que tienen la capacidad de alcanzar los niveles de cobertura de coral igual a las reportadas en etapas previas al disturbio (ver Adjeroud et al., 2018; Edmunds, 2018; Gilmour et al., 2013). Esto es debido a diversos procesos como, por ejemplo, las altas tasas de reclutamiento larvario que pueden aportar los arrecifes aledaños que cuentan con un buen estado de salud (Lukoschek et al., 2013; Darling y Côté, 2018; Holbrook et al., 2018), las altas tasas de pastoreo de macroalgas por peces herbívoros (Adjeroud et al., 2018), al igual que la ausencia de presiones antropogénicas aledañas (Gilmour et al., 2013).

Aunado a la poca capacidad de recuperación de cobertura de coral de los arrecifes del Caribe, estos han mostrado una reestructuración en los ensamblajes coralinos en las últimas décadas, ocasionado una alteración en las funciones geo-ecológicas de los arrecifes (Alvarez-Filip et al., 2013; Perry y Alvarez-Filip, 2018a). La disminución en la complejidad estructural del arrecife (Alvarez-Filip et al., 2009), y en los procesos de acreción arrecifal (Perry et al., 2013), son consecuencia de dos procesos: primero, de la pérdida de cobertura de coral en general, y segundo, pero con mayor relevancia, de la disminución de especies constructoras de arrecife (Alvarez-Filip et al., 2013; Perry et al., 2015). En el Caribe, las especies clave para la construcción del arrecife son pocas (e.g. *Acropora spp*, *Orbicella spp*), y estas están siendo remplazadas por especies denominadas como oportunistas (e.g. *Agaricia agaricites*, *Porites astreoides*) las cuales no contribuyen de manera significativa con el proceso de acreción de los arrecifes (Green et al., 2008; Alvarez-Filip et al., 2011). Algunos estudios han cuantificado las implicaciones de estos cambios en la dominancia de especies sobre la función de los arrecifes (Alvarez-Filip et al., 2013). Por ejemplo, podemos contrastar las funciones que dos especies brindan al arrecife; *Acropora palmata* contribuye con cerca de 18 kg CaCO₃ m² año⁻¹, mientras que *Agaricia tenuifolia* con menos de 1 kg CaCO₃ m² año⁻¹,

además *A. palmata* contribuye con el doble (3.7) de rugosidad que provee al arrecife en comparación con *A. teunifolia* (1.8; Alvarez-Filip et al., 2013; González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018), por lo que la dominancia en un arrecife de una especie constructora sobre una no-constructora, a pesar de contar con la misma cobertura de coral, conlleva a una gran disparidad en términos funcionales.

La ecología basada en la identidad de las especies y sus rasgos funcionales provee de información relevante para entender la gran variedad de respuestas de los ecosistemas de las comunidades después de un disturbio, ya sea natural o antropogénico (McGill et al., 2006; Villéger et al., 2011; Mouillot et al., 2013). Un rasgo funcional es cualquier característica morfológica, fisiológica o fenológica medible a nivel individual, los cuales pueden influir en el desempeño que tiene la especie y su relación con la función del ecosistema (McGill et al., 2006; D.R. Bellwood et al., 2019a); definiendo desempeño como cualquier proceso que afecta al organismo mismo (McGill et al., 2006; Zawada et al., 2019). En el caso de los arrecifes coralinos, existen diversos rasgos que influyen en los procesos de construcción del arrecife. Entre los principales: la tasa de extensión del esqueleto (cm año^{-1}) y a la densidad del esqueleto (g cm^{-3}) que en su conjunto, tomando en cuenta la morfología y los patrones geométricos de crecimiento de cada especie, nos ayuda a calcular la tasa de calcificación ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^2 \text{ año}^{-1}$; Carricart-Ganivet et al., 2000; González-Barrios and Álvarez-Filip, 2018), y los balances de producción carbonatos (Perry et al., 2012). Los rasgos que definen la complejidad estructural que las especies brindan al arrecife están relacionados con las características morfológicas de cada especie, por ejemplo, la altura y la rugosidad de la colonia (Bozec et al., 2015b; González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018; Zawada et al., 2019). Las estrategias reproductivas de las diferentes especies de corales (incubadores, desovadores o mixtos), nos brindan de información referente a la conectividad y recuperación de los arrecifes, asociada a la tasa de reclutamiento larvario (Darling y Côté, 2018; Edmunds, 2018). Y la capacidad de capturar nutrientes y alimentarse estimada como el ancho del coralito de cada especie, donde la heterotrofia se vuelve fundamental para la sobrevivencia por la pérdida de simbiosis inducida por cambios en el ambiente (Anthony y Fabricius, 2000; Crabbe y Smith, 2006).

El enfoque de rasgos morfo-funcionales ha sido ampliamente utilizado para atender diferentes enfoques en ecología de comunidades coralinas, por ejemplo, crear grupos funcionales de las diferentes especies de corales según sus estrategias de historia de vida (Darling et al., 2012); estudiar los cambios en la diversidad funcional por efecto del blanqueamiento (Hughes et al., 2018b); conocer la disparidad de la diversidad de los roles funcionales (diversidad funcional), y su redundancia, en diferentes sub-regiones alrededor del mundo (McWilliam et al., 2018a); para investigar cuál es el potencial de función, en términos de construcción arrecifal, de las diferentes especies de corales (González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018); y

calcular los balances de carbonatos, ya que éste toma en cuenta el rol funcional que tienen los productores y erosionadores en la dinámica arrecifal (Perry et al., 2012). Al considerar los rasgos funcionales de los corales para evaluar la condición de los arrecifes, nos brindan información relevante acerca de cuál es el potencial y diversidad funcional del sitio, en contraste con solamente tomar en cuenta las abundancias de cada especie o conjunto de especies (Perry et al., 2015; Cabral-Tena et al., 2018; González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018). Además, la ecología basada en rasgos funcionales permite cuantificar que tan rápido se recuperan las funciones en el ecosistema después de una perturbación (Mouillot et al., 2013); por ejemplo, una especie (o grupo de especies) de coral con un rasgo asociado con una tasa de crecimiento rápido puede volver a los niveles de pre-perturbación más rápido que una especie que tenga una tasa de crecimiento más lento (Zawada et al., 2019); por otro lado, una estrategia de reproducción sexual brinda una mayor diversidad genética la cual se vuelve esencial para tolerar cambios ambientales abruptos (Nyström y Folke, 2001; Grimsditch y Salm, 2006), además de propiciar a una mejor conectividad y recuperación de los arrecifes (Lukoschek et al., 2013; Holbrook et al., 2018), lo cual incrementa la resiliencia del hábitat (Nyström y Folke, 2001; Grimsditch y Salm, 2006). A este tipo de procesos de respuesta a una perturbación de las diferentes especies o grupos en el ecosistema se le conoce como “diversidad de respuesta”, la cual se relaciona con la resiliencia ecológica (Elmqvist et al., 2003; Baskett et al., 2014). De esta manera podemos tener conocimiento de la capacidad de respuesta de un ensamblaje coralino después de un disturbio, y comprender cuál ha sido la dinámica funcional de los ecosistemas arrecifales en un contexto de cambio climático y degradación ambiental.

Con base en lo expuesto anteriormente, se ha propuesto el Índice de Función Arrecifal (IFA), el cual es una metodología para estimar el desempeño de los corales y su impacto en el ecosistema en cuanto a los procesos de construcción y arreglo de la matriz arrecifal (González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018). Para el IFA, la función de los ensamblajes coralinos depende de tres métricas cuantificables a nivel especie-específico: 1) abundancia (o cobertura de coral vivo por especie), 2) la tasa de calcificación (extensión, densidad y morfología de cada especie), y 3) la complejidad estructural (rugosidad y altura que provee cada especie). El conjunto o configuración de especies presentes en el sistema resulta en un potencial funcional de la comunidad (representado por la línea discontinua en la Figura 1a), la cual, puede modificarse según las especies presentes en la comunidad (González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018). De esta manera, el efecto que tiene la comunidad coralina en los procesos de construcción arrecifal y la generación de hábitat no solo dependen de la cantidad de corales presentes, sino también, de los rasgos morfo-funcionales de cada especie presente en el sistema (Alvarez-Filip et al., 2013; González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018). Mediante este enfoque, el IFA puede ser utilizado para evaluar el potencial de función de diferentes ensamblajes coralinos, la dinámica funcional través del tiempo y la capacidad de respuesta de

un ensamblaje coralino después de un disturbio (Estrada-Saldivar, 2018; González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018).

En este contexto, una pregunta relevante que ha traído particular atención es si un ensamblaje coralino tiene la capacidad de recuperarse después de un disturbio en términos de mantener las funciones geo-ecológicas de los arrecifes, es decir, si los patrones de dominancia y reestructuración de especies favorecen a aquellas encargadas de los procesos de construcción arrecifal. En la Figura 1a se muestra una comunidad coralina en buen estado de salud en un tiempo de pre-disturbio, en donde la dominancia y configuración de especies resulta en un espacio funcional alto. En el escenario 1 (línea solida gruesa) se muestra una comunidad recientemente impactada por un disturbio (natural o antropogénico), por lo tanto, conlleva a una reconfiguración de especies afectando de manera negativa la función de la comunidad (Figura 1). El escenario 2, 3 y 4 (línea discontinua gruesa) muestra el cambio ecológico que ha tenido la misma comunidad a través del tiempo (~10 años) pero con diferentes trayectorias cada escenario, donde dependiendo de la respuesta de las diferentes especies o grupos funcionales de corales en el arrecife afectará de manera diferente en su recuperación (Figura 1). Para probar esto, se tomó como objeto de estudio el impacto que generaron los huracanes Emily y Wilma en el 2005 en las costas del Caribe Mexicano los cuales dañaron de manera sustancial los arrecifes, seguido de múltiples disturbios como otros huracanes, blanqueamiento y presión antropogénica, con esto, se pretende evaluar cuál es el efecto de los cambios en la composición de los ensamblajes de corales sobre la función de los arrecifes después de un disturbio y conocer cuál es la dinámica de recuperación a través del tiempo.

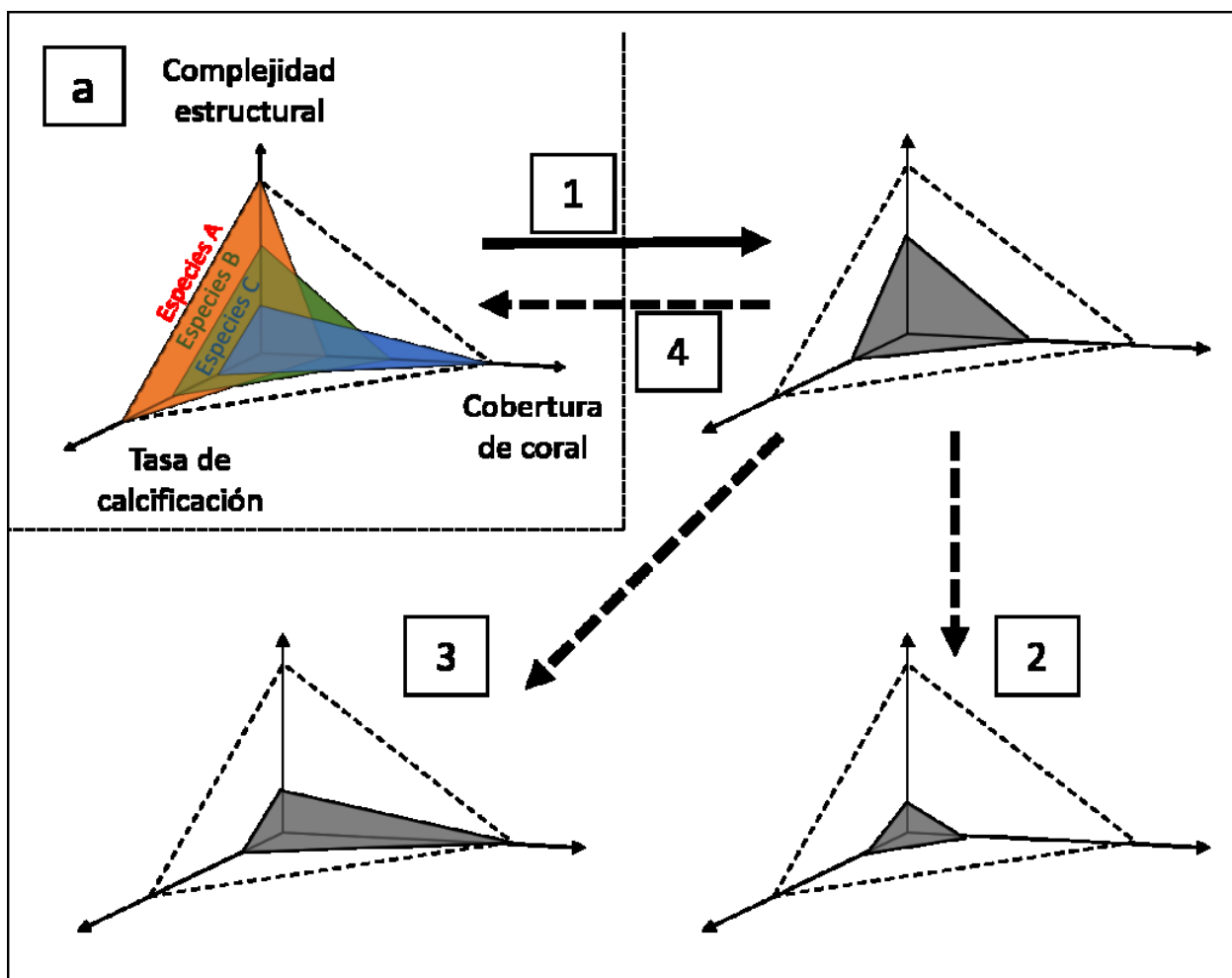


Figura 1. Dinámica de la composición de los ensamblajes coralinos después de ser afectado por un disturbio y su efecto en la función del arrecife. En la figura 1a se muestra un periodo pre-disturbio en donde la configuración de especies resulta en un espacio funcional alto. La línea discontinua que engloba cada arrecife representa el potencial funcional de la comunidad que es resultado de la configuración de especies (escenario a). En el escenario 1 (línea sólida gruesa) se muestra una comunidad recientemente impactada por un disturbio (natural o antropogénico), por lo tanto, conlleva a una reconfiguración de especies afectando de manera negativa la función de la comunidad. El escenario 2, 3 y 4 (línea discontinua gruesa) muestra el cambio ecológico que ha tenido la misma comunidad a través del tiempo pero con diferentes trayectorias cada uno: el escenario 2) muestra que el arrecife ha continuado con un proceso de degradación perdiendo las funciones geo-ecológicas para mantener la integridad del arrecife; el escenario 3 muestra una recuperación de la cobertura de coral presente en la comunidad, sin embargo, la colonización y dominancia es por especies no-constructoras de arrecife resultando en un espacio funcional bajo; el escenario 4 muestra un regreso al estado funcional de pre-disturbio (figura 1a), donde la recuperación de especies también favorece a aquellas que mayormente contribuyen a los procesos de construcción del arrecife resultando un potencial funcional elevado.

1.2. Justificación

Los arrecifes de coral están cambiando rápidamente como consecuencia del cambio climático y los impactos antropogénicos, induciendo así, una degradación acelerada de estos ecosistemas. La recuperación de estos ecosistemas después de un disturbio es altamente variable, y depende de la configuración de especies presente en el sitio, así como de la capacidad de respuesta de cada especie, la cual está totalmente ligada a sus estrategias de historia de vida y rasgos funcionales. Entender los roles funcionales que desempeñan las especies de coral es clave para comprender cuál es la dinámica funcional de los arrecifes después de un disturbio. En este sentido, es fundamental conocer cuál ha sido la dinámica de los arrecifes después de un disturbio, principalmente por: 1) cuáles son las especies que incrementan su abundancia después del disturbio y ,2) qué efectos tiene la reestructuración y patrones de dominancia del ensamble de especies de coral sobre la función de los arrecifes. Con esto, sabremos qué sitios mantienen una funcionalidad alta o estable en las comunidades coralinas, y, además, ayudara a identificar cuáles son los grupos de especies que aportan de manera relevante a la construcción del arrecife. La información generada puede ayudar a establecer planes de manejo y conservación de estos ecosistemas en el Caribe Mexicano.

1.3 Hipótesis

El cambio en la composición de los ensamblajes coralinos después de un disturbio ha reflejado una recuperación en la cobertura de coral, pero una baja recuperación funcional, debido a que la colonización del arrecife y dominancia de especies después del disturbio ha favorecido principalmente a corales no-constructores de arrecife.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Cuantificar los efectos de los cambios en la composición de los ensamblajes coralinos sobre la función de los arrecifes coralinos del Caribe Mexicano después de los Huracanes que impactaron en el 2005.

1.4.1 Objetivos específicos

- Buscar y sistematizar la información de la cobertura de coral, con base en una serie de criterios para la selección de sitios.
- Analizar si existe una recuperación en la cobertura de coral después del disturbio
- Cuantificar qué grupos de especies han mostrado una recuperación en su cobertura.
- Analizar qué efecto tiene la recuperación de diferentes especies de corales, sobre la función del arrecife.
- Investigar si la composición de corales y rasgos funcionales ha cambiado después del disturbio.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

El Caribe Mexicano está localizado en la parte septentrional del Sistema Arrecifal Mesoamericano. Los arrecifes del Caribe Mexicano se caracterizan por tener una geomorfología bien definida, en la cual corre una franja arrecifal paralela a las costas continentales del estado de Quintana Roo. Esta barrera es semicontinua (corriendo de cientos a miles de metros) y tiene un largo total aproximado de 400 km (Núñez-Lara et al., 2005). La franja arrecifal está separada de la costa por una laguna arrecifal, donde algunos autores han reconocido tres zonas arrecifales según sus características geomorfológicas: el arrecife posterior (back reef), la cresta arrecifal (reef crest) y el arrecife frontal (fore reef; Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, 2003; Núñez-Lara et al., 2005). Los arrecifes de la cresta arrecifal son someros y están expuestos a la energía del oleaje, éstos se encuentran dominados principalmente por una mezcla de los corales *A. palmata* y *Millepora complanata*. El arrecife frontal se puede encontrar en una zona entre los 10 y 20 metros, en donde se puede observar una alta riqueza de especies de corales; entre las principales encontramos a *A. cervicornis*, *Orbicella spp.*, *Pseudodiploria spp.*, *Montanastrea cavernosa*, entre otras (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, 2003). La condición oceanográfica predominante en la región es la corriente de Yucatán, que surge de la corriente del Caribe y llega a las costas de la Península de Yucatán (Anexo A), la corriente de Yucatán es una corriente cálida y fuerte con velocidades de hasta 2 m/s, que posteriormente ingresa al Golfo de México (Ochoa et al., 2001). Este sistema de corrientes presenta una dinámica oceánica compleja, con un amplio rango de escalas temporales y espaciales las cuales tienen implicaciones biológicas (Carrillo et al., 2015). Por su parte, existe un amplio gradiente de batimetría en donde se encuentran localizados los arrecifes del Caribe Mexicano, la cual puede variar desde 1 hasta los 25 metros (Anexo B).

2.2 Disturbios recientes en el Caribe Mexicano

Las costas del Caribe Mexicano han sido afectadas por diferentes disturbios en las últimas dos décadas. Uno de los impactos que tuvieron repercusiones sobre la salud de los arrecifes, fueron los huracanes Emily y Wilma (categoría 4 y 5 respectivamente), que impactaron los arrecifes del centro-norte del Caribe Mexicano en julio y octubre del 2005 respectivamente (National Hurricane Center, 2019). A pesar de no haberse registrado un disturbio de la misma magnitud después de estos huracanes, el estrés ha permanecido a causa de diversos disturbios. Por ejemplo, el Huracán Dean de categoría 5 impactó las

costas del centro y sur de Quintana Roo en el 2007 (National Hurricane Center, 2019), eventos severos de blanqueamientos en los años 2005, 2010 y 2015 (Eakin et al., 2010; Hughes et al., 2018a; Muñiz-castillo et al., 2019), a causa de un incremento de la temperatura media de la superficie del mar (Hughes et al., 2018a; Lough et al., 2018). Por otro lado, un estrés ambiental constante por efecto de la acidificación del océano (Hoegh-Guldberg et al., 2007), y el impacto antropogénico a escala local y global al que están expuestos estos ecosistemas (Suchley y Alvarez-filip, 2018; Lapointe et al., 2019). En términos generales, estos eventos han resultado en una reducción en la cobertura de coral a nivel regional, y por ende la funcionalidad de los arrecifes se ha visto afectada.

2.3 Base de datos histórica de cobertura de coral

Para reconstruir los cambios en la composición de los ensamblajes de corales y su efecto sobre la funcionalidad de los arrecifes a lo largo del Caribe Mexicano, se utilizó el Sistema de Información Arrecifal del Caribe (SIAC). El SIAC es una base de datos amplia, contiene información de literatura publicada y no publicada, así como de diferentes esfuerzos que se han hecho por diversos centros de investigación, y de organizaciones gubernamentales y no gubernamentales en la región del Caribe. Dentro del SIAC, la información que se consideró fue la referente a la cobertura de coral, y que ésta fuera a un nivel taxonómico fino (al menos a nivel de género). Para responder a la pregunta de investigación del presente estudio, se tomó en cuenta la información que contara con muestreos posteriores al impacto de los huracanes Emily y Wilma en el 2005, hasta el año 2018, considerado éste último como el estado actual de los arrecifes de la región. Para esto, fue importante considerar que para cada sitio existiera una longitud de tiempo mínima de ~10 años entre el primer y último muestreo, esto para observar cambios ecológicos perceptibles de los arrecifes (Gilmour et al., 2013; Perry y Alvarez-Filip, 2018a; Gouezo et al., 2019). En total se tiene información para 56 arrecifes a lo largo del Caribe Mexicano los cuales abarcan una amplia distribución espacial, cubriendo las tres sub-regiones identificadas (Norte, Centro y Sur), y los dos sistemas insulares (Cozumel y Banco chinchorro), además de comprender diferentes geomorfologías arrecifales (e.g. frontal, posterior, cresta; Núñez-Lara et al., 2005; Rioja-Nieto y Álvarez-Filip, 2019), y un amplio gradiente de profundidad (de 1 a 21 metros; Figura 2). Cada uno de los arrecifes cuenta con muestreos en diferentes años través del periodo de tiempo analizado, por lo tanto, en cada año tenemos un número de muestreos específico (Anexo C). Por ejemplo, existen sitios con muestreos recurrentes en la mayoría de los años (entre 2005 y 2018), mientras en el otro extremo hay sitios con solo dos muestreos en el periodo de tiempo, uno inmediato al periodo del disturbio y otro muestreo en el periodo actual (Anexo C). La base

de datos histórica de cobertura de coral mencionada anteriormente, forma parte de un proyecto que está en proceso actualmente, y ésta será de carácter público posterior a la finalización de dicho proyecto.

2.4 Potencial de función de las comunidades coralinas

La mayoría de la información de cobertura coralina se tiene a nivel de especie (46 especies). Para estimar la tasa de calcificación fue necesario recopilar datos publicados en la literatura; además, se realizó trabajo de campo para la recolecta de datos morfométricos de las diferentes especies de coral, estos últimos se utilizaron para estimar la tasa de calcificación y complejidad estructural. Además, se revisó literatura publicada y no publicada con el objetivo de recopilar información referente a los rasgos funcionales de cada especie, los cuales incluyen las estrategias y modo de reproducción y alimentación de cada especie. Por último, toda la información se utilizó junto con los datos de cobertura de coral para estimar el potencial de función de las comunidades coralinas del Caribe Mexicano mediante el Índice de Función Arrecifal y para investigar los cambios en la composición de los rasgos funcionales.

2.4.1 Tasas de calcificación

La tasa de calcificación a nivel de especie se calculó con base en información referente a los atributos morfológicos de cada especie, como lo propuesto por González-Barrios y Álvarez-Filip (2018). La tasa de extensión y la densidad del esqueleto de cada especie se obtuvo de literatura publicada. Para calcular la tasa de calificación se tomó en cuenta la morfología de las especies de coral, las cuales se agruparon según sus patrones geométricos de crecimiento y morfología (González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018): 1) crecimiento cilíndrico (ramosas y digitiformes), 2) crecimiento de ortoedro (foliosas) y 3) crecimiento de paraboloides (masivas; Anexo D).

2.4.2 Complejidad estructural a nivel de colonia

La complejidad estructural a nivel de colonia de coral fue medida siguiendo la metodología del Índice de rugosidad (Alvarez-Filip et al., 2011; Bozec et al., 2015b) y el tamaño (altura) de las colonias (González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018). El índice de rugosidad consiste en calcular la relación entre la distancia del contorno del inicio al fin de la colonia y el diámetro lineal del eje máximo de la colonia. Una colonia

totalmente plana tendrá un índice de rugosidad de 1, mientras que una colonia más compleja estructuralmente tendrá un valor mayor. Se tomó la información morfométrica utilizada para 562 colonias en González-Barrios y Álvarez-Filip (2018), donde se incluyeron 93 colonias más, sumando un total de 655 colonias repartidas en las 46 especies. En los casos donde no fue posible obtener la información de campo, se utilizó el mismo valor de la especie o grupo más relacionado (*e.g.* género, morfología). Al final se promedió el índice de rugosidad y el tamaño por cada especie.

2.4.3 Índice de Función Arrecifal

El Índice de Función Arrecifal (IFA) considera los atributos morfo-funcionales de las especies de corales, para estimar el potencial de función a nivel comunitario (González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018). Dicho índice considera la abundancia (cobertura de coral vivo) de las especies presentes en el sistema arrecifal, integrando la contribución a la tasa de calcificación, la rugosidad y altura de cada especie. Primero, cada variable es estandarizada como: $X = (x - \text{valor min}) / (\text{valor max} - \text{valor min})$, donde x es el valor de la tasa de calcificación, rugosidad y altura promedio de cada especie. Posteriormente, un Coeficiente funcional (Cf) es obtenido al promediar los tres valores estandarizados de cada métrica por especie. El IFA es obtenido mediante la sumatoria del producto de la abundancia (cobertura de coral vivo) y el Cf de cada especie presente en la comunidad de estudio, a través de la siguiente ecuación:

$$\sum((C_{cvi}/100) (C_{fi})) \quad (1)$$

donde C_{cvi} es el porcentaje de Cobertura de coral vivo de cada especie, y C_{fi} es el Coeficiente funcional de cada especie. Posteriormente, el resultado de esta ecuación es transformada a raíz cuarta para facilitar interpretación numérica. Donde un valor cercano a uno representa un arrecife con alto potencial funcional, mientras un valor cercano a cero es un arrecife con bajo potencial funcional (González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018). Para poner en contexto lo anterior, *Acropora palmata* es la especie con mayor Cf (0.98), por lo tanto, si tuviéramos un arrecife teórico dominado con un 80% de cobertura de esta especie, tendríamos un IFA del 0.78. Por el contrario, si tuviéramos un 80% de cobertura de *Porites astreoides* ($Cf = 0.18$), tendríamos un IFA del 0.14. El valor de cada métrica utilizada para calcular el Coeficiente funcional de cada especie se encuentra en el anexo E.

2.5 Efecto de los cambios en la composición de los ensamblajes de corales sobre la función de los arrecifes

Para evaluar los efectos de los cambios en la composición de los ensamblajes coralinos después del disturbio se clasificaron las especies de coral en cinco grupos morfo-funcionales basados principalmente en sus estrategias de historia de vida y rasgos funcionales (González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018; Darling et al., 2012; Estrada-Saldivar, 2018): 1) *Acropora* spp. (n= 3), especies ramosas importantes para la construcción arrecifal que proveen alta estructura tridimensional al ecosistema; 2) *Orbicella* spp. (n= 3), especies masivas importantes para la construcción arrecifal y la complejidad estructural creando una gran variedad de hábitats; 3) Masivas (n= 14), especies masivas secundarias para la construcción arrecifal y proveen tridimensionalidad al arrecife; 4) Foliosa-digitiforme (n= 8), especies que contribuyen a la complejidad tridimensional del arrecife a pequeñas escalas creando micro-hábitats para una gran variedad de especies asociadas, son susceptibles a romperse creando la formación de pedacería (*rubble*; Dunn et al., 2017); y 5) especies no-constructoras de arrecife (n= 19), generalmente conocidas como oportunistas, exitosas en colonizar sitios perturbados y en ser tolerantes al estrés ambiental (Anexo F; Darling et al., 2012).

Teniendo en cuenta que las series de tiempo analizadas en cada arrecife varía en el número de muestreos por año (ver sección 2.3), se decidió utilizar dos aproximaciones complementarias para evaluar los cambios en la cobertura y la función de los arrecifes después del disturbio. La primera aproximación, considera únicamente el primer y último año de la serie de tiempo para cada sitio. En este caso, el primer muestreo disponible inmediatamente después del disturbio, comparado con el más reciente. Por lo tanto, se definieron dos periodos dependiendo de la información disponible para cada sitio: “post-disturbio” que va entre los años 2005 y 2008; y el periodo “actual” que comprende del año 2016 al 2018. Mediante esta aproximación se realizaron pruebas *t-student* para comparar la cobertura de coral total, el Índice de Función Arrecifal (IFA) y la cobertura de cada grupo morfo-funcional entre los dos periodos. Además, para investigar los cambios anuales del porcentaje de cobertura de coral y el índice de Función Arrecifal para cada arrecife, se ajustaron tasas de cambio anuales entre el periodo del post-disturbio y actual, calculada como:

$$\delta = \frac{\log(V_f) - \log(V_0)}{t} \quad (2)$$

donde δ es la tasa logarítmica, V_f es el valor final de la cobertura de coral vivo, o del Índice de Función Arrecifal para cada sitio, definido como “periodo actual” y V_0 su valor inicial, definido como “periodo post-

disturbio”, después de un tiempo t específico por sitio. Posteriormente, se utilizó la tasa de cambio i (la reportada en resultados) para investigar dichos cambios:

$$i = (e^{\delta} - 1) * 100 \quad (3)$$

donde se interpreta δ como la tasa de cambio porcentual acumulativo. Además, la relación entre las tasas de cambio anuales de la cobertura de coral total y el IFA se ajustó con un modelo lineal. Conjuntamente, se aplicó una prueba *t-student* para demostrar diferencias entre las tasas de cambio anuales de la cobertura de coral total y el IFA. Por último, mediante la tasa de cambio i , se evaluaron los cambios en la cobertura de coral para cada uno de los grupos morfo-funcionales.

Para la segunda aproximación, con la finalidad de investigar las tendencias a nivel regional a través de la serie de tiempo (14 años), se tomó en cuenta toda la información disponible para todos los sitios, independientemente de cuándo y cuantas veces fueron muestreados (ver Anexo C), para: 1) el porcentaje de la cobertura de coral, 2) el IFA, y 3) para cada grupo morfo-funcional. En este sentido, para la cobertura de coral total y el IFA se ajustaron Modelos Aditivos Generalizados (GAMs, por sus siglas en ingles), los cuales son utilizados para estimar tendencias como funciones suaves del tiempo (Dominici et al., 2002; Wood, 2017; Simpson, 2018; Wilson et al., 2019). Los GAMs son modelos estadísticos flexibles para realizar análisis en estudios de series de tiempo que no se ajustan a la linealidad (Simpson, 2018; Wilson et al., 2019), ya que utilizan métodos para determinar la complejidad de la tendencia ajustada, identificando periodos de cambio temporal significativo (Wood, 2017; Simpson, 2018). La ventaja de utilizar un GAM, es que no se restringe a solo ajustar tendencias lineales, sino también, tiene la flexibilidad de ajustarse a la forma propia de los datos. La manera típica de ajustar un GAM se muestra en la siguiente ecuación:

$$y_t = \beta_0 + f(x_t) + \varepsilon_t \quad (4)$$

donde el efecto lineal del tiempo t (la parte $\beta_1 x_t$) ha sido reemplazado por una función suave del tiempo (*smooth function*), $f(x_t)$. Esta función suave $f(x_t)$ se logra a partir de una base, la cual es un conjunto de funciones que abarcan un grupo de suavidades. Las funciones en la base son conocidas como “funciones base” (*basis functions*; Wood, 2017; Simpson, 2018; Pedersen et al., 2019), donde $b_j(x_t)$ es la j th *basis function* de x_t , la *smooth function* $f(x_t)$ puede ser representada como el peso de la suma de las *basis function*:

$$f(x_t) = \sum_{j=1}^k b_j(x_t) \beta_j \quad (5)$$

donde β_j es el peso aplicado para la j th *basis function*. En este sentido se ajustó el siguiente modelo para estimar la dinámica de la cobertura de coral total después del disturbio, como:

$$\text{Cobertura total} = \beta_0 + f(\text{año}_t) + \varepsilon_t \quad (6)$$

De igual forma se ajustó el siguiente modelo para estimar la dinámica funcional (mediante el IFA) después del disturbio, como:

$$\text{IFA} = \beta_0 + f(\text{año}_t) + \varepsilon_t \quad (7)$$

Además, para analizar cuáles fueron los grupos morfo-funcionales que incrementaron su cobertura después del disturbio, se ajustaron Modelos Aditivos Generalizados Jerárquicos (HGAMs, por sus siglas en inglés). Los HGAMs a diferencia de los GAMs, que solo estima la relación entre una variable predictora y respuesta, el HGAM asigna una estructura donde la variable respuesta se organiza en grupos, y las relaciones entre la variable predictora y la respuesta puede variar entre ellos. El HGAM permite ajustar un suavizante (*smooth function*) específico por grupo, totalmente independiente de la tendencia de cobertura total o de su *smooth function* (Pedersen et al., 2019). En este sentido, el modelo que se ajustó para conocer la dinámica de la cobertura de coral para cada Grupo Morfo-funcional (GMF) después del disturbio, se estimó como:

$$\text{Cobertura GMF}_i = \beta_0 + f_{\text{GMF}_i}(\text{año}_t) + \varepsilon_t \quad (8)$$

Por último, con el propósito de complementar la información que nos brindan los GAMs y HGAMs, se ajustó un modelo lineal para la cobertura de coral total (previamente transformada a raíz cuadrada), el Índice de Función Arrecifal, y para la cobertura de los grupos morfo-funcionales. Los modelos ajustados fueron los siguientes:

$$\text{Cobertura total} = \beta_0 + \beta_{1x_t} + \varepsilon_t \quad (9)$$

$$\text{IFA} = \beta_0 + \beta_{1x_t} + \varepsilon_t \quad (10)$$

$$\text{Cobertura GMF}_i = \beta_0 + \beta_{1\text{GMF}_i} + \varepsilon_t \quad (11)$$

2.6 Cambios en los patrones de dominancia de especies

Para conocer cómo han cambiado los patrones de dominancia de especies a lo largo de Caribe Mexicano después del disturbio, se investigó si hubo cambios en la dominancia de especies para cada uno de los

arrecifes y con esto tener una perspectiva a nivel regional. Se identificaron las especies dominantes para cada uno de los sitios y se clasificaron en grupos morfo-funcionales (*Acropora* spp, *Orbicella* spp, Masivos, Folioso-Digitiforme, No-constructores); y se cuantificó cuál es el grupo morfo-funcional con mayor porcentaje de abundancia relativa para cada uno de los 56 arrecifes en ambos periodos (post-disturbio y actual).

2.7 Cambios en la composición de especies y rasgos funcionales

Dado que el enfoque de la diversidad funcional ha traído particular atención para explorar cómo las comunidades coralinas responden después de un disturbio (Denis et al., 2017; Hughes et al., 2018b), en este estudio se investigaron los cambios en la composición de especies y los rasgos funcionales de los corales mediante el análisis de Community-Weighted Means (CWM; Lavorel et al., 2008). Desde un punto de vista ecológico, ésta métrica considera los rasgos de las especies dominantes en una comunidad, que en gran medida determinan los procesos ecosistémicos ésta (Ricotta y Moretti, 2011). Para analizar dichos cambios, se utilizó la primera aproximación (comparación de medias entre el periodo post-disturbio y actual, ver sección 2.5). Los rasgos de los corales que se utilizaron influyen en diferentes procesos: 1) los patrones de crecimiento, que permiten conocer cuál es la acreción y regeneración del arrecife (Todd, 2008), y cómo influye en los balances de carbonato en el arrecife (Perry et al., 2012), 2) la complejidad estructural, indica el tipo de arreglo de la estructura de carbonato de un arrecife, al igual que la provisión de hábitat que brinda a las especies asociadas (Graham y Nash, 2013), 3) las estrategias de reproducción, brinda información referente a la conectividad entre arrecifes la cual influye en su recuperación y capacidad de resiliencia (Darling y Côté, 2018) y, 4) el tamaño del coralito que permite conocer cuál es la capacidad de capturar nutrientes, que se vuelve fundamental por la ausencia de simbioses (Porter, 1976; Tabla I). Esta información de rasgos a nivel de especie se obtuvo de diferentes fuentes (Riddle, 2008; Perry et al., 2012; Madin et al., 2016; González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018). Una vez, compilada la información de los rasgos funcionales, se aplicó el CWM el cual proporciona un valor de i rasgo para cada arrecife, ponderado por la abundancia total de cada taxón mediante la siguiente ecuación:

$$CWM = \sum_{i=1}^S p_i x_i \quad (6)$$

donde CWM es el Community-Weighted Mean de x rasgo, p_i es la abundancia relativa de la especie i ($i = 1, 2, \dots, S$), y x_i es el valor del rasgo de la especie i . Con la finalidad de explorar los cambios en la composición de rasgos entre ambos periodos de una manera visual, se realizaron análisis de componentes principales.

Tabla 1. Rasgos funcionales de los corales y su contribución funcional al arrecife.

Tipo de rasgo	Rasgo funcional	Contribución funcional
Patrones de crecimiento	Densidad esquelética (g cm^{-3})	Acreción de la estructura de carbonato
	Extensión esquelética ($\text{cm}^2 \text{año}^{-1}$)	Acreción de la estructura de carbonato; regeneración del arrecife
	Tasa de calcificación ($\text{CaCO}_3 \text{ m}^2 \text{año}^{-1}$)	
Complejidad estructural	Rugosidad	Acreción de la estructura de carbonato; Provisión de hábitat
	Altura	
Estrategias de reproducción	Incubadores	Diversidad genética, conectividad, recuperación y regeneración del arrecife
	Desovadores	
	Mixto	
Alimentación	Ancho del coralito	Captura de nutrientes

Capítulo 3. Resultados

3.1 Cambios en la cobertura de coral y el Índice de Función Arrecifal

A nivel regional se muestra el porcentaje de cambio anual de cobertura de coral y el Índice de Función Arrecifal (IFA) para los 56 arrecifes del Caribe Mexicano (Figura 2a). El cambio del porcentaje de cobertura de coral refleja una mayor de tasa promedio de recuperación anual para los sitios de la región ($2.0\% \pm 2.3$; Figura 2b), a diferencia de la tasa de cambio anual que presentó el RFI ($0.6\% \pm 0.1$; Figura 2c). A su vez, se muestra una relación positiva entre el porcentaje de cambio anual de la cobertura y el IFA ($y = 0.041 + 0.27x$; $r^2 = 0.45$; $p < 0.001$; Anexo G). La prueba *t-student* muestra diferencias estadísticamente significativas entre el cambio anual del porcentaje de cobertura de coral y el cambio anual del IFA ($t = 4.3$, $g.l. = 110$, $p < 0.001$). Por otro lado, en el periodo post-disturbio (2005-2007), la cobertura promedio en el Caribe Mexicano era de $9.15\% \pm 4.61$, actualmente (2016-2018) los arrecifes tienen una cobertura de $14.84\% \pm 7.14$ lo que representa un 62.18% de incremento relativo. A su vez, el IFA tenía un promedio de 0.36 ± 0.08 en el periodo post-disturbio (2005-2007), actualmente, el IFA tiene un promedio de 0.41 ± 0.07 (2016 – 2018), esto representa un incremento relativo del 13.88%. Además, las diferencias entre ambos periodos son significativas tanto en términos de cobertura de coral vivo ($t = -5.457$, $g.l. = 55$, $p < 0.001$) como del IFA ($t = -3.859$, $g.l. = 55$, $p < 0.001$). Sin embargo, al contrastar las tendencias de ambas métricas mediante los Modelos Aditivos Generalizados (GAMs), la cobertura de coral muestra una recuperación mayor ($r^2 = 0.1$, $p = 0.001$, $n = 254$ observaciones), en comparación con el IFA ($r^2 = 0.04$, $p < 0.001$, $n = 254$ observaciones) que muestra una tendencia de incremento baja (Figura 3, Anexo H e I). En el caso de los modelos lineales para estimar la dinámica de la cobertura de coral total ($y = -124.73 + 0.063x$; $r^2 = 0.07$; $p < 0.001$) y el IFA ($y = -7.58 + 0.003x$; $r^2 = 0.04$; $p < 0.001$) coinciden con lo encontrado con los GAMs, mostrando un mayor incremento de la cobertura de coral sobre el IFA (Anexo J).

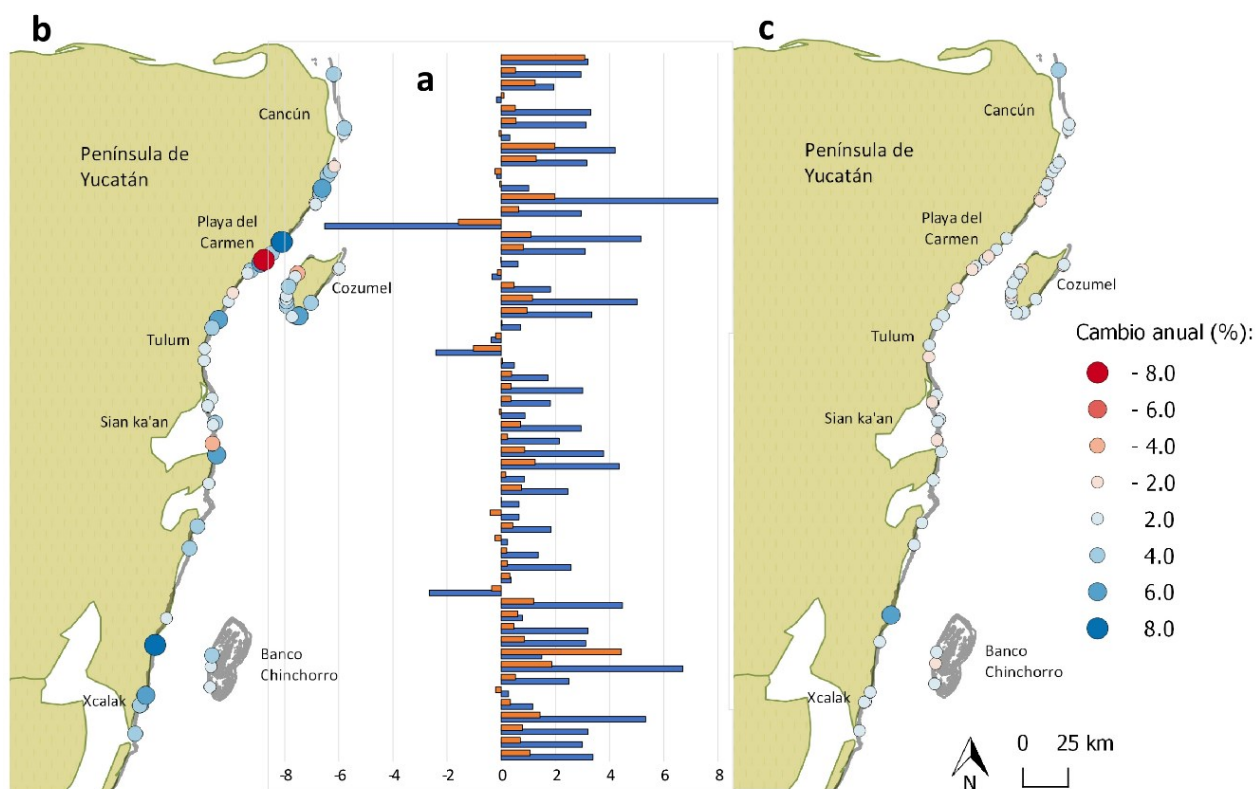


Figura 2. Tasa de cambio anual para los 56 arrecifes después del disturbio para (a) el porcentaje de cobertura de coral (barras azules) e Índice de Función Arrecifal (barras naranjas). El tamaño y color del punto en los mapas muestra el cambio anual para la cobertura de coral (b) y el Índice de Función Arrecifal (c).

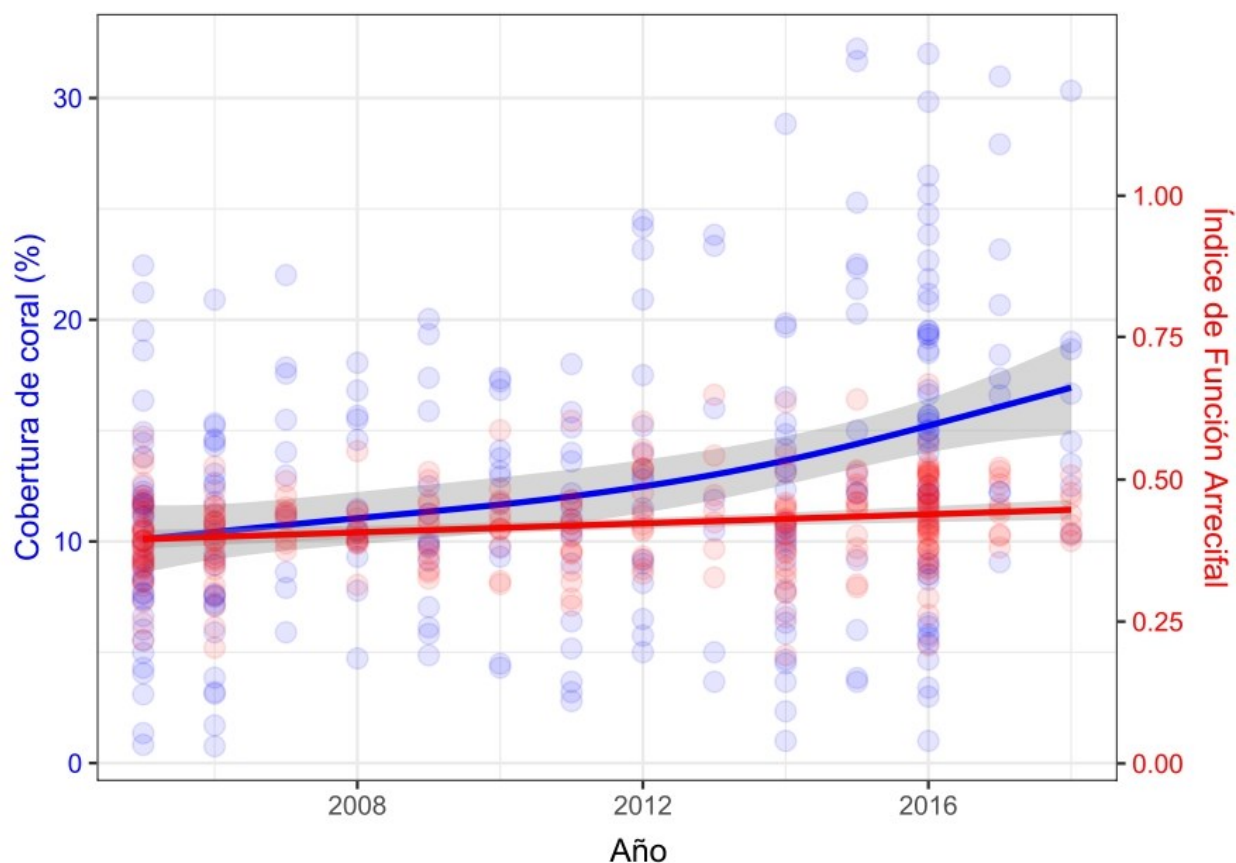


Figura 3. Dinámica del porcentaje de cobertura de coral (Azul) y el Índice de Función Arrecifal (rojo) a través del tiempo. Los puntos representan una observación de un arrecife en un año. Las bandas sombreadas de cada tendencia muestran los intervalos de confianza aproximados al 95% de confiabilidad.

3.2 Cambios de la abundancia de los Grupos Morfo-Funcionales

Los análisis de la cobertura de coral de los grupos morfo-funcionales muestran cambios significativos para el grupo de los no-constructores de $3.6\% \pm 3.1\%$ a $5.0\% \pm 4.7\%$ ($t = -3.761$, g.l.=55, $p < 0.001$), seguidos del grupo de los foliosos-digitiformes de $0.6\% \pm 1.4\%$ a $2.3\% \pm 5.0\%$ ($t = -3.690$, g.l.= 55, $p < 0.001$). Por otro lado, el grupo de las especies constructoras como *Acropora* spp. cambió de $0.1\% \pm 0.5\%$ a $0.5\% \pm 2.9\%$ y el grupo de *Orbicella* spp. incrementó de $2.3\% \pm 4.4\%$ a $2.8\% \pm 5.8\%$, sin embargo, estos cambios no fueron significativos, lo mismo ocurrió en las especies del grupo de masivas ($2.4\% \pm 2.6$ a $2.7\% \pm 3.2$). Por otro lado, la tasa de cambio anual en la que los diferentes grupos morfo-funcionales han cambiado su abundancia entre los dos periodos ha variado, el grupo con la mayor tasa de cambio anual de cobertura fueron los foliosos-digitiformes con $8.0\% \pm 11.0$. El grupo de los ramosos (*Acropora* spp.) muestra una tasa de cambio anual de 3.7 ± 15.0 , sin embargo, esto es producto de la poca abundancia que registran estos

grupos desde el periodo del post-disturbio al actual. Los grupos de *Orbicella* spp. y masivos no mostraron cambios anuales sustanciales al igual que los no-constructores ($2.3\% \pm 9.0\%$; $2.2\% \pm 9.9\%$; $1.3\% \pm 3.6\%$ respectivamente), a pesar de que, estos últimos (no-constructores), como se mostró mediante la prueba *t-student*, han incrementado significativamente su abundancia. A su vez, las tendencias en el porcentaje de cobertura para los grupos morfo-funcionales mediante los modelos aditivos generalizados jerárquicos (HGAMs), no muestran una tendencia de recuperación para *Acropora* spp. ($p= 0.216$), *Orbicella* spp. ($p= 0.287$), y masivos ($p= 0.286$), a diferencia del grupo de folioso-digitiforme ($p< 0.001$) y los no-constructores ($p< 0.001$; Figura 4; Anexo K) que mostraron un incremento en su abundancia, lo que concuerda con la primera aproximación de comparación entre las medias entre ambos periodos (post-disturbio y actual). La regresión lineal ajustada para ver la dinámica de la cobertura de coral para cada grupo morfo-funcional (Anexo L) coincide con lo encontrado con el HGAM y con las *pruebas t-student*.

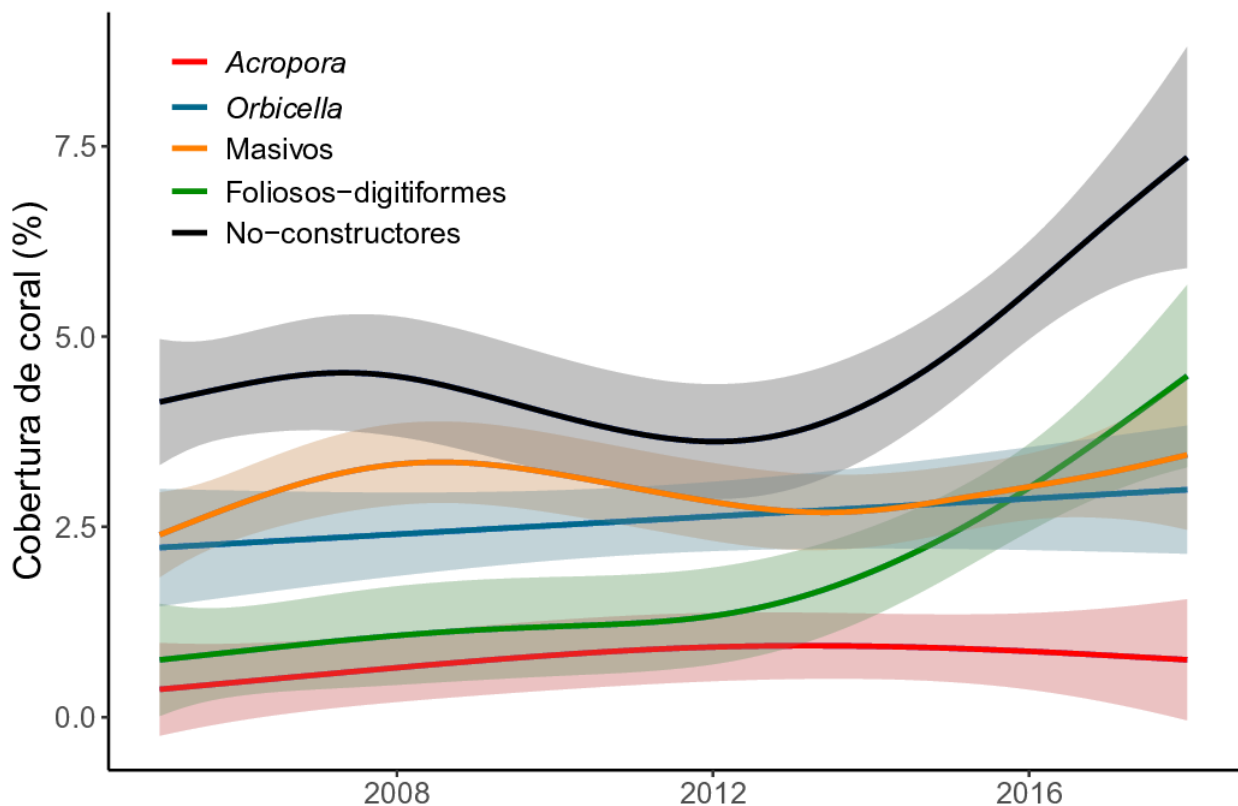


Figura 4. Dinámica de la cobertura de coral de los grupos morfo-funcionales después del disturbio. Cada línea sólida representa el porcentaje de cobertura de coral, mientras la parte sombreada representa el intervalo de confianza al 95% del HGAM ajustado para cada grupo: *Acropora* spp. (rojo), *Orbicella* spp. (azul), Masivo (naranja), Folioso-digitiforme (verde) y no constructores (negro).

3.3 Cambios en los patrones de dominancia de especies

Los patrones de dominancia para el periodo post-disturbio (2005-2007) eran liderados por el grupo de los no-constructores (50%, n= 28; Figura 5). El segundo grupo dominante en este periodo era el grupo de los masivos con 26.8% (n=15), seguido de los corales constructores del género *Orbicella* spp. con 19.7% (n=11). Mientras los corales constructores del género *Acropora* spp., al igual que el grupo de los foliosos-digitiformes solo dominaban el 1.8 % (n=1) de los arrecifes. En el periodo actual, los patrones de dominancia no han cambiado de manera sustancial, el grupo de los corales no constructores permanecen como el grupo dominante, con un 51.8% (n= 29) de los arrecifes dominados. Mientras que el grupo de las especies del género *Orbicella* spp. disminuyó su dominancia a un 12.5% (n= 7) de los arrecifes, al igual que el grupo de los masivos con un 25% (n= 14). Las especies del género *Acropora* spp. permanecen dominando solo el 1.8% (n=1) de los arrecifes. En contraste con el grupo de los foliosos-digitiforme que aumentó su dominancia a un 8.9 % (n= 5) de los arrecifes (Figura 5). Cabe resaltar que cuatro de los cinco arrecifes dominados actualmente por este grupo se encuentran en Cozumel (Anexo M). Por otro lado, el análisis de los cambios en la composición de especies y rasgos funcionales dentro de los arrecifes muestra que no existen cambios radicales entre los periodos del post-disturbio y el actual (Figura 6). Pocos arrecifes en el periodo actual, respecto al periodo del post-disturbio, han mostrado tener una mayor disparidad en cuanto a la composición de especies y rasgos funcionales (Figura 6).

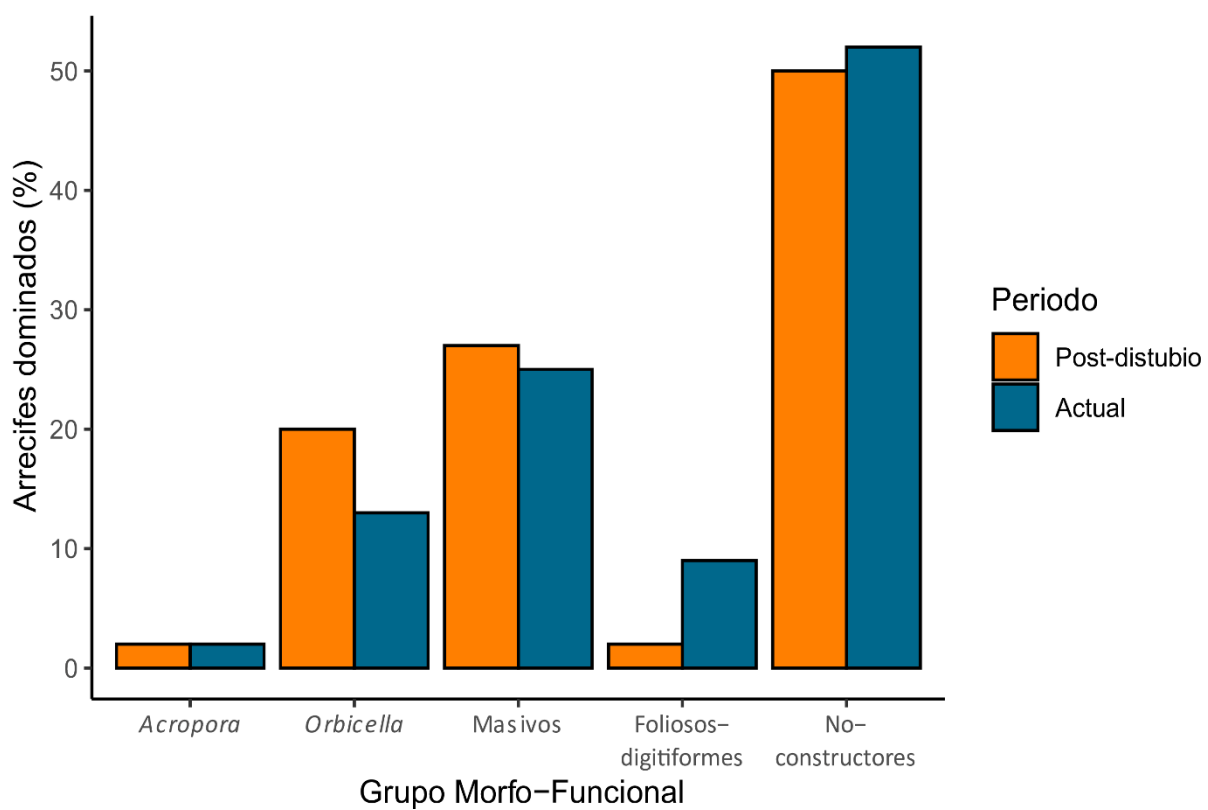


Figura 5. Patrones de dominancia de los grupos morfo-funcionales en los 56 sitios del Caribe Mexicano los cuales son liderados principalmente por especies no-constructoras de arrecife. Las barras naranjas indican el porcentaje de sitios que domina en el periodo post-disturbio, y las azules en el actual.

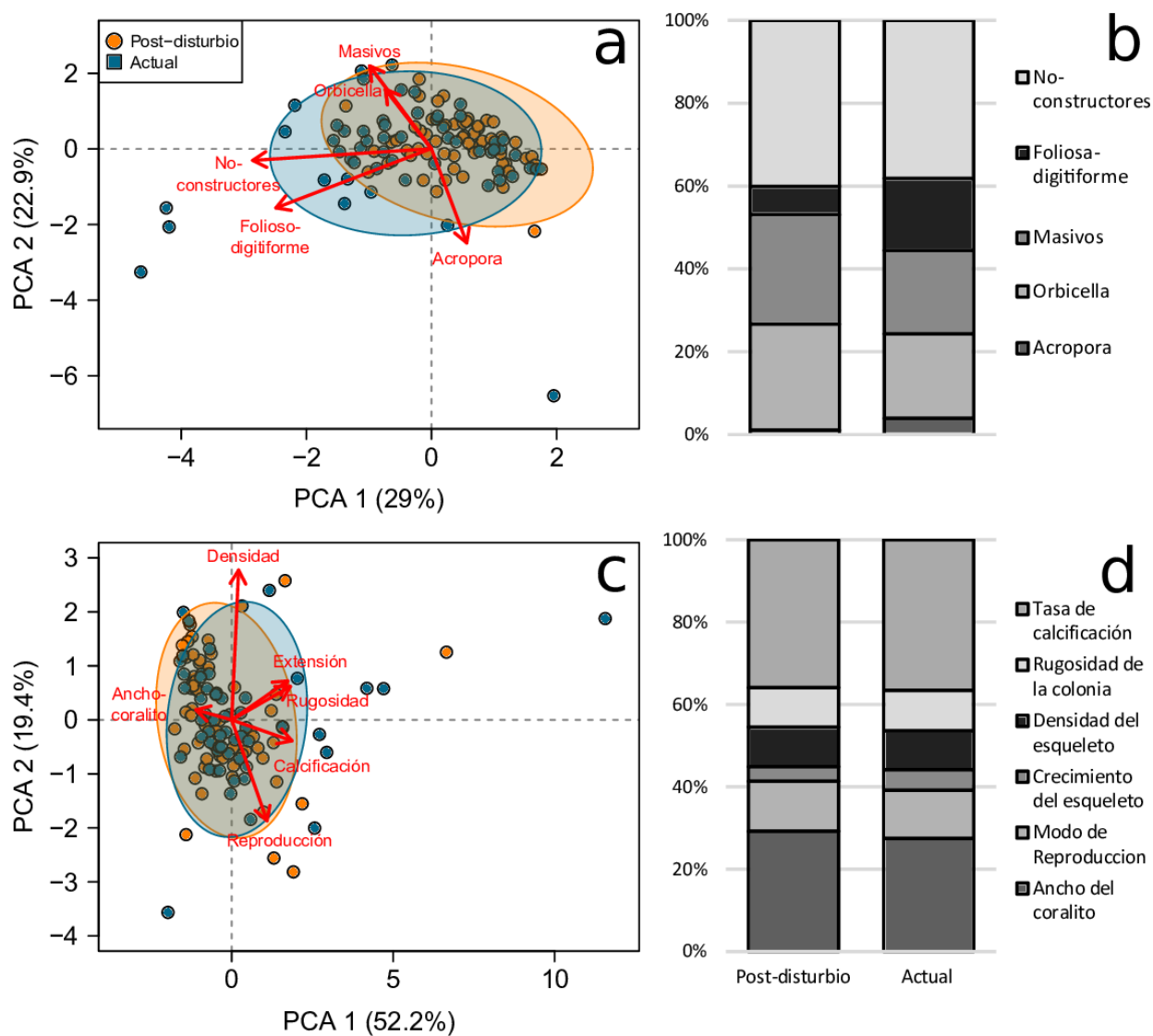


Figura 6. Cambios en la composición de especies y rasgos funcionales para los 56 arrecifes (puntos individuales) del Caribe Mexicano en el periodo del post-disturbio (Naranja) y actual (Azul) mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP). a) composición de los ensamblajes de especies. b) Abundancia relativa de los diferentes grupos morfo-funcionales para ambos periodos. c) composición de los rasgos funcionales con los Community-Weighted Means (CWM). d) contribución relativa de cada rasgo funcional mediante los CWM en ambos periodos. Las elipses de los ACPs muestran el 95% de similitud entre los arrecifes de cada periodo.

Capítulo 4. Discusión

La recuperación de la cobertura de coral de un arrecife después de un disturbio está ligada a la capacidad de recuperación de los diferentes grupos de especies de corales en la comunidad. Ésta dinámica, determina la capacidad de mantener las funciones geo-ecológicas de los arrecifes coralinos en un contexto de rápida degradación ambiental y cambio climático (Perry y Alvarez-Filip, 2018a; Robinson et al., 2019). Nuestros resultados sugieren que, los arrecifes analizados (n=56) a lo largo del Caribe Mexicano, se encuentran en un periodo de estasis funcional desde el periodo post-disturbio (2005) hasta el periodo actual (2018). Lo anterior a pesar del reciente incremento en el porcentaje de cobertura de coral (de 9.15% a 14.84%). Estos resultados se deben a que el incremento de cobertura de coral ha sido principalmente por especies no-constructoras de arrecife (de 3.6 a 5%), mientras que las especies constructoras de arrecife han mostrado muy poca recuperación en su cobertura (*Acropora* de 0.1 a 0.5%, y *Orbicella* de 2.3 a 2.8%). La dinámica de la recuperación de la cobertura de coral de los diferentes grupos morfo-funcionales después del disturbio, hasta la actualidad, ha dejado una dominancia de especies no-constructoras de arrecife (dominando ~50% de los arrecifes). Esto conlleva a tener una funcionalidad lejos del potencial funcional histórico que tenían los arrecifes del Caribe (Estrada-Saldivar, 2018), comprometiendo la función de las comunidades coralinas de la región en términos de la capacidad de construir arrecife.

4.1 Efecto de los cambios en la composición de los ensamblajes coralinos sobre la función de los arrecifes

Con base en estudios previos realizados en el Caribe, conocemos que la cobertura de coral ha venido a la baja de manera significativa desde finales de los 1970s (Gardner et al., 2005; Jackson et al., 2014), principalmente por la pérdida de especies constructoras de arrecife (*Acropora* spp; *Orbicella* spp.). Esto ha tenido consecuencias negativas sobre la funcionalidad de los arrecifes, por ejemplo, en un declive en la complejidad estructural (Alvarez-Filip et al., 2009b), y de los presupuestos de carbonatos (Perry et al., 2013). En este estudio, analizamos cuál ha sido la dinámica funcional de los arrecifes del Caribe Mexicano después de los impactos de dos huracanes y eventos de blanqueamiento coralino que afectaron a los arrecifes coralinos. Estos tuvieron una baja significativa de la cobertura de coral promedio, del mismo modo, una modificación en la composición de las comunidades coralinas. Para contextualizar lo anterior, los arrecifes de Cozumel contaban con alto potencial funcional en un periodo de pre-disturbio a los

impactos en el 2005, donde el porcentaje de cobertura de coral era de 25%, y un Índice de Función Arrecifal (IFA) de 0.48; esto, gracias a que existía una cobertura alta de especies constructora del género *Orbicella* spp., especies constructoras secundarias del grupo foliosa-digitiforme (e.g. *P. porites*, *A. teunifolia*), y especies masivas como *Pseudodiplorira strigosa* y *Montastraea cavernosa* (Álvarez-Filip et al., 2009a). Posterior al disturbio en Cozumel, hubo una reducción significativa de especies del grupo folioso-digitiforme (*Porites* digitiforme, *Agaricia teunifolia*), y de especies del género *Orbicella* y *Montastrea cavernosa*, lo cual altero la funcionalidad de los arrecifes. Por otro lado, históricamente existía un mayor número de arrecifes con un alto potencial funcional en el Caribe debido a la dominancia de especies constructoras (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, 2003; Gardner et al., 2003). Por ejemplo, en 1985, los arrecifes de la parte del posterior (*backreef*) y cresta arrecifal (*reefcrest*) en el norte de Quintana Roo, tenían una cobertura de coral promedio del 33% y un IFA de 0.57; estos altos valores del IFA reflejan un estado de condición de arrecifes sanos, con un alto potencial funcional debido a la dominancia de especies constructoras del género *Acropora* (Estrada-Saldivar, 2018; Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, 2003). Por otro lado, en los arrecifes de Bonaire (Antillas holandesas), se analizó la dinámica de la cobertura de coral (entre 2003 y 2017), en este periodo aconteció un huracán y un blanqueamiento que impactaron la región, encontrando un declive de cobertura, principalmente de especies masivas constructoras (e.g. *Orbicella* spp., *Montastrea cavernosa*, entre otras). Sin embargo, los monitoreos realizados en 2017 en la misma zona de estudio, se ha descrito una recuperación de especies masivas constructoras, alcanzando una cobertura promedio total similar a la registrada antes de los impactos del huracán y el blanqueamiento (Steneck et al., 2019). En términos funcionales, a pesar de que no lo midieron directamente, muy probablemente hayan alcanzado valores altos del IFA muy cercanos a un periodo de pre-disturbio, debido a la recuperación de especies constructoras. En nuestro estudio, a diferencia de los mencionados anteriormente, calculamos un promedio de cobertura de coral 9.15% para el periodo del post-disturbio (2005-2007), y un 14.84% para el periodo actual (2016 – 2018), lo que representa un valor del IFA del 0.36 para el periodo post-disturbio y un 0.41 para el actual. Estos valores bajos del IFA son explicados principalmente por dos puntos, el primero, es que la cobertura de coral no ha alcanzado valores históricos a un periodo de pre-disturbio, y segundo, pero con mayor relevancia, a la dominancia de especies no constructoras de arrecife (e.g. *P. astreoides*, *A. agaricites*). En este sentido, al comparar los valores actuales del IFA (0.41) con valores históricos (e.g. 0.57 reportados por Estrada-Saldivar, 2018), o con arrecifes que han recuperado abundancia de especies constructoras (Steneck et al., 2019), es evidente la gran disparidad en cuanto al potencial funcional que nos brinda un arrecife actual en el Caribe Mexicano. Esta baja recuperación funcional propicia una pérdida de hábitat para una gran diversidad de organismos asociados (Rogers et al., 2014), tal como una lenta acreción de la matriz arrecifal, lo cual aumenta la

vulnerabilidad de estos arrecifes a ser afectados en un futuro por el incremento en el nivel del mar (Perry et al., 2018b).

4.2. Estrategias de historia de vida y rasgos funcionales de los corales ligados a su recuperación

El tipo de rasgos funcionales y las estrategias de historia de vida de los corales presentes en una comunidad influye directamente sobre la capacidad de recuperación después de un disturbio (Mouillot et al., 2013; Kayal et al., 2018; Zawada et al., 2019). El grupo de los corales no-constructores de arrecife está asociado con condiciones de estrés ambiental (Darling et al., 2012), mostrando una alta tasa de recuperación después de eventos de blanqueamiento y estrés inducido por impactos antropogénicos (e.g. pesquería; Darling et al., 2013). Además, por sus características morfológicas (colonias masivas pequeñas e incrustantes) suelen presentar un menor daño a disturbios hidrodinámicos (e.g. huracanes; Zawada et al., 2019; Madin y Connolly, 2006). La suma de estos factores les ha permitido colonizar rápidamente espacios disponibles en el arrecife (Green et al., 2008; Edmunds, 2010), y, por ende, llegar a ser el grupo dominante actualmente en la región del Caribe Mexicano. En el caso contrario, el grupo de especies de morfología ramosa (*Acropora*), presenta una mayor vulnerabilidad después de un disturbio mecánico a consecuencia de tormentas y huracanes (Madin y Connolly, 2006; Zawada et al., 2019), y ha mostrado una lenta recuperación seguida de impactos antropogénicos (Darling et al., 2013). Estos factores han propiciado a que este grupo no hayan tenido una recuperación en el Caribe Mexicano (Rodríguez-Martínez et al., 2014), y consecuentemente, una baja recuperación funcional debido a ser el grupo que más contribuye a los procesos de construcción arrecifal. El grupo de los foliosos-digitiformes, al igual que los ramosos, presenta una alta vulnerabilidad después de un disturbio mecánico (Madin y Connolly, 2006; Zawada et al., 2019), sin embargo, de acuerdo con nuestros datos, ha mostrado un incremento significativo en su abundancia, principalmente por dos factores, el primero, la ausencia de otro disturbio mecánico en la región con la misma magnitud que los huracanes Emily y Wilma en el 2005, y Dean en el 2007, y, el segundo, por su estrategia reproductiva (principalmente incubadores), así como tener una alta tasa de reproducción asexual, mediante la fragmentación (Potts et al., 1985). El incremento en la abundancia del grupo folioso-digitiforme propicia a la recuperación de ciertas funciones clave en el arrecife, por ejemplo, proveer de hábitat a una gran diversidad de especies asociadas de tallas pequeñas (Dunn et al., 2017; Riviera Garibay, 2018), y propiciar un poco a la acreción del arrecife a largo plazo, debido a que son susceptibles a romperse y generar pedacearía (*rubble*) constantemente. Por último, el grupo de *Orbicella* spp. y el grupo de los

masivos, debido a sus características morfológicas, son menos susceptibles a presentar daños después de un disturbio hidrodinámico (Madin y Connolly, 2006), a diferencia de las especies de morfología ramosa y foliosa-digitiforme. Aun así, no han mostrado tener un incremento en su abundancia debido a que tienen una tasa de crecimiento lento (Darling et al., 2012), y suelen mostrar afectaciones negativas después de impactos inducidos por estrés ambiental (e.g. blanqueamiento; Darling et al., 2013). Ésta dinámica de los grupos morfo-funcionales, inducida por múltiples disturbios, ambientales o antropogénicos, ha provocado que el grupo de especies no-constructoras de arrecife, por sus estrategias de historia de vida y rasgos funcionales, se conviertan en el grupo dominante, y por caso contrario, una disminución en la abundancia, y dominancia, de especies constructoras clave de arrecife (*Acropora* spp y *Orbicella* spp.), lo que deriva en una pérdida de funciones clave en el arrecife.

4.3 Patrones de dominancia de especies no-constructoras de arrecife

En el Caribe, los incrementos en la cobertura de especies no-constructoras de arrecife, y su tendencia a ser el grupo dominante, van más allá del periodo que comprende este estudio (Aronson et al., 2014; Toth et al., 2014, 2019). Existe poca evidencia de que los corales oportunistas (no-constructores) hayan sido dominantes en registros pasados (e.g. Pleistoceno, Holoceno medio, Toth et al., 2019; Pandolfi y Jackson, 2006); no obstante, en la región del Caribe se han mostrado como el grupo dominante en las últimas décadas (Kuffner y Toth, 2016). La pérdida de especies constructoras como *Acropora* spp. a finales de los 1970s dejó nichos disponibles que han sido colonizados por especies no-constructoras de arrecife (e.g. *P. astreoides*, *A. agaricites*; Green et al., 2008; Edmunds, 2010). En nuestro estudio, encontramos una alta dominancia de especies no-constructoras (~50% de los arrecifes) en ambos periodos de estudio (post-disturbio y actual; ver Figura 5), lo cual coincide con otras regiones del Caribe que han mostrado la misma tendencia (Perry et al., 2015). El único grupo que ha mostrado un incremento en el número de arrecifes que domina, además de los no-constructores, son los foliosos-digitiformes (de 1 a 5 arrecifes dominados); sin embargo, en una localidad muy específica (Sur de Cozumel; ver Anexo M). Como consecuencia de los patrones de dominancia de especies no-constructoras, la composición de especies en ambos periodos de estudio no mostró cambios de manera sustancial (Figura 6a), esto tuvo como consecuencia que la composición de rasgos funcionales se haya mantenido estable en el periodo analizado (Figura 6c). Estos patrones de dominancia de especies no-constructoras de arrecife entre ambos periodos (post-disturbio y actual), conlleva a tener una homogenización funcional entre los arrecifes, presentando las mismas características funcionales a nivel regional, por ejemplo, arrecifes planos, poco complejos y poca acreción

(Estrada-Saldivar, 2018). En el caso de la composición de especies, los pocos arrecifes que mostraron cambios se deben principalmente por un aumento en la abundancia de especies del grupo no-constructores y foliosos-digitiformes. En el caso de la composición de rasgos, se debe principalmente a un incremento en los rasgos asociados a los procesos de construcción arrecifal (e.g. calcificación, extensión esquelética, rugosidad), éstos son arrecifes con un incremento de la abundancia de especies del género *Acropora*.

A pesar de la dominancia de especies no-constructoras de arrecife, el incremento en la cobertura total en el Caribe Mexicano es buena señal para la salud del ecosistema arrecifal. Sin embargo, el presente trabajo muestra justamente la condición de los arrecifes antes de la epizootia registrada por primera vez en el Caribe Mexicano en el 2018, la cual ha tenido consecuencias graves para la salud de los arrecifes (Alvarez-Filip et al., 2019). Este brote de enfermedad fue registrado por primera vez en los cayos de Florida en el 2014 (ver: Precht, 2019; Precht et al., 2016), y es conocida como síndrome blanco o stony coral tissue loss disease (SCTLD por sus siglas en inglés). Esta epizootia, ha afectado a gran parte de los arrecifes de la región, y, sobre todo, ha afectado a especies del grupo de corales de morfología masiva (*Dendrogyra cylindrus*, *Pseudodiploria strigosa*, *Meandrina meandrites*, entre otras). La prevalencia de la enfermedad ha alcanzado un 26% de las colonias analizadas hasta entonces, mientras que un 13% ya estaban muertas como consecuencia de la enfermedad (Alvarez-Filip et al., 2019). En este sentido, la estabilidad funcional que provee el grupo de morfología masiva para los arrecifes del Caribe se ve comprometido. Por lo que los datos de cobertura de coral e Índice de Función Arrecifal presentados en el presente trabajo deben tratarse con precaución, ya que, seguramente, estos valores se hayan reducido de manera considerable en algunos arrecifes a consecuencia de la mortalidad coralina inducida por la enfermedad.

4.4 El estrés ambiental altera la funcionalidad de los corales a nivel especie-específico

La función de los ecosistemas coralinos está ligada a los rasgos de las especies presentes en la comunidad, pero también a las condiciones ambientales que alteran, o influyen, en el desempeño de las especies (Carricart-Ganivet et al., 2012; Ng et al., 2019). El objetivo del presente trabajo no fue evaluar cómo afectaron las condiciones ambientales a los rasgos de los corales (e.g. calcificación, rugosidad); no obstante, se sabe que el estrés inducido por el ambiente puede alterar la funcionalidad de los corales en términos de su capacidad de construir arrecife (Carricart-Ganivet et al., 2012; Okazaki et al., 2017). Por

ejemplo, las especies constructoras de arrecife (*Orbicella* spp., *Montastrea cavernosa*, *P. porites*), disminuyen su calcificación como consecuencia de un incremento de valores en la temperatura y en la presión de la acidificación del océano (Carricart-Ganivet et al., 2012; Okazaki et al., 2017; Lizcano-Sandoval et al., 2019; Martinez et al., 2019); sin embargo, otras especies como *Siderastrea siderea* no han mostrado tener un efecto negativo ante dichas presiones (Okazaki et al., 2017; Martinez et al., 2019). De igual forma, la complejidad estructural del arrecife tendría efectos negativos como consecuencia del calentamiento global, inducido por un estrés térmico severo y frecuente (Bozec et al., 2015b). Esta serie de estudios demuestra que existe una variación especie-específico en cuanto a la tolerancia o respuesta a condiciones ambientales extremas, lo cual propicia además, un cambio en los ensamblajes de las comunidades arrecifales, de especies poco tolerantes a especies más tolerantes (losers and winners; Martinez et al., 2019; Fabricius et al., 2011). En contexto con nuestro estudio, es probable que la composición de los ensamblajes coralinos no haya cambiado de manera sustancial en el periodo de tiempo analizado (14 años; ver figura 5 y 6), debido al estrés constante que enfrentan las comunidades coralinas inducido por el ambiente, favoreciendo a la dominancia de especies más tolerantes, en este caso, a las no-constructoras. Con base en lo anterior, se pueden realizar ajustes a las variables que comprende el Índice de Función Arrecifal (calcificación, complejidad estructural), considerando el efecto que tienen los cambios ambientales a nivel especie-específico en un contexto de cambio climático y degradación de los ecosistemas. Por ejemplo, cómo afecta el incremento de la temperatura a las variables esclerocronológicas de extensión y densidad del esqueleto de diferentes especies, y, consecuentemente, a la tasa de calcificación; esto con el fin de tener una mayor comprensión y precisión del efecto que algunos estresores podrían tener sobre la funcionalidad de las comunidades coralinas.

4.5 Vulnerabilidad de los grupos morfo-funcionales

Una alta redundancia y diversidad de rasgos funcionales es clave para que los arrecifes tengan una mayor capacidad de respuesta que les permita tolerar ciertos disturbios (McWilliam et al., 2018b; McLean et al., 2019), entendiendo por redundancia funcional como el conjunto de especies que desempeñan el mismo rol funcional (Rosenfeld, 2002). Se ha demostrado que los arrecifes coralinos del Caribe tienen una baja redundancia funcional (González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018; McWilliam et al., 2018a), a diferencia de arrecifes de la región del Indo-Pacífico (e.g. Gran Barrera de Australia, triangulo de coral; Denis et al., 2017; McWilliam et al., 2018a). Por ejemplo, la Gran Barrera de Arrecife en Australia tiene una riqueza de ~426 especies de corales, de las cuales, 76 pertenecen al género *Acropora*, mientras que el Caribe tiene una

riqueza de ~76 especies de corales hermatípicos, de las cuales, solamente 3 pertenecen al género *Acropora* (Kuffner y Toth, 2016); por lo que la pérdida local o regional de este grupo de especies de morfología ramosa en el Caribe, comprometería considerablemente la estabilidad funcional de los arrecifes. En este sentido, se ha observado que los arrecifes del Indo-Pacífico han mostrado tener una mayor recuperación de la diversidad de rasgos funcionales, a diferencia de los arrecifes del Caribe (McWilliam, 2018b). A pesar de ello, se ha observado que diversos rasgos funcionales son clave para impulsar una mayor recuperación de los arrecifes de coral (e.g. extensión del esqueleto, tipo de reproducción). Por ejemplo, una buena representación de diferentes estrategias de reproducción en una comunidad (reproducción sexual: incubadores, o desovadores, o reproducción asexual), contrario a solo mantener un modo reproductivo como dominante en el arrecife, puede ayudar de manera más eficaz a su recuperación (Edmunds, 2018; Steneck et al., 2019). Esto, debido a que podría aumentar el número de larvas y reclutas en un arrecife, al igual que una mayor cantidad fragmentos coralinos (reproducción asexual) que propicie su recuperación (McWilliam et al., 2018a). Debido a la baja redundancia funcional de grupos constructores clave en el Caribe, es fundamental implementar estrategias de manejo y conservación de aquellos sitios que mostraron una recuperación considerable de éstas, para asegurar la funcionalidad y servicios que nos proveen estos arrecifes, ya que estos sitios pueden ser aportadores potenciales de larvas para arrecifes aledaños que no se encuentran en buenas condiciones de salud (Darling y Côté, 2018).

4.6 Implicaciones de manejo

Conocer qué tipo de funciones son las que necesitamos conservar, cómo y porqué, es un reto importante en la actualidad (Bellwood et al., 2019b). A diferencia de otros protocolos que utilizan como única métrica la cobertura de coral para estimar el estado de salud de los arrecifes, el Índice de Función Arrecifal y el enfoque de los rasgos funcionales, provee de información relevante sobre la capacidad de construcción arrecifal y otras funciones relacionadas en mantener un funcionamiento ecológico óptimo en el arrecife (e.g. capacidad de dispersión de larvas) a nivel especie-específico (González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018). Por ejemplo, en este estudio observamos que existen algunos arrecifes que han mostrado un porcentaje de cambio anual de cobertura de especies constructoras de arrecife (*Acropora*, *Orbicella*) al norte y sur del Caribe Mexicano, y especies que proveen estructura a pequeñas escalas (Foliosos-digitiformes) en Cozumel, lo que tiene como consecuencia un incremento del Índice de Función Arrecifal, por tanto, son arrecifes prioritarios para su conservación. En este sentido, podemos evaluar si los diferentes programas de manejo y conservación (e.g. AMP, restauración) están propiciando a impulsar la recuperación de

cobertura de coral, o si también, fomenta la recuperación de los procesos geo-ecológicos encargados de la construcción arrecifal, los cuales son de suma importancia para mantener los servicios ecosistémicos que nos brindan estos valiosos ecosistemas.

Capítulo 5. Conclusiones

1. La cobertura de coral del Caribe Mexicano mostró una recuperación en el periodo de tiempo analizado (2005 - 2018).
2. La función de los arrecifes de la región, en términos de los procesos de construcción arrecifal, mostró una baja recuperación a comparación de la cobertura de coral, lo que evidencia un estado de estasis funcional en la región.
3. El incremento de la cobertura de coral fue explicado por el incremento en la abundancia del grupo de los no-constructores y los foliosos-digitiformes.
4. El nulo incremento en la abundancia de los grupos de *Acropora*, *Orbicella* y masivos explica el estado de estancamiento funcional en el Caribe Mexicano.
5. La dinámica de la cobertura de coral de los diferentes grupos morfo-funcionales está ligada a sus estrategias de historia de vida y rasgos funcionales.
6. Existe una alta dominancia del grupo de los no-constructores (~50%) en los arrecifes del Caribe Mexicano.
7. No se mostraron cambios sustanciales en la composición de especies de los 56 arrecifes analizados, lo cual tuvo como consecuencia que la composición de rasgos funcionales se haya mantenido estable en el periodo analizado.
8. El Índice de Función Arrecifal mostró tener una buena sensibilidad para detectar información referente a la funcionalidad y estado de salud de los arrecifes, a diferencia de solo utilizar la cobertura de coral como única métrica.
9. Este marco metodológico para investigar la dinámica de la cobertura de coral y funcional de los arrecifes, puede ser aplicado bajo diversos escenarios (impactos naturales o antropogénicos), y, además, puede ser ajustado a cualquier sistema arrecifal alrededor del mundo.

Literatura citada

- Adjeroud, M., Kayal, M., Iborra-Cantonnet, C., Vercelloni, J., Bosserelle, P., Liao, V., Chancerelle, Y., Claudet, J., Penin, L., 2018. Recovery of coral assemblages despite acute and recurrent disturbances on a South Central Pacific reef. *Scientific Reports*, 8(1), 9680. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27891-3>
- 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), 3486. <https://doi.org/10.1038/srep03486>
- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N.K., Côteé, I.M., Watkinson, A.R., Gill, J.A., 2011. Coral identity underpins architectural complexity on Caribbean reefs. *Ecological Applications*, 21(6), 2223–2231. <https://doi.org/10.1890/10-1563.1>
- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N.K., Gill, J.A., Cote, I.M., Watkinson, A.R., 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1669), 3019–3025. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0339>
- Alvarez-Filip, L., Estrada-Saldívar, N., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A., González-Barrios, F., 2019. A rapid spread of the stony coral tissue loss disease outbreak in the Mexican Caribbean,. *PeerJ Preprints*, 7, e27893v1.
- Álvarez-Filip, L., Millet-Encalada, M., Reyes-Bonilla, H., 2009. Impact of hurricanes Emily and Wilma on the coral community of cozumel Island, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 84(3), 295–306.
- Anthony, K.R.N., Fabricius, K.E., 2000. Shifting roles of heterotrophy and autotrophy in coral energetics under varying turbidity. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 252(2), 221–253. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00237-9](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00237-9)
- Arias-Gonzalez, J.E., Fung, T., Seymour, R.M., Garza-Pérez, R., Acosta-González, G., Bozec, Y.-M., Johnson, C.R., 2017. A coral-algal phase shift in Mesoamerica not driven by changes in herbivorous fish abundance. *PLoS ONE*, 4(12), 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174855>
- Aronson, R.B., Hilbun, N.L., Bianchi, T.S., Filley, T.R., McKee, B.A., 2014. Land use, water quality, and the history of coral assemblages at Bocas del Toro, Panamá. *Marine Ecology Progress Series*, 504, 159–170. <https://doi.org/10.3354/meps10765>
- Aronson, R.B., Prect, W.F., 2006. Conservation, precaution, and Caribbean reefs. *Coral Reefs*, 25(3), 441–450. <https://doi.org/10.1007/s00338-006-0122-9>
- Baskett, M.L., Fabina, N.S., Gross, K., 2014. Response diversity can increase ecological resilience to disturbance in coral reefs. *American Naturalist*, 184(2),. <https://doi.org/10.1086/676643>
- Bellwood, D.R., Hughes, T.P., Folke, C., Nyström, M., 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429(6994), 827–833. <https://doi.org/10.1038/nature02691>

- Bellwood, D.R., Pratchett, M.S., Morrison, T.H., Gurney, G.G., Hughes, T.P., Álvarez-Romero, J.G., Day, J.C., Grantham, R., Grech, A., Hoey, A.S., Jones, G.P., Pandolfi, J.M., Tebbett, S.B., Techera, E., Weeks, R., Cumming, G.S., 2019. Coral reef conservation in the Anthropocene: Confronting spatial mismatches and prioritizing functions. *Biological Conservation*,. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.05.056>
- Bellwood, D.R., Streit, R.P., Brandl, S.J., Tebbett, S.B., 2019. The meaning of the term “function” in ecology: a coral reef perspective. *Functional Ecology*, (2018), 1–14. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13265>
- Bozec, Y., Mumby, P.J., 2015. Synergistic impacts of global warming on the resilience of coral reefs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1659), 20130267. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0267>
- Bozec, Y.M., Alvarez-Filip, L., Mumby, P.J., 2015. The dynamics of architectural complexity on coral reefs under climate change. *Global Change Biology*, 21(1), 223–235. <https://doi.org/10.1111/gcb.12698>
- Bruno, J.F., Selig, E.R., 2007. Regional decline of coral cover in the Indo-Pacific: timing, extent, and subregional comparisons. *PLoS ONE*, 2(8), e711. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000711>
- Cabral-Tena, R.A., López-Pérez, A., Reyes-Bonilla, H., Calderon-Aguilera, L.E., Norzagaray-López, C.O., Rodríguez-Zaragoza, F.A., Cupul-Magaña, A., Rodríguez-Troncoso, A.P., Ayala-Bocos, A., 2018. Calcification of coral assemblages in the eastern Pacific: Reshuffling calcification scenarios under climate change. *Ecological Indicators*, 95, 726–734. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.08.021>
- 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., Blanchon, P., 2012. Sensitivity of Calcification to Thermal Stress Varies among Genera of Massive Reef-Building Corals. *PLoS ONE*, 7(3), e32859. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032859>
- Carrillo, L., Johns, E.M., Smith, R.H., Lamkin, J.T., Largier, J.L., 2015. Pathways and Hydrography in the Mesoamerican Barrier Reef System Part 1: Circulation. *Continental Shelf Research*, 109, 164–176. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2015.09.014>
- Costanza, R., Arge, R., Groot, R. De, Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., Neill, R.V.O., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., 1998. The value of the world ' s ecosystem services and natural capital. *Ecological Economics*, 25(1), 3–15.
- Crabbe, M.J.C., Smith, D.J., 2006. Modelling variations in corallite morphology of *Galaxea fascicularis* coral colonies with depth and light on coastal fringing reefs in the Wakatobi Marine National Park (SE Sulawesi, Indonesia). *Computational Biology and Chemistry*, 30(2), 155–159. <https://doi.org/10.1016/j.compbiolchem.2005.11.004>

- Darling, E.S., Alvarez-Filip, L., Oliver, T.A., McClanahan, T.R., Côté, I.M., 2012. Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. *Ecology Letters*, 15(12), 1378–1386. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01861.x>
- Darling, E.S., Côté, I.M., 2018. Seeking resilience in marine ecosystems. *Science*, 359(6379), 986–987. <https://doi.org/10.1126/science.aas9852>
- Darling, E.S., McClanahan, T.R., Côté, I.M., 2013. Life histories predict coral community disassembly under multiple stressors. *Global Change Biology*, 19(6), 1930–1940. <https://doi.org/10.1111/gcb.12191>
- De'ath, G., Fabricius, K.E., Sweatman, H., Puotinen, M., 2012. The 27-year decline of coral cover on the Great Barrier Reef and its causes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(44), 17995–17999. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208909109>
- Denis, V., Ribas-Deulofeu, L., Sturaro, N., Kuo, C.-Y., Chen, C.A., 2017. A functional approach to the structural complexity of coral assemblages based on colony morphological features. *Scientific Reports*, 7(1), 9849. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-10334-w>
- Dominici, F., Mcdermott, A., Zeger, S.L., Samet, J.M., 2002. On the Use of Generalized Additive Models in Time-Series Studies of Air Pollution and Health. *American Journal of Epidemiology*, 156(3), 193–203.
- Dunn, R.P., Altieri, A.H., Miller, K., Yeager, M.E., Hovel, K.A., 2017. Coral identity and structural complexity drive habitat associations and demographic processes for an increasingly important Caribbean herbivore. *Marine Ecology Progress Series*, 577, 33–47. <https://doi.org/10.3354/meps12230>
- Eakin, C.M., Morgan, J.A., Heron, S.F., Smith, T.B., Liu, G., Alvarez-Filip, L., Baca, B., Bartels, E., Bastidas, C., Bouchon, C., Brandt, M., Bruckner, A.W., Bunkley-Williams, L., Cameron, A., Causey, B.D., Chiappone, M., Christensen, T.R.L., Crabbe, M.J.C., Day, O., de la Guardia, E., Díaz-Pulido, G., DiResta, D., Gil-Agudelo, D.L., Gilliam, D.S., Ginsburg, R.N., Gore, S., Guzmán, H.M., Hendee, J.C., Hernández-Delgado, E.A., Husain, E., Jeffrey, C.F.G., Jones, R.J., Jordán-Dahlgren, E., Kaufman, L.S., Kline, D.I., Kramer, P.A., Lang, J.C., Lirman, D., Mallela, J., Manfrino, C., Maréchal, J.P., Marks, K., Mihaly, J., Miller, W.J., Mueller, E.M., Muller, E.M., Toro, C.A.O., Oxenford, H.A., Ponce-Taylor, D., Quinn, N., Ritchie, K.B., Rodríguez, S., Ramírez, A.R., Romano, S., Samhouri, J.F., Sánchez, J.A., Schmahl, G.P., Shank, B. V., Skirving, W.J., Steiner, S.C.C., Villamizar, E., Walsh, S.M., Walter, C., Weil, E., Williams, E.H., Roberson, K.W., Yusuf, Y., 2010. Caribbean corals in crisis: Record thermal stress, bleaching, and mortality in 2005. *PLoS ONE*, 5(11), e13969. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013969>
- Edmunds, P.J., 2010. Population biology of *Porites astreoides* and *Diploria strigosa* on a shallow Caribbean reef. *Marine Ecology Progress Series*, 418, 87–104. <https://doi.org/10.3354/meps08823>
- Edmunds, P.J., 2018. Implications of high rates of sexual recruitment in driving rapid reef recovery in Mo'orea, French Polynesia. *Scientific Reports*, 8(1), 16615. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-34686-z>
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(9), 488–494.

- Estrada-Saldivar, N., 2018. Cambios ecológicos en arrecifes coralinos dentro del parque nacional arrecife de Puerto Morelos entre 1985-2016. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.
- Fabricius, K.E., Langdon, C., Uthicke, S., Humphrey, C., Noonan, S., De'ath, G., Okazaki, R., Muehllehner, N., Glas, M.S., Lough, J.M., 2011. Losers and winners in coral reefs acclimatized to elevated carbon dioxide concentrations. *Nature Climate Change*, 1(3), 165–169. <https://doi.org/10.1038/nclimate1122>
- Gardner, T.A., Côté, I.M., Gill, J.A., Grant, A., Watkinson, A.R., 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science*, 301(5635), 958–960. <https://doi.org/10.1126/science.1086050>
- Gardner, T.A., Côté, I.M., Gill, J.A., Grant, A., Watkinson, A.R., 2005. Hurricanes and Caribbean coral reefs: immediate impacts, recovery trajectories and contribution to long-term decline. *Ecology*, 86(1), 174–184. <https://doi.org/10.1890/04-0141>
- Gilmour, J.P., Smith, L.D., Heyward, A.J., Baird, A.H., Pratchett, M.S., 2013. Recovery of an Isolated Coral Reef System Following Severe Disturbance. *Science*, 340(6128), 69–71. <https://doi.org/10.1126/science.1232310>
- González-Barrios, F.J., Álvarez-Filip, L., 2018. A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Ecological Indicators*, 95, 877–886. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2018.08.038>
- Gouezo, M., Golbuu, Y., Fabricius, K., Olsudong, D., Mereb, G., Nestor, V., Wolanski, E., Harrison, P., Doropoulos, C., 2019. Drivers of recovery and reassembly of coral reef communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1897),. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2908>
- Graham, N.A.J., Nash, K.L., 2013. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 32(2), 315–326. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0984-y>
- Green, D.H., Edmunds, P.J., Carpenter, R.C., 2008. Increasing relative abundance of *Porites astreoides* on Caribbean reefs mediated by an overall decline in coral cover. *Marine Ecology Progress Series*, 359, 1–10. <https://doi.org/10.3354/meps07454>
- Grimsditch, G.D., Salm, R. V, 2006. *Coral Reef Resilience and Resistance to Bleaching*. IUCN, The World Conservation Union, Gland, Switzerland.
- Groot, R. De, Brander, L., Ploeg, S. Van Der, Costanza, R., Bernard, F., Braat, L., Christie, M., Crossman, N., Ghermandi, A., Hein, L., Hussain, S., Kumar, P., Mcvittie, A., Portela, R., Rodriguez, L.C., Beukering, P. Van, 2012. Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosystem Services*, 1(1), 50–61. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2012.07.005>
- Harvell, D., Jordán-Dahlgren, E., Merkel, S., Rosenberg, E., Raymundo, L., Smith, G., Weil, E., Willis, B., 2007. Coral Disease, Environmental Drivers, and the Balance Between Coral and Microbial Associates. *Oceanography*, 20(1), 172–195. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2007.91>

- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P.J., Hooten, A.J., Steneck, R.S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C.D., Sale, P.F., Edwards, A.J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C.M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R.H., Dubi, A., Hatziolos, M.E., 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318(5857), 1737–1742. <https://doi.org/10.1126/science.1152509>
- Holbrook, S.J., Adam, T.C., Edmunds, P.J., Schmitt, R.J., Carpenter, R.C., Brooks, A.J., Lenihan, H.S., Briggs, C.J., 2018. Recruitment Drives Spatial Variation in Recovery Rates of Resilient Coral Reefs. *Scientific Reports*, 8(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25414-8>
- Hughes, T.P., 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265(5178), 1547–1551. <https://doi.org/10.1126/science.265.5178.1547>
- Hughes, T.P., Anderson, K.D., Connolly, S.R., Heron, S.F., Kerry, J.T., Lough, J.M., Baird, A.H., Baum, J.K., Berumen, M.L., Bridge, T.C., Claar, D.C., Eakin, C.M., Gilmour, J.P., Graham, N.A.J., Harrison, H., Hobbs, J.P.A., Hoey, A.S., Hoogenboom, M., Lowe, R.J., McCulloch, M.T., Pandolfi, J.M., Pratchett, M., Schoepf, V., Torda, G., Wilson, S.K., 2018a. Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene. *Science*, 359(6371), 80–83. <https://doi.org/10.1126/science.aan8048>
- Hughes, T.P., Connell, J.H., 1999. Multiple stressors on coral reefs: A long-term perspective. *Limnology and oceanography, reefs*, 44(3part2), 932–940.
- Hughes, T.P., Kerry, J.T., Baird, A.H., Connolly, S.R., Dietzel, A., Eakin, C.M., Heron, S.F., Hoey, A.S., Hoogenboom, M.O., Liu, G., McWilliam, M.J., Pears, R.J., Pratchett, M.S., Skirving, W.J., Stella, J.S., Torda, G., 2018b. Global warming transforms coral reef assemblages. *Nature*, 556(7702), 492–496. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0041-2>
- Jackson, J.B.C., Donovan, M.K., Cramer, K.L., Lam, V., Lam, W., 2014. Status and trends of Caribbean coral reefs: 1970–2012. *Global Coral Reef Monitoring Network*, IUCN, Gland, Switzerland, 306.
- Jordán-Dahlgren, E., Rodríguez-Martínez, R.E., 2003. The Atlantic coral reefs of Mexico, en: *Latin American Coral Reefs*. Elsevier, pp. 131–158. <https://doi.org/10.1016/B978-044451388-5/50007-2>
- Kayal, M., Lenihan, H.S., Brooks, A.J., Holbrook, S.J., Schmitt, R.J., Kendall, B.E., 2018. Predicting coral community recovery using multi-species population dynamics models. *Ecology Letter*, 21(12), 1790–1799. <https://doi.org/10.1111/ele.13153>
- Kuffner, I.B., Toth, L.T., 2016. A geological perspective on the degradation and conservation of western Atlantic coral reefs. *Conservation Biology*, 30(4), 706–715. <https://doi.org/10.1111/cobi.12725>
- Lapointe, B.E., Brewton, R.A., Herren, L.W., Porter, J.W., Hu, C., 2019. Nitrogen enrichment, altered stoichiometry, and coral reef decline at Looe Key, Florida Keys, USA: a 3-decade study. *Marine Biology*, 166(8), 108. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3538-9>
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., Bonis, A., 2008. Assessing functional diversity in the field—methodology matters! *Functional Ecology*, 22(1), 134–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>

- Lessios, H.A., 1988. Mass Mortality of *Diadema Antillarum* in the Caribbean: What Have We Learned? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19(1), 371–393. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.002103>
- Lizcano-Sandoval, L.D., Marulanda-Gómez, Á., López-Victoria, M., Rodríguez-Ramírez, A., 2019. Climate Change and Atlantic Multidecadal Oscillation as Drivers of Recent Declines in Coral Growth Rates in the Southwestern Caribbean. *Frontiers in Marine Science*, 6, 38. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00038>
- Lough, J.M., Anderson, K.D., Hughes, T.P., 2018. Increasing thermal stress for tropical coral reefs: 1871–2017. *Scientific Reports*, 8(1), 6079. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24530-9> 1
- Lukoschek, V., Cross, P., Torda, G., Zimmerman, R., Willis, B.L., 2013. The Importance of Coral Larval Recruitment for the Recovery of Reefs Impacted by Cyclone Yasi in the Central Great Barrier Reef. *PLoS ONE*, 8(6), e65363. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065363>
- Madin, J.S., Connolly, S.R., 2006. Ecological consequences of major hydrodynamic disturbances on coral reefs. *Nature*, 444(7118), 477–480. <https://doi.org/10.1038/nature05328>
- Madin, J.S., Hoogenboom, M.O., Connolly, S.R., Darling, E.S., Falster, D.S., Huang, D., Keith, S.A., Mizerek, T., Pandolfi, J.M., Putnam, H.M., Baird, A.H., 2016. A Trait-Based Approach to Advance Coral Reef Science. *Trends in Ecology and Evolution*, 31(6), 419–428. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.012>
- Martinez, A., Crook, E.D., Barshis, D.J., Potts, D.C., Rebolledo-Vieyra, M., Hernandez, L., Paytan, A., 2019. Species-specific calcification response of Caribbean corals after 2-year transplantation to a low aragonite saturation submarine spring. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1905), 20190572. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0572>
- McField, M., Kramer, P., Álvarez-Filip, L., Drysdale, I., Rueda, M., Giro, A., Soto, M., 2018. Report card for the Mesoamerican Reef.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- McLean, M., Auber, A., Graham, N.A.J., Houk, P., Villéger, S., Violle, C., Thuiller, W., Wilson, S.K., Mouillot, D., 2019. Trait structure and redundancy determine sensitivity to disturbance in marine fish communities. *Global Change Biology*, 1–14. <https://doi.org/10.1111/gcb.14662>
- McWilliam, M., 2018. The functional diversity and redundancy of corals. James Cook University, Australia.
- McWilliam, M., Hoogenboom, M.O., Baird, A.H., Kuo, C., Madin, J.S., Hughes, T.P., 2018. Biogeographical disparity in the functional diversity and redundancy of corals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(12), 3084–3089. <https://doi.org/10.1073/pnas.1716643115>

- Moberg, F., Folke, C., 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, 29(2), 215–233. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00009-9](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00009-9)
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(3), 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Mumby, P.J., Hastings, A., Edwards, H.J., 2007. Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature*, 450(7166), 98–101. <https://doi.org/10.1038/nature06252>
- Muñiz-castillo, A.I., Rivera-sosa, A., Chollett, I., Eakin, C.M., Andrade-gómez, L., Mcfield, M., Arias-gonzález, J.E., 2019. Three decades of heat stress exposure in Caribbean coral reefs: a new regional delineation to enhance conservation. *Scientific Reports*, 9(1), 11013. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47307-0>
- Ng, C.S.L., Lim, J.X., Sam, S.Q., Kikuzawa, Y.P., Toh, T.C., Wee, T.W., Sim, W.T., Ng, N.K., Huang, D., Chou, L.M., 2019. Variability in skeletal bulk densities of common hard corals in Southeast Asia. *Coral Reefs*, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01852-2>
- Núñez-Lara, E., Arias-González, J.E., Legendre, P., 2005. Spatial patterns of Yucatan reef fish communities: Testing models using a multi-scale survey design. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 324(2), 157–169. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.04.011>
- Nyström, M., Folke, C., 2001. Spatial resilience of coral reefs. *Ecosystems*, 4(5), 406–417. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0019-y>
- Ochoa, J., Sheinbaum, J., Badan, A., Candela, J., Wilson, D., 2001. Geostrophy via potential vorticity inversion. *Journal of marine research*, 59(5), 725–747. <https://doi.org/10.1357/002224001762674917>
- Okazaki, R.R., Towle, E.K., van Hooidek, 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>
- Pandolfi, J.M., Bradbury, R.H., Sala, E., Hughes, T.P., Bjorndal, K.A., Cooke, R.G., McArdle, D., McClenachan, L., Newman, M.J.H., Paredes, G., Warner, R.R., Jackson, J.B.C., 2003. Global trajectories of the long-term of coral reef ecosystems. *Science*, 301(5635), 955–958. <https://doi.org/10.1126/science.1085706>
- Pandolfi, J.M., Jackson, J.B.C., 2006. Ecological persistence interrupted in Caribbean coral reefs. *Ecology Letters*, 9(7), 818–826. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00933.x>
- Pedersen, E.J., Miller, D.L., Simpson, G.L., Ross, N., 2019. Hierarchical generalized additive models in ecology: an introduction with mgcv. *PeerJ*, 7, e6876. <https://doi.org/10.7717/peerj.6876>

- Perry, C.T., Alvarez-Filip, L., 2018. Changing geo-ecological functions of coral reefs in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33(6), 976–988. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13247>
- Perry, C.T., Alvarez-filip, L., Graham, N.A.J., Mumby, P.J., Wilson, S.K., Kench, P.S., Derek, P., 2018. Loss of coral reef growth capacity to track future increases in sea-level. *Nature*, 558(7710), 396. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0194-z>
- Perry, C.T., Edinger, E.N., Kench, P.S., Murphy, G.N., Smithers, S.G., Steneck, R.S., Mumby, P.J., 2012. Estimating rates of biologically driven coral reef framework production and erosion: A new census-based carbonate budget methodology and applications to the reefs of Bonaire. *Coral Reefs*, 31(3), 853–868. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0901-4>
- Perry, C.T., Murphy, G.N., Kench, P.S., Smithers, S.G., Edinger, E.N., Steneck, R.S., Mumby, P.J., 2013. Caribbean-wide decline in carbonate production threatens coral reef growth. *Nature Communications*, 4, 1402. <https://doi.org/10.1038/ncomms2409>
- Perry, C.T., Steneck, R.S., Murphy, G.N., Kench, P.S., Edinger, E.N., Smithers, S.G., Mumby, P.J., 2015. Regional-scale dominance of non-framework building corals on Caribbean reefs affects carbonate production and future reef growth. *Global Change Biology*, 21(3), 1153–1164. <https://doi.org/10.1111/gcb.12792>
- Porter, J.W., 1976. Autotrophy, heterotrophy, and resource partitioning in Caribbean reef-building corals. *The American Naturalist*, 110(975), 731–742.
- Potts, D.C., Done, T., Islade, P.J., Fisk, D.A., 1985. Dominance of a coral community by the genus *Porites* (Scleractinia). *Marine Ecology Progress Series*, 23(1), 79–84. <https://doi.org/10.3354/meps023079>
- Precht, W.F., 2019. Failure to Respond to a Coral Disease Outbreak: Potential Costs and Consequences. *PeerJ Preprints*,.
- Precht, W.F., Gintert, B.E., Robbart, M.L., Fura, R., Van Woesik, R., 2016. Unprecedented Disease-Related Coral Mortality in Southeastern Florida. *Scientific Reports*, 6, 1–11. <https://doi.org/10.1038/srep31374>
- Ricotta, C., Moretti, M., 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: A unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167(1), 181–188. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1965-5>
- Riddle, D., 2008. Coral reproduction, part one: A natural coral spawning in Hawaii, The cauliflower coral (*Pocillopora meandrina*). *Advanced Aquarist's Online Magazine*, 7, 10–16.
- Rioja-Nieto, R., Álvarez-Filip, L., 2019. Coral reef systems of the Mexican Caribbean: Status, recent trends and conservation. *Marine Pollution Bulletin*, 140, 616–625. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.07.005>
- Riviera Garibay, O.O., 2018. Influencia de la morfología coralina en la preferencia de hábitat de peces de tallas menores; una visión a menor escala. *Instituto Tecnológico de Boca del Río. Veracruz*.

- Robinson, J.P.W., Wilson, S.K., Graham, N.A.J., 2019. Abiotic and biotic controls on coral recovery 16 years after mass bleaching. *Coral Reefs*, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01831-7>
- Rodríguez-Martínez, R.E., Banaszak, A.T., McField, M.D., Beltrán-Torres, A.U., Álvarez-Filip, L., 2014. Assessment of *Acropora palmata* in the mesoamerican reef system. *PLoS ONE*, 9(4), 1–7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096140>
- Rogers, A., Blanchard, J.L., Mumby, P.J., Building, A.D., Bank, W., 2014. Report Vulnerability of Coral Reef Fisheries to a Loss of Structural Complexity. *Current Biology*, 24(9), 1000–1005. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.026>
- Rosenfeld, J.S., 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98(1), 156–162. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980116.x>
- Simpson, G.L., 2018. Modelling Palaeoecological Time Series Using Generalised Additive Models. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6(149), 1–21. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00149> In
- Steneck, R.S., Arnold, S.N., Boenish, R., León, R. De, Mumby, P.J., Rasher, D.B., Wilson, M.W., 2019. Managing recovery resilience in coral reefs against climate-induced bleaching and hurricanes: a 15 year case study from Bonaire, Dutch Caribbean. *Frontiers in Marine Science*, 6, 265. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00265>
- Suchley, A., Alvarez-filip, L., 2018. Local human activities limit marine protection efficacy on Caribbean coral reefs. *Conservation Letters*, 11(5), e12571. <https://doi.org/10.1111/conl.12571>
- Suchley, A., McField, M.D., Alvarez-Filip, L., 2016. Rapidly increasing macroalgal cover not related to herbivorous fishes on Mesoamerican reefs. *PeerJ*, 4, e2084. <https://doi.org/10.7717/peerj.2084>
- Todd, P.A., 2008. Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biological Reviews*, 83(3), 315–337. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00045.x>
- Toth, L.T., Stathakopoulos, A., Kuffner, I.B., Ruzicka, R.R., Collela, M.A., Shinn, E.A., 2019. The unprecedented loss of Florida's reef-building corals and the emergence of a novel coral-reef assemblage. *Ecology*, e02781. <https://doi.org/10.1002/ecy.2781>
- Toth, L.T., van Woesik, R., Murdoch, T.J.T., Smith, S.R., Ogden, J.C., Prect, W.F., Aronson, R.B., 2014. Do no-take reserves benefit Florida's corals? 14 years of change and stasis in the Florida Keys National Marine Sanctuary. *Coral Reefs*, 33(3), 565–577. <https://doi.org/10.1007/s00338-014-1158-x>
- Villéger, S., Novack-Gottshall, P.M., Mouillot, D., 2011. The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. *Ecology Letters*, 14(6), 561–568. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01618.x>
- Wilson, S.K., Robinson, J.P.W., Chong-Seng, K., Robinson, J., Graham, N.A.J., 2019. Boom and bust of keystone structure on coral reefs. *Coral Reefs*,. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01818-4>

Wood, S.N., 2017. Generalized additive models: an introduction with R. Chapman and Hall/CRC.

Zawada, K.J.A., Madin, J.S., Baird, A.H., Bridge, T.C.L., Dornelas, M., 2019. Morphological traits can track coral reef responses to the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33(6), 962–975. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13358>

Anexos

Anexo A

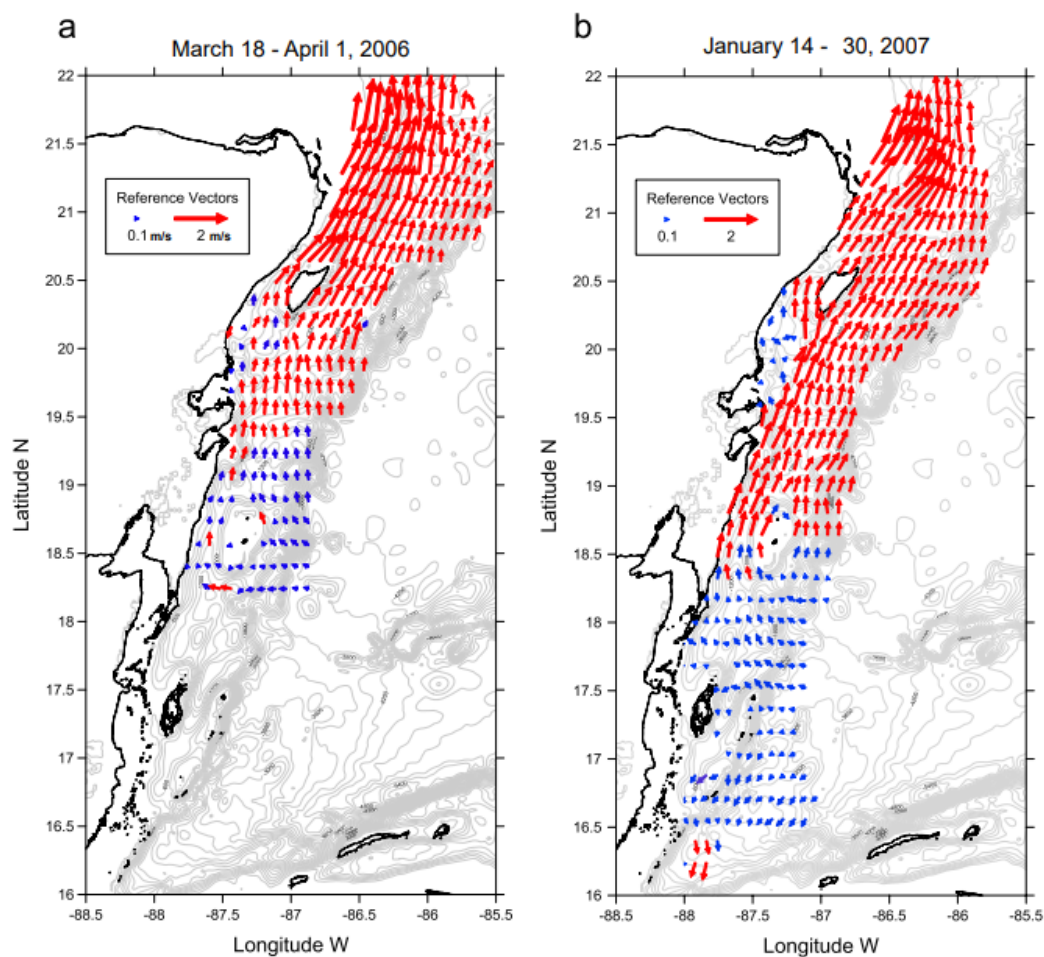


Figura 7. Circulación superficial oceánica y velocidad de la corriente en el Caribe Mexicano. (a) marzo de 2006 y (b) enero de 2007. Velocidades inferiores a 0.5 m/s están coloreados en azul, y las velocidades superiores a 0.5 m/s están coloreadas en rojo. Tomado de: Carrillo et al., 2015.

Anexo B

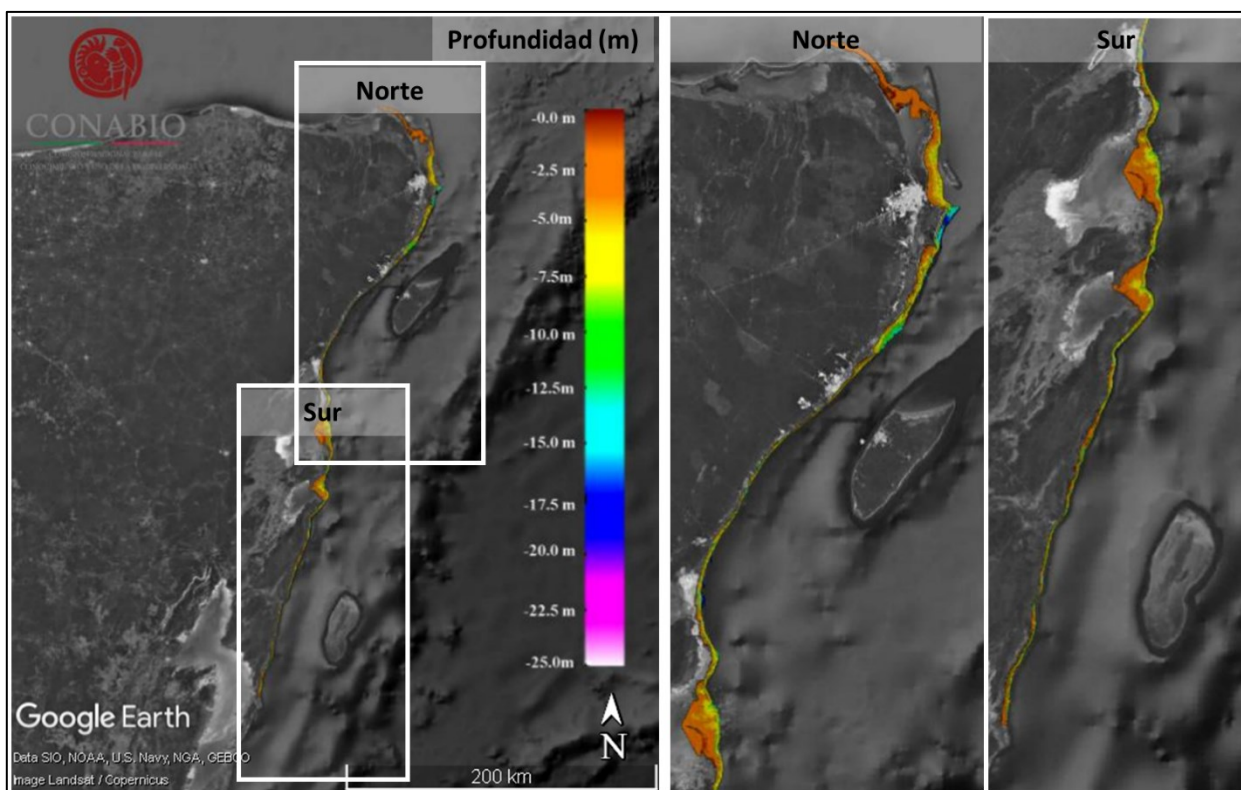
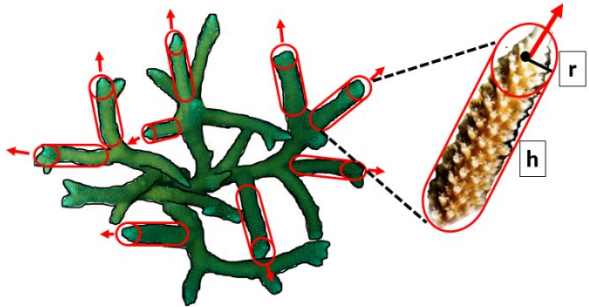
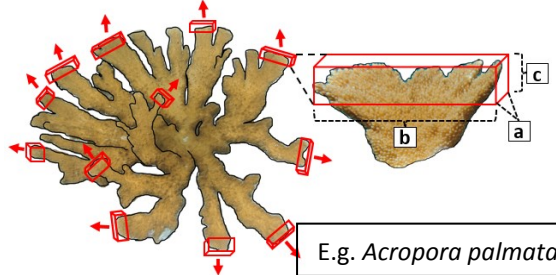
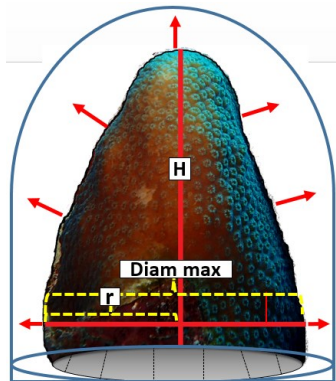


Figura 8. El mapa representa distribución espacial de las profundidades de los ecosistemas marinos del Caribe mexicano (Modificado de: Conabio, 2017; Proyectado en: Google earth, versión 7.3.2).

Anexo D

Tabla 3. Patrones de crecimiento geométrico de las especies de coral y ecuaciones basadas en su morfometría para estimar la tasa de calcificación (T_c ; kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^2 \text{ año}^{-1}$). La flecha roja $\rightarrow$ representa el curso de la acumulación de carbonato de calcio sobre el tiempo. Modificado de: González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018.

Grupo	Crecimiento geométrico y acumulación de carbonato de calcio	Ecuaciones basadas en su morfometría para estimar la tasa de calcificación (T_c ; kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^2 \text{ año}^{-1}$).
Ramosas y digitiformes	Cilíndrico  E.g. <i>Acropora cervicornis</i>	Tasa de calcificación de la rama (T_{cr}): $T_{cr} = (\pi * r^2 * h) D$ Donde: $\pi = 3.1416...$ r = radio promedio del ancho de la rama h = promedio anual de la extensión del esqueleto de cada especie (cm yr^{-1}) D = promedio anual de la densidad del esqueleto de cada especie (g cm^{-3}) Tasa de calcificación T_c = tasa de calcificación de cada rama * Densidad de ramas m^2
Foliosas	Ortoedro  E.g. <i>Acropora palmata</i>	Tasa de calcificación $T_c = (a * \sum b * c_i) D_i$ Donde: a = promedio del grosor de cada hoja b = longitud de la hoja c = promedio anual de la extensión del esqueleto de cada especie (cm yr^{-1}) D = promedio anual de la densidad del esqueleto de cada especie (g cm^{-3})
Masivas	Paraboloide  E.g. <i>Orbicella faveolata</i>	Área de superficie: $AS = (\pi/6) (r/H^2) [(r^2 + 4H^2)3/2 - r^3]$ Donde: $\pi = 3.1416...$ r = promedio del radio de la colonia H = altura promedio de la colonia Tasa de calcificación (T_c): $T_c = ((\pi/2) H r^2) D - ((\pi/2) (H + h) (r^2 + h) D$ Donde: $\pi = 3.1416...$ H = promedio de la altura de la colonia r = radio promedio de la colonia D = promedio anual de la densidad del esqueleto de cada especie (g cm^{-3}) h = promedio anual de la extensión del esqueleto de cada especie (cm yr^{-1})

Anexo E

Tabla 4. Valores de las tasas de calcificación ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), rugosidad y altura (cm) de las especies. El Coeficiente funcional es el promedio de las tres métricas estandarizadas previamente (ver sección 2.4.3).

Clave	Genero	Especie	Tasa de calcificación (Kg $\text{CaCO}_3 \text{ m}^2$ año ⁻¹)	Rugosidad de la colonia	Altura de la colonia	Coeficiente funcional
Acer	<i>Acropora</i>	<i>Acropora cervicornis</i>	19.33	2.27	32.00	0.62
Apal	<i>Acropora</i>	<i>Acropora palmata</i>	18.23	3.66	80.27	0.98
Apro	<i>Acropora</i>	<i>Acropora prolifera</i>	9.76	2.97	56.14	0.65
Aaga	<i>Agaricia</i>	<i>Agaricia agaricites</i>	5.32	1.50	10.12	0.19
Afra	<i>Agaricia</i>	<i>Agaricia fragilis</i>	0.16	1.55	11.96	0.12
Agra	<i>Agaricia</i>	<i>Agaricia grahamae</i>	0.15	1.55	11.96	0.12
Ahum	<i>Agaricia</i>	<i>Agaricia humilis</i>	7.40	1.00	1.00	0.13
Alam	<i>Agaricia</i>	<i>Agaricia lamarcki</i>	0.18	1.27	11.96	0.08
Aten	<i>Agaricia</i>	<i>Agaricia tenuifolia</i>	1.36	1.87	24.46	0.23
Cnat	<i>Colpophyllia</i>	<i>Colpophyllia natans</i>	4.47	1.45	31.85	0.26
Dcyl	<i>Dendrogyra</i>	<i>Dendrogyra cylindrus</i>	13.97	1.88	41.49	0.52
Dsto	<i>Dichocoenia</i>	<i>Dichocoenia stokesi</i>	3.57	1.51	7.33	0.15
Dlab	<i>Diploria</i>	<i>Diploria labyrinthiformis</i>	5.22	1.61	27.67	0.28
Efas	<i>Eusmilia</i>	<i>Eusmilia fastigiata</i>	8.19	1.45	8.61	0.23
Ffra	<i>Favia</i>	<i>Favia fragum</i>	5.10	1.25	3.82	0.13
Hcuc	<i>Helioseris</i>	<i>Helioseris cucullata</i>	0.15	1.08	4.36	0.03
Irig	<i>Isophyllia</i>	<i>Isophyllia rigida</i>	2.77	1.32	6.30	0.11
Isin	<i>Isophyllia</i>	<i>Isophyllia sinuosa</i>	2.62	1.16	3.17	0.07
Maur	<i>Madracis</i>	<i>Madracis auretenra</i>	4.45	1.44	8.58	0.16
Mdec	<i>Madracis</i>	<i>Madracis decactis</i>	12.55	1.97	9.79	0.38
Mfor	<i>Madracis</i>	<i>Madracis formosa</i>	8.50	1.40	9.22	0.23
Mare	<i>Manicina</i>	<i>Manicina areolata</i>	8.64	1.13	2.00	0.17
Mjac	<i>Meandrina</i>	<i>Meandrina jacksoni</i>	1.88	2.28	35.50	0.34
Mmea	<i>Meandrina</i>	<i>Meandrina meandrites</i>	1.93	1.31	11.38	0.12
Mcav	<i>Montastraea</i>	<i>Montastraea cavernosa</i>	6.52	1.78	26.40	0.32
Mang	<i>Mussa</i>	<i>Mussa angulosa</i>	2.79	1.27	3.23	0.09
Mali	<i>Mycetophyllia</i>	<i>Mycetophyllia aliciae</i>	0.06	1.37	3.33	0.06
Mfer	<i>Mycetophyllia</i>	<i>Mycetophyllia ferox</i>	0.06	1.08	2.63	0.02
Mlam	<i>Mycetophyllia</i>	<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	0.06	1.24	3.47	0.04
Odif	<i>Oculina</i>	<i>Oculina diffusa</i>	5.07	1.28	11.42	0.17
Oann	<i>Orbicella</i>	<i>Orbicella annularis</i>	10.26	1.89	43.44	0.47
Ofav	<i>Orbicella</i>	<i>Orbicella faveolata</i>	9.96	1.82	29.51	0.42
Ofra	<i>Orbicella</i>	<i>Orbicella franksi</i>	6.02	1.94	51.50	0.43
Past	<i>Porites</i>	<i>Porites astreoides</i>	4.91	1.52	9.54	0.18
PDIG	<i>Porites</i>	<i>Porites digitiforme</i>	2.87	1.43	11.50	0.15
Pdiv	<i>Porites</i>	<i>Porites divaricata</i>	1.74	1.20	14.50	0.11

Pfur	<i>Porites</i>	<i>Porites furcata</i>	1.86	1.36	8.33	0.11
Ppor	<i>Porites</i>	<i>Porites porites</i>	5.02	1.72	11.66	0.22
Pcli	<i>Pseudodiploria</i>	<i>Pseudodiploria clivosa</i>	5.13	1.70	19.36	0.25
PSEU	<i>Pseudodiploria</i>	<i>Pseudodiploria sp.</i>	5.18	1.77	22.60	0.28
Pstr	<i>Pseudodiploria</i>	<i>Pseudodiploria strigosa</i>	5.23	1.85	25.85	0.30
Scub	<i>Scolymia</i>	<i>Scolymia cubensis</i>	2.80	1.25	3.23	0.09
Srad	<i>Siderastrea</i>	<i>Siderastrea radians</i>	2.36	1.03	1.20	0.04
Ssid	<i>Siderastrea</i>	<i>Siderastrea siderea</i>	5.62	1.35	12.47	0.19
Sbou	<i>Solenastrea</i>	<i>Solenastrea bournoni</i>	13.28	1.11	10.00	0.28
Sint	<i>Stephanocoenia</i>	<i>Stephanocoenia intersepta</i>	3.66	1.09	2.50	0.08

Anexo F

Tabla 5. Grupo morfo-funcional de las 46 especies de corales hermatípicos consideradas para el presente estudio, los grupos funcionales se asignaron tomando como base sus estrategias de historia de vida y rasgos funcionales (ver métodos). El recuadro coloreado en gris es al grupo morfo-funcional al que pertenecen.

Código	Especie	Acropora	Orbicella	Masiva	Foliosa- digitiforme	No- constructores
Acer	<i>Acropora cervicornis</i>					
Apal	<i>Acropora palmata</i>					
Apro	<i>Acropora prolifera</i>					
Aaga	<i>Agaricia agaricites</i>					
Afra	<i>Agaricia fragilis</i>					
Agra	<i>Agaricia grahamae</i>					
Ahum	<i>Agaricia humilis</i>					
Alam	<i>Agaricia lamarcki</i>					
Aten	<i>Agaricia tenuifolia</i>					
Cnat	<i>Colpophyllia natans</i>					
Dcyl	<i>Dendrogyra cylindrus</i>					
Dsto	<i>Dichocoenia stokesi</i>					
Dlab	<i>Diploria labyrinthiformis</i>					
Efas	<i>Eusmilia fastigiata</i>					
Ffra	<i>Favia fragum</i>					
Hcuc	<i>Helioseris cucullata</i>					
Irig	<i>Isophyllia rigida</i>					
Isin	<i>Isophyllia sinuosa</i>					
Maur	<i>Madracis auretenra</i>					
Mdec	<i>Madracis decactis</i>					
Mfor	<i>Madracis formosa</i>					
Mare	<i>Manicina areolata</i>					
Mjac	<i>Meandrina jacksoni</i>					
Mmea	<i>Meandrina meandrites</i>					
Mcav	<i>Montastraea cavernosa</i>					
Mang	<i>Mussa angulosa</i>					
Mali	<i>Mycetophyllia aliciae</i>					
Mfer	<i>Mycetophyllia ferox</i>					
Mlam	<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>					
Odif	<i>Oculina diffusa</i>					

Oann	<i>Orbicella annularis</i>					
Ofav	<i>Orbicella faveolata</i>					
Ofra	<i>Orbicella franksi</i>					
Past	<i>Porites astreoides</i>					
Pdig	<i>Porites digitiforme</i>					
Pdiv	<i>Porites divaricata</i>					
Pfur	<i>Porites furcata</i>					
Ppor	<i>Porites porites</i>					
Pcli	<i>Pseudodiploria clivosa</i>					
PSEU	<i>Pseudodiploria sp.</i>					
Pstr	<i>Pseudodiploria strigosa</i>					
Scub	<i>Scolymia cubensis</i>					
Srad	<i>Siderastrea radians</i>					
Ssid	<i>Siderastrea siderea</i>					
Sbou	<i>Solenastrea bournoni</i>					
Sint	<i>Stephanocoenia intersepta</i>					

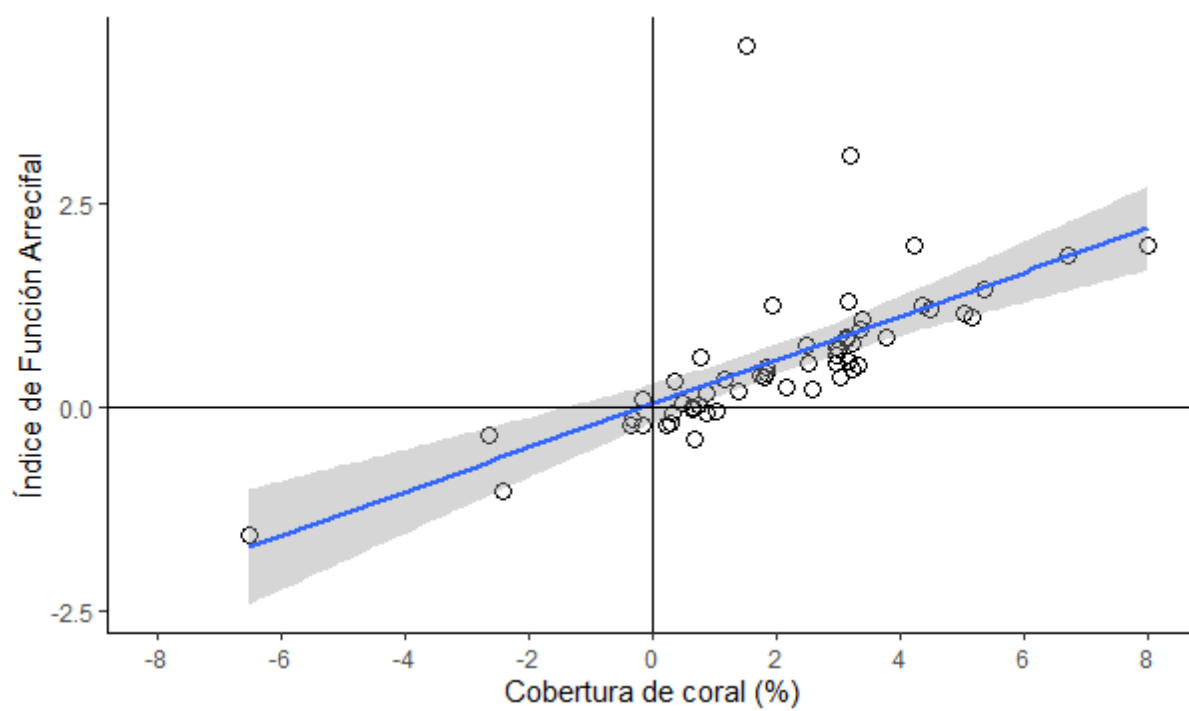
Anexo G

Figura 9. Relación del cambio porcentual anual entre la cobertura de coral vivo y el Índice de Función Arrecifal ($y = 0.041 + 0.27x$; $r^2 = 0.45$; $p < 0.001$).

Anexo H

Tabla 6. Estadísticos del modelo aditivo generalizado para la cobertura de coral total. El modelo muestra que los grados de libertad máximos predeterminados para el suavizante utilizado en el modelo es suficiente, ya que el *edf* para el suavizador estimados está muy por debajo de su valor máximo posible (*k'*).

Basis dimension (k) cheking results:				
	<i>k'</i>	<i>edf</i>	<i>k-index</i>	<i>p-value</i>
s(Año)	9	1.88	0.79	<2e-16***
Parametric coefficients:				
	<i>Estimate Std.</i>	<i>Std. Error</i>	<i>t value</i>	<i>Pr(> t)</i>
(Intercept)	12.6784	0.3906	32.46	<2e-16 ***
Approximate significance of smooth terms:				
	<i>edf</i>	<i>Ref.df</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>
s(Año)	1.876	2.334	12.43	0.00000228***
R-sq. (adj)= 0.102				
Deviance explaided= 10.90%				
n= 254				

ANEXO I.

Tabla 7. Estadísticos del modelo aditivo generalizado para el Índice de Función Arrecifal. El modelo muestra que los grados de libertad máximos predeterminados para el suavizante utilizado en el modelo es suficiente, ya que el *edf* para el suavizador estimados está muy por debajo de su valor máximo posible (*k'*).

Basis dimension (k) cheking results:				
	<i>k'</i>	<i>edf</i>	<i>k-index</i>	<i>p-value</i>
s(Año)	9	1	0.77	<2e-16***
Parametric coefficients:				
	<i>Estimate Std.</i>	<i>Std. Error</i>	<i>t value</i>	<i>Pr(> t)</i>
(Intercept)	0.4119122	0.004796	87.38	<2e-16 ***
Approximate significance of smooth terms:				
	<i>edf</i>	<i>Ref.df</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>
s(Año)	2	2	6.471	0.00181**
R-sq. (adj)= 0.102				
Deviance explaided= 4.9%				
n= 254				

Anexo J.

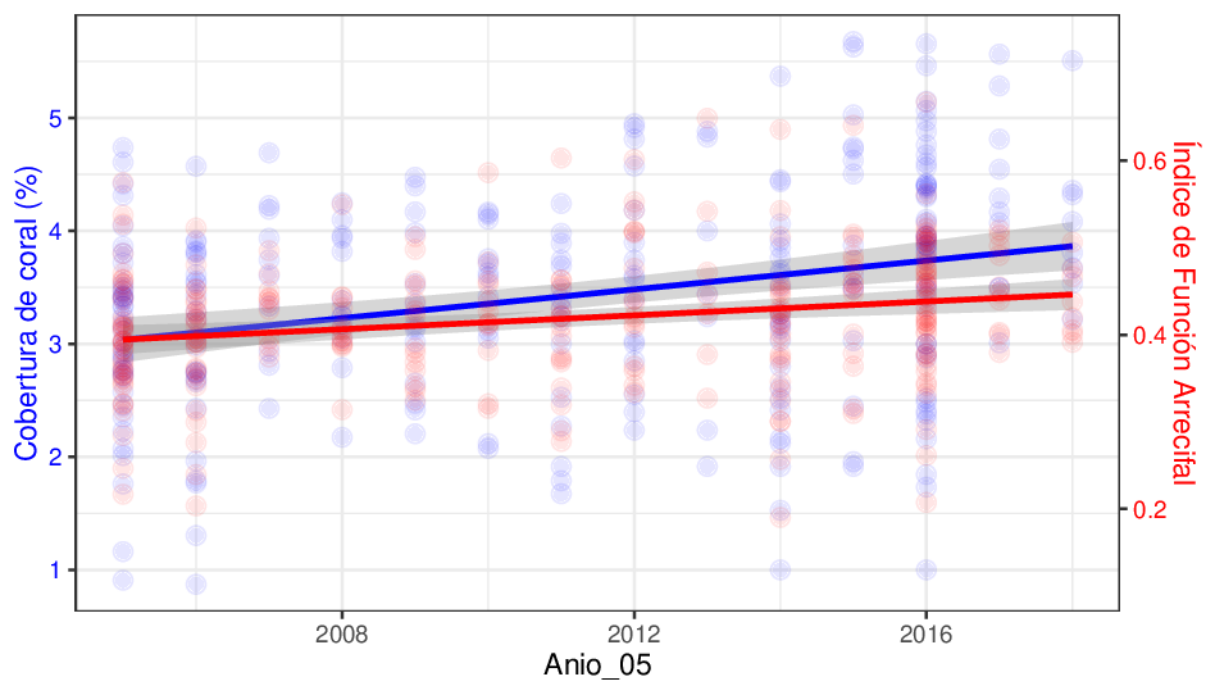


Figura 10. Dinámica de la cobertura de coral total ($y = -124.73 + 0.063x$; $r^2 = 0.07$; $p < 0.001$) y el Índice de Función Arrecifal ($y = -7.58 + 0.003x$; $r^2 = 0.04$; $p < 0.001$).

Anexo K

Tabla 8. Estadísticos del modelo aditivo generalizado para la cobertura de coral de los grupos morfo-funcionales. El modelo muestra que los grados de libertad máximos predeterminados para los suavizantes utilizados en el modelo son suficientes para todos los grupos, ya que el *edf* para el suavizador estimados está muy por debajo de su valor máximo posible (*k'*).

Basis dimension (k) cheking results:				
	<i>k'</i>	<i>edf</i>	<i>k-index</i>	<i>p-value</i>
s(Año): Acropora	9	2.387474	0.9331528	0.01
s(Año): Folioso-digitiforme	9	2.485961	0.9331528	0.0125
s(Año): Masivos	9	2.931654	0.9331528	0.02
s(Año): No-constructores	9	3.436669	0.9331528	0.0125
s(Año): Orbicella	9	3.080899	0.9331528	0.0225
s(GMF)	5	3.941847	NA	NA
Parametric coefficients:				
	<i>Estimate Std.</i>	<i>Std. Error</i>	<i>t value</i>	<i>Pr(> t)</i>
(Intercept)	2.5357	0.6458	3.926	9.1E-05***
Approximate significance of smooth terms:				
	<i>Estimate Std.</i>	<i>Std. Error</i>	<i>t value</i>	<i>Pr(> t)</i>
s(Año): Acropora	2.387	2.663	1.471	0.216
s(Año): Folioso-digitiforme	2.486	2.8	13.687	1.25E-07***
s(Año): Masivos	2.932	3.338	1.367	0.286
s(Año): No-constructores	3.437	3.922	7.614	1.07E-05***
s(Año): Orbicella	3.081	3.509	1.517	0.287
s(GMF)	3.942	4	67.785	<2E-16***
R-sq. (adj)= 0.211				
Deviance explaiided= 22.3%				
n= 1270				

Anexo L

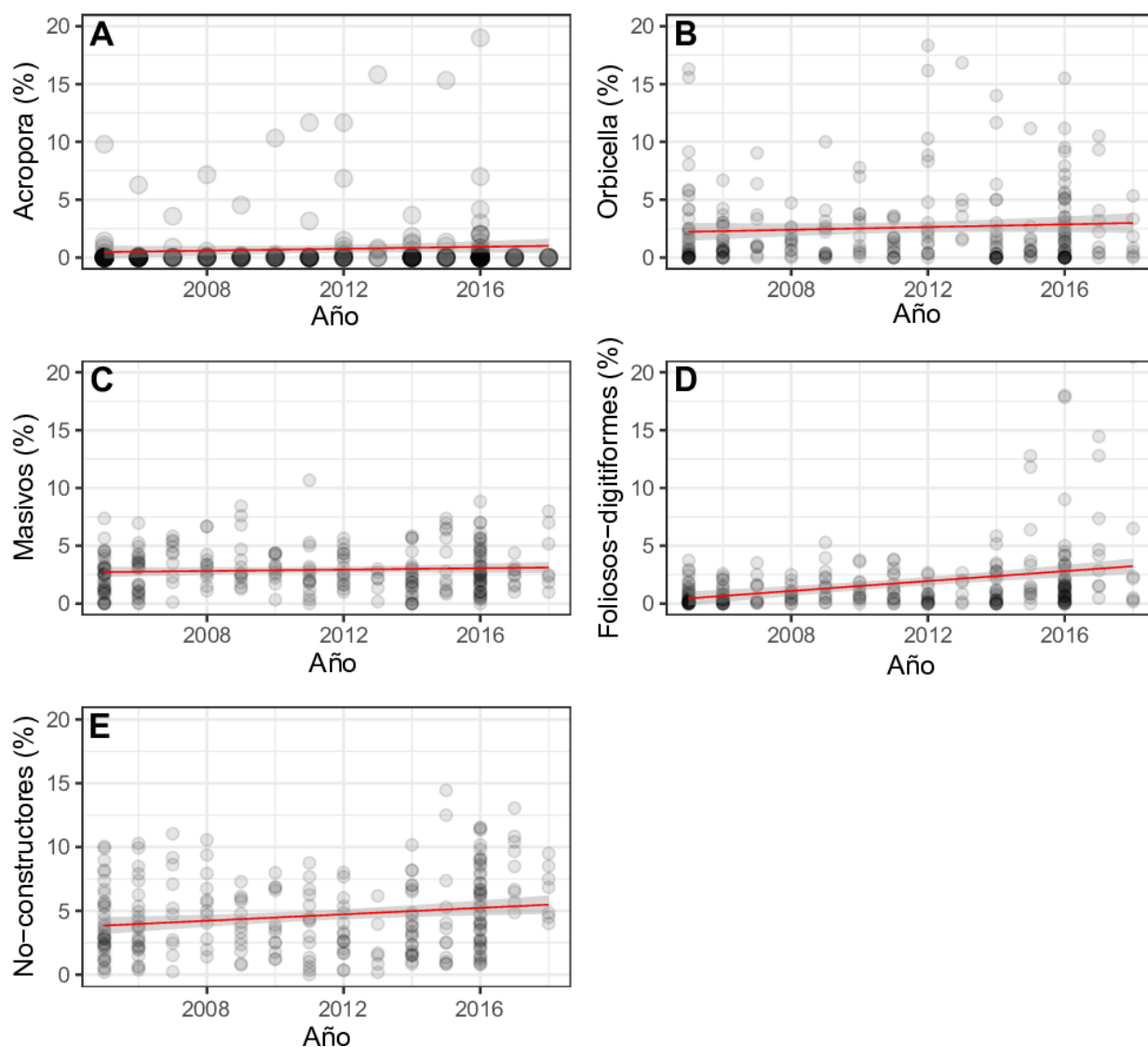


Figura 11. Tendencias lineales del porcentaje de cobertura de coral de cada grupo morfo-funcional después del disturbio. A) *Acropora* ($y = 2010.99 + 0.12x$; $r^2 = 0.0008$; $p = 0.273$; $F = 1.207$), B) *Orbicella* ($y = 2.011e+03 + 8.812e-02x$; $r^2 = 0.0009$; $p = 0.268$; $F = 1.233$), C) Masivos ($y = 2010.66 + 0.1439x$; $r^2 = 0.0001$; $p = 0.31$; $F = 1.036$), D) Foliosos-digitiformes ($y = 2.010e+03 + 4.830e-01x$; $r^2 = 0.1$; $p < 0.001$; $F = 27.47$) y E) No-constructores ($y = 2.010e+03 + 2.554e-01x$; $r^2 = 0.02$; $p < 0.01$; $F = 7.925$).

Anexo M

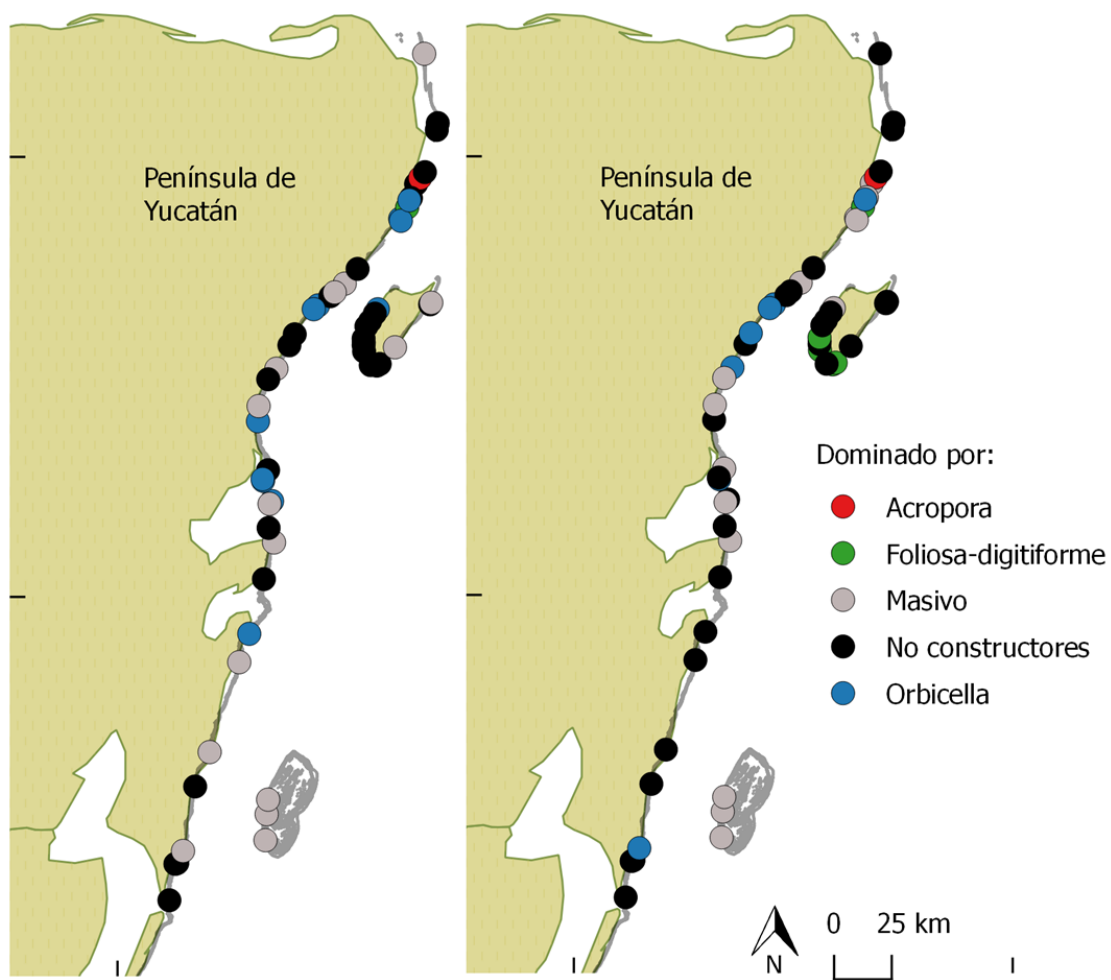


Figura 12. Patrones de dominancia de los grupos morfo-funcionales de los 56 arrecifes a lo largo del Caribe Mexicano. El color del punto representa al grupo morfo-funcional con la mayor abundancia relativa en el arrecife.