



Resiliencia en crestas de arrecifes coralinos del este del golfo de Batabanó, Cuba, y factores determinantes probables

Resilience in coral reef crests of the east of the Gulf of Batabano, Cuba, and probable determining factors

Pedro M. Alcolado^{1*}, Hansel Caballero², Ariagna Lara¹, Néstor Rey-Villiers¹, Liliam Arriaza¹, Gladys M. Lugioyo¹, Pedro Alcolado-Prieto¹, Susel Castellanos¹, Susana Perera³ & Alain Rodríguez-García¹

¹ Instituto de Oceanología, 1^a, No. 18406, Rpto. Flores, Playa, La Habana, Cuba. *alcolado@ama.cu

² Acuario Nacional de Cuba, Avenida 1^a esquina a 60, No. # 6002, Playa, Ciudad Habana.

³ Centro Nacional de Áreas Protegidas, Calle 18^a, No. 4114, Playa, La Habana, Cuba.

AGRADECIMIENTOS

La investigación se llevó a cabo en el marco de la "Iniciativa Trinacional Cuba-México-EE.UU. en Ciencias Marinas y Conservación del Golfo de México y el Caribe Occidental", dentro del Proyecto del Programa Ramal Diversidad Biológica Código BD-1102 "Avance en las estrategias de adaptación al cambio climático para aumentar la resiliencia de los corales acropóridos en Cuba, norte de Yucatán y Sur de la Florida: Fase 1". Los resultados se basan en una parte de los muestreos realizados en 2012 por el Proyecto PNUD/GEF "Aplicación de un enfoque regional al manejo de áreas protegidas en los archipiélagos del sur de Cuba".

Nuestro mayor reconocimiento y gratitud:

- Al Proyecto PNUD/GEF "Aplicación de un enfoque regional al manejo de Áreas Protegidas Marinas y Costeras en los archipiélagos del Sur de Cuba", *Environmental Defense Foundation* (EDF), *Mote Marine Laboratory*, *The Nature Conservancy* (TNC) y *Ocean Research and Education Foundation* (ORE) y a la Agencia de Medio Ambiente de Cuba, por su apoyo científico y financiero en la elaboración y ejecución del proyecto.

- A Marcelino Hernández y Libertad Rodas por sus valiosas orientaciones oceanográficas.

- Nuestro más sincero agradecimiento a Judy C. Lang, Dalia Salabarría y Beatriz Martínez-Daranas por su valiosa revisión y útiles sugerencias. Igualmente, deseamos dar nuestro reconocimiento a los que también contribuyeron con el muestreo de los sitios: Dorka Cobián Rojas, Linnet Busutil López, Zaimiuri Hernández González, Erlán Cabrera Sansón y Jorge Luis Hernández.

RESUMEN

Se comparó el grado de resiliencia de seis crestas arrecifales del este del golfo de Batabanó, Cuba. Tres fueron del norte del golfo de Cazonos (Tramo Norte) y las restantes, del oeste de Cayo Largo (Tramo Sur). Las del primer tramo fueron las de faro Cazonos, Norte de la cresta de cayo Diego Pérez y de faro Diego Pérez. Las otras tres fueron las de cayo Rico, arrecifes Los Ballenatos y arrecifes Hijos de Los Ballenatos. Se emplearon los indicadores biológicos del Protocolo AGRRA. El Tramo Norte presentó las crestas más resilientes, sobre todo la de faro Cazonos. Las del Tramo Sur no exhibieron resiliencia. Fueron varios e interrelacionados, los factores aparentemente más determinantes en la resiliencia. Entre estos, cuatro se consideraron como fuerzas motrices: resguardo contra el oleaje, circulación habitual giratoria ciclónica en la ensenada de Cazonos, entrada de nutrientes provenientes tanto de la ciénaga de Zapata como de aguas profundas, y abundancia del erizo herbívoro *Diadema antillarum*. Los demás factores, desencadenados por los anteriores y también interrelacionados, fueron, al parecer la menor afectación por oleaje y sedimentos, estabilización de fragmentos vivos de coral, índices favorables de macroalgas bentónicas, cierta retención de nutrientes y plancton, más alimentación heterotrófica de los corales, mayor auto reclutamiento de corales y del erizo *Diadema*; mejores condiciones para el asentamiento y viabilidad de los reclutas, y para el recapamiento de corales; mayor crecimiento y recuperación de los corales y mejores condiciones térmicas contra el blanqueamiento de corales.

ABSTRACT

The degree of resilience of six reef crest sites was compared at the east of the Gulf of Batabano, Cuba. Three of them were located north of the Gulf of Cazones (Northern Stretch), while the remaining ones were west of Cayo Largo (Southern Stretch). Those of the Northern Stretch were "Faro Cazones", north of the crest of Cayo Diego Pérez and "Faro Diego Pérez". The remaining sites were those of the Cayo Rico, Los Ballenatos reefs, and Hijos de Los Ballenatos reefs. The AGRRA biological indicators were applied. The Northern Stretch presented the most resilient crests, mainly that of "Faro Cazones". Those of the Southern Stretch did not reveal signs of resilience. Several interrelated factors were apparently more linked to resilience. Four of them were considered as driving forces: shelter from waves, usual cyclonic revolving water circulation in the Ensenada de Cazones, nutrient input from the Zapata swamp and deep water, and the abundance of the herbivore sea urchin *Diadema antillarum*. Triggered by these driving forces, the remaining factors apparently were less effect of waves and sediments, stabilization of live coral fragments, favorable benthic macro-algae indices, some retention of nutrient and plankton, increased coral heterotrophic feeding; better conditions for recruit settlement and viability, and for coral re-sheeting; faster coral growth and recuperation and better thermal conditions against coral bleaching.

Palabras clave: Arrecife de coral, resiliencia, factores determinantes, Cuba.

Keywords: coral reef, resilience, determining factors, Cuba.

INTRODUCCIÓN

Desde los años ochenta se viene documentando un deterioro creciente de la salud de los arrecifes coralinos en el Caribe (Aronson & Precht, 2001; Gardner *et al.*, 2003; Schutte *et al.*, 2010). Esto se ha atribuido a los efectos sinérgicos de presiones locales y regionales, la mayoría de las cuales provienen directa e indirectamente de actividades antropogénicas (Ginsburg & Glynn, 1994; Jackson *et al.*, 2001; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Hughes *et al.*, 2010). Estas presiones son el incremento de la temperatura (Hoegh-Guldberg, 1999, 2004; Eakin, Kleypas & Hoegh-Guldberg, 2008; Schutte *et al.*, 2010; Hughes *et al.*, 2010; Eakin *et al.*, 2010) y de la acidez del mar (Pandolfi *et al.*, 2005; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007, Eakin, Kleypas & Hoegh-Guldberg, 2008; Gledhill *et al.*, 2008; Kleypas *et al.*, 2008), así como el aumento de la frecuencia de huracanes intensos (Gardner *et al.*, 2005; Wilkinson & Souter, 2008; Alcolado *et al.*, 2009a), e incremento del nivel del mar (IPCC, 2007).

Existe una pérdida continua de cobertura de coral en toda la región del Caribe (Gardner *et al.*, 2003, Schutte *et al.*, 2010), principalmente en los acropóridos que son los constructores fundamentales de las crestas arrecifales (Aronson & Precht, 2001). Las causas de esta tendencia son el blanqueamiento, enfermedades infecciosas y la drástica merma de las poblaciones del erizo negro de espinas largas *Diadema antillarum* (Philippi, 1845) por la pandemia de 1983-84 en el Gran Caribe (Lessios *et al.*, 1984; Martín-Blanco *et al.*, 2010). Esto último condujo a la proliferación excesiva de macroalgas en el fondo en arrecifes que antes eran saludables (Hughes, 1994; Pandolfi *et al.*, 2005).

Se estima que más del 70% de los corales acropóridos han desaparecido en gran parte de esta región durante las tres últimas décadas (Gardner *et al.* 2003). Cuba no escapa a esta crítica situación (Alcolado *et al.*, 2001a, 2001b, 2003, 2009b, 2010; Caballero *et al.*, 2009, 2012; Perera-Valderrama, 2010).

El estudio de arrecifes coralinos alejados de asentamientos humanos, puede proveer información relevante sobre el efecto de las presiones regionales y representa una oportunidad para evaluar la resiliencia (resistencia + tolerancia + capacidad de recuperación; *sensu* Marshall & Schuttenberg, 2006) de estos ecosistemas a los efectos del cambio climático que de manera ya prácticamente crónica los están afectando.

Un área promisorio de investigación es comprender mejor las características de la resiliencia de los arrecifes caribeños que han logrado permanecer en buenas condiciones como es el casi excepcional caso de la cresta arrecifal de faro Cazonos (ensenada de Cazonos) en Cuba. Después de evaluada en 2001 con una elevada cobertura viva de coral, esta cresta, también conocida como “Nirvana”, sufrió el embate de un fuerte huracán en 2005 que lo disminuyó considerablemente. Sin embargo, en evaluaciones posteriores en 2010 y 2012, mostró una marcada tendencia a la recuperación a pesar de haber sufrido anteriormente el paso de dos huracanes más en 2008.

El objetivo de esta investigación fue explorar las condiciones ambientales que establecen la existencia de crestas de arrecifes saludables, como base para la comprensión de su resiliencia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Breve descripción del este del golfo de Batabanó

El golfo de Batabanó es una plataforma insular amplia y poco profunda (3–6 m) (Ionin *et al.*, 1977). Hacia el este, donde están los sitios de estudio, está bordeado, a lo largo de casi 65 km, por una serie de crestas arrecifales y algunos pequeños cayos arenosos. Esta plataforma cae abruptamente en una reentrante profunda (>1500 m) y angosta, el golfo de Cazonos, que termina al norte cerca de la costa como un rasgo circular, dentro de la ensenada de Cazonos donde se encuentra la cresta arrecifal del faro Cazonos. Al sudeste, el margen de la plataforma (>150 km) está bordeado por arrecifes y una cadena de pequeños cayos formando parte del archipiélago de Los Canarreos. Esta área tiene una serie de crestas arrecifales lineales que aparecen de manera discontinua a lo largo de toda su extensión. Extensos bosques de manglar bordean la costa y los cayos. Antes del paso del huracán Gilbert en 1988, prácticamente todas sus crestas arrecifales podían describirse literalmente como verdaderos jardines de *Acropora palmata* (Lamarck 1816) y *Acropora cervicornis* (Lamarck, 1816) (Kühlmann, 1971; Alcolado *et al.*, 2009a; 2010).

Los asentamientos humanos permanentes se localizan lejos del área de estudio (norte de la Isla de la Juventud, y sur de la Isla Principal) entre las provincias de Mayabeque, Pinar del Río y Artemisa, los cuales no deben tener influencia sobre los arrecifes estudiados, a juzgar por el patrón de circulación, de este a oeste, de las corrientes en el golfo de Batabanó (Blázquez-Echandi & Romeu, 1982; Arriaza *et al.*, 2007). Cerca del extremo suroriental se encuentra Cayo Largo (Fig. 1), donde existe un limitado desarrollo turístico de playa y buceo (seis hoteles, e infraestructura de aeropuerto, marina, servicios y alojamiento de personal de apoyo) y no se ha podido controlar completamente cierto nivel de contaminación por nutrientes. Sus efectos sobre los arrecifes cercanos estudiados son aparentemente bajos, según las evidencias disponibles sobre las crestas de arrecifes estudiadas del oeste de ese cayo (Alcolado *et al.*, 2001a), que abordan más adelante en la discusión.

Como en otras áreas del Caribe, sin embargo, en el golfo de Batabanó ha habido una actividad pesquera extensiva, y la pesca no regulada provocó el colapso de las pesquerías de mero, pargo y salmonete hacia 1980 (Claro *et al.* 2001). El área es un sitio importante para la pesca de múltiples especies, con más del 60% del total de captura de langosta, e importantes contribuciones de roncós y atún (Claro *et al.*, 2001).

Tramos y sitios de estudio

Para comparar y explicar, en lo posible, el grado de resiliencia entre crestas arrecifales con diferente nivel de deterioro, se consideraron 6 sitios de muestreos repartidos a la mitad en dos tramos de trabajo tomando en cuenta los diferentes resultados sobre condición de estos arrecifes obtenidos por Alcolado *et al.* (2009a, 2010) (Fig. 1).

El primer tramo (Tramo Norte), donde se habían encontrado las crestas de arrecifes mejor conservadas (Alcolado *et al.*, 2001b 2009a, 2010), se localiza al Norte del golfo de Cazonos, muy cerca de la ciénaga de Zapata, dentro del Parque Nacional del mismo nombre. El otro (Tramo Sur), donde las crestas estaban más deterioradas, incluye los arrecifes de cayo Rico, Los Ballenatos e Hijos de Los Ballenatos, situados al oeste de Cayo Largo (Fig. 1)

El 1 de junio del 2012, se evaluaron tres crestas de arrecifes del norte del golfo de Cazonos. Una de ellas fue la cresta del faro Cazonos (FC), identificada como la de mejor condición por Alcolado *et al.* (2009a, 2010). Las otras dos se encuentran al sudeste de cayo Diego Pérez. Una de ellas está cerca del centro de la porción norte de esa cresta (DP-N) y la otra frente a un faro en una pequeña porción de cresta en su extremo sur (DP-F). El 30 junio del mismo año se visitaron otras tres crestas del archipiélago de los Canarreos, hacia sudeste del golfo de Batabanó: la de sur de cayo Rico (CR), y las de los arrecifes Los Ballenatos (CB) y de Hijos de Los Ballenatos (CHB) (Fig. 1; Tabla 1, en Anexo 1).

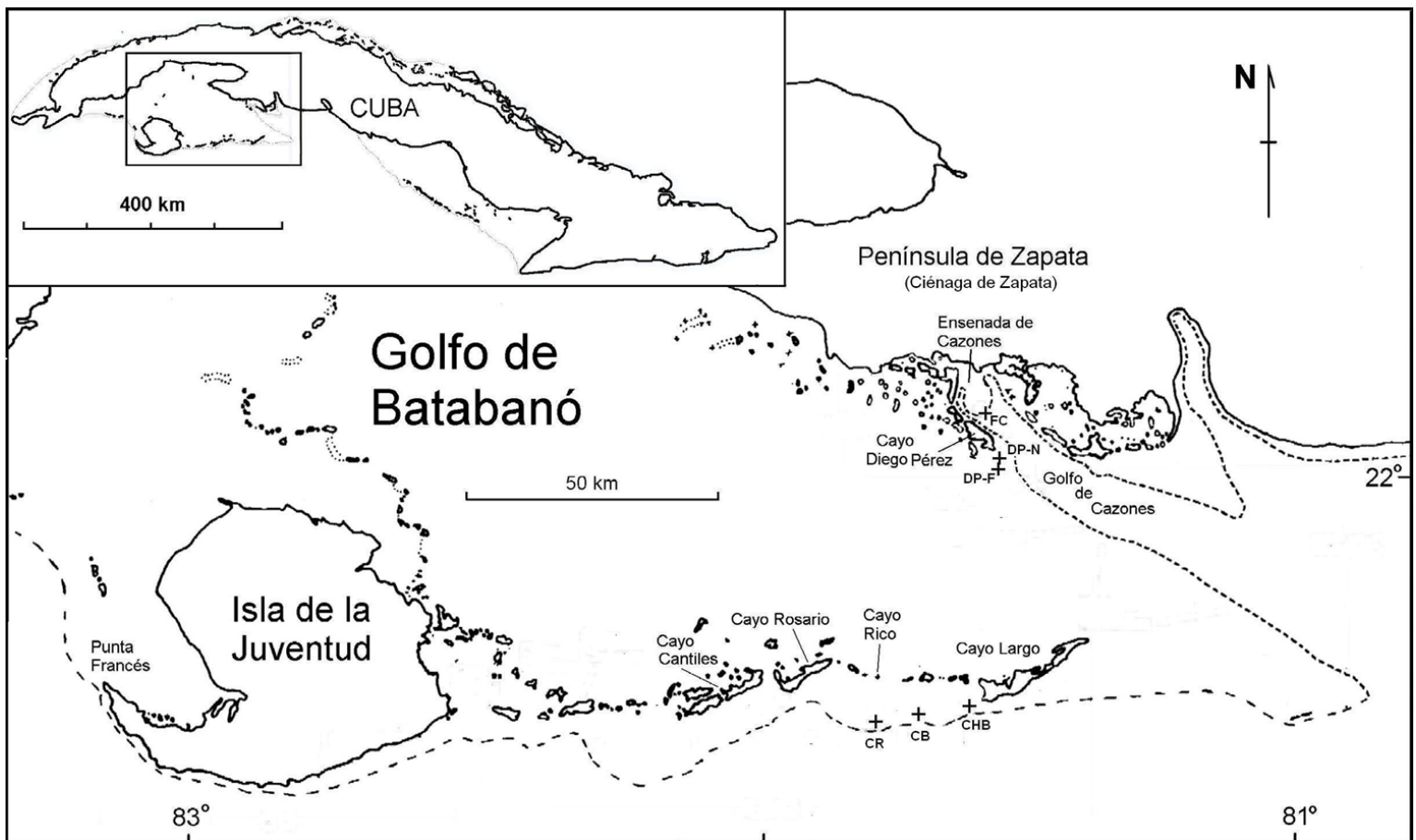


Figura 1. Mapa de ubicación de los sitios de muestreo (marcados con una pequeña cruz). Tramo Norte: FC = cresta de faro Cazonos; DP-N = cresta de Diego Pérez Norte; DP-F = cresta del faro Diego Pérez. Tramo Sur: CR = cresta de cayo Rico; CB = cresta de Los Ballenatos; CHB = cresta de Hijos de Los Ballenatos).

Figure 1. Map with the location of sampling sites (indicated with a small cross). Northern Stretch: FC = crest of faro Cazonos; DP-N = crest of Diego Pérez North; DP-F = crest of faro Diego Pérez. Southern Stretch: CR = crest of cayo Rico; CB = crest of Los Ballenatos; CHB = crest of Hijos de Los Ballenatos).

Metodología

Con el fin de evaluar la estructura comunitaria y la salud del arrecife, para el bentos se aplicó el protocolo AGRRA versión 3.1 (Kramer & Lang, 2003; www.agrra.org). Se empleó el transecto de banda (10 x 1 m) como unidad de muestreo. Cada uno se colocó sobre el sustrato coralino rocoso al azar. Según el tiempo y la cantidad de personas disponibles, el número de transectos varió entre 8 y 22 (Tabla 1, en Anexo 1).

Los indicadores que se aplicaron a cada coral duro que quedara debajo del transecto y tuviera 10 cm o más de diámetro se brindan en la Tabla 2 (en Anexo 1). En la estimación de la densidad de corales pétreos interceptados por cada transecto no se incluyeron las colonias 100% muertas.

Para la estimación del diámetro máximo de la colonia (dimensión máxima de la colonia vista desde arriba) tampoco fueron incluidas las colonias 100% muertas.

Para determinar el índice de abundancia relativa (%) de los grupos morfofuncionales de las algas (Tabla 2, en Anexo 1), se colocaron de cuatro a cinco cuadrados (0.25 x 0.25 m) directamente debajo del cordel del transecto cada 2 m (Kramer & Lang, 2003), o en el lugar más cercano (a menos de un metro de distancia) donde al azar el marco tuviera menos de 20% de ocupación por otro organismo sésil que no fuera alga (esponjas, ascidias, corales pétreos).. Donde no se cumpliera este requisito se abandonaba esa posición y se pasaba a la siguiente. Dentro de cada cuadrado se estimó con una pequeña regla la altura promedio aproximada de las algas carnosas y de las calcáreas. Se aplicó el índice de macroalgas carnosas que consistió en el producto del porcentaje promedio de cobertura de las macroalgas carnosas por el promedio de las alturas de este grupo dentro de los cuadrados.

La comunidad de peces fue muestreada utilizando transectos de banda, con seis recorridos de 50 m de largo por 2 m de ancho, siguiendo el método propuesto por Brock (1954), en vez del de AGRRA. Los indicadores de peces se muestran en la Tabla 2.

En la comparación de los indicadores de condición del bentos se aplicó un ANOVA bifactorial anidado (factores: sitios entramos) y la prueba de comparación de medias de Student-Newman-Keuls, con nivel de significación de 0,05. Previamente se comprobó la normalidad y homogeneidad de varianza de los datos (Zar, 1996). Fue necesario aplicar la transformación de raíz cuarta al diámetro máximo de las colonias y al reclutamiento. El resto cumplió con la normalidad y la homogeneidad. Para interpretar la mortalidad reciente y el índice de algas carnosas no fue necesario realizar análisis estadísticos.

Se compararon las medias de densidad y biomasa de peces herbívoros entre todos los sitios muestreados, mediante un análisis de varianza unifactorial (ANOVA). Para el contraste de las medias de densidad y biomasa de peces herbívoros entre los tramos Norte y Sur en su conjunto, se utilizó la prueba t-Student. Previamente se comprobó la normalidad y homogeneidad de varianza de los datos. Todas las pruebas se realizaron con Statistica 6.0.

Los mapas de patrones de circulación habitual oceánica se obtuvieron mediante el modelo de circulación SISCOM (Arriaza, *et al.*, 2007).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

De manera general, las mejores condiciones reflejadas en los indicadores del bentos se observaron en el Tramo Norte, particularmente en el sitio de faro Cazonos (FC; Tablas1-3), lo que coincide con evaluaciones ejecutadas anteriormente en 2001y 2007 (Alcolado *et al.*, 2001b, 2010). Faro Cazonos aún conserva su condición de cresta más saludable entre las numerosas que han sido evaluadas del país, al considerarse integralmente todos los indicadores de condición (cobertura viva de coral, diámetro máximo de los corales, relación %tejido vivo/%tejido muerto, mortalidad antigua acumulada, densidad de corales reclutas y de erizos de

espinas largas *D. antillarum* y predominio del coral “orejón” *A. palmata*. La cresta de faro Cazonos tiene una cobertura viva notablemente alta, comparable con la de los arrecifes de *Acropora* descritos a lo largo del Gran Caribe en los años 50 y 60 (Alcolado *et al.*, 2010). Por otro lado, es el único sitio que conserva el gran predominio numérico de esa especie, que era común observar antes de 1988 (Alcolado *et al.*, 2009a, 2010). Por el contrario, los restantes sitios y principalmente los del Tramo Sur, incrementaron la abundancia relativa de especies de corales (Tabla 4, en Anexo 1), que a pesar de ser más resistentes a los tensores ambientales (Hubbard & Pocock, 1972; Kolehmainen, 1973; Lirman & Fong, 1996, 1997; Torres & Morelock, 2002; Edmunds, 2010), sus tamaños son menores. Por esto último, esos corales no son tan buenos constructores de estructuras arrecifales complejas y elevadas, necesarias como refugio de fauna marina y protectoras de la costa y sus recursos naturales e inversiones.

Las otras dos crestas de este Tramo Norte (DP-N y DP-F), aunque en mejor estado que las del Tramo Sur, ya califican como arrecifes con notable deterioro, a juzgar por lo antes explicado sobre el menor predominio de *A. palmata* (Tabla 4, en Anexo 1) y por los valores más bajos de cobertura coralina, diámetro máximo, relación %tejido vivo/%tejido muerto, densidad de reclutas y densidad del erizo *D. antillarum* (Tabla 2, en Anexo 1). No obstante hay que resaltar que en los tres sitios la suma de los porcentajes de cobertura viva de coral y de algas costrosas fue de casi 100% (Tabla 2, en Anexo 1), lo que debe potenciar mucho la capacidad de recuperación de estas crestas.

En los tres sitios del Tramo Norte las macroalgas carnosas estuvieron prácticamente ausentes (igual que las macroalgas calcáreas articuladas), debido en gran medida a la mayor abundancia de *D. antillarum*, especie herbívora clave en el control de la proliferación de algas en los fondos arrecifales (Tabla 2, en Anexo 1). De hecho, la práctica desaparición de esta especie a causa de la pandemia letal de los años 1983-84 constituyó un hito negativo por ser el primer impacto, aparentemente ligado al cambio climático, de gran significación en el proceso relativamente reciente de deterioro acelerado de los arrecifes en Cuba y en el gran Caribe (Lessios *et al.*, 1984). Ello trajo como consecuencia la proliferación descontrolada de macroalgas sobre el fondo que creó un “cuello de botella” crónico que limita de manera considerable el espacio disponible (aparte de otros tipos de afectaciones) para el reclutamiento de nuevos corales que sustituyan a los que mueren por causas diversas. Una aparente condición de sobrepesca de peces herbívoros y carnívoros parece haber facilitado la explosión de macroalgas tras la pandemia de *D. antillarum* y la persistencia de la abundancia de aquellas.

Por el contrario, las crestas del Tramo Sur exhiben indicadores que las clasifican con un gran grado de deterioro, como por ejemplo coberturas coralinas demasiado bajas (7 a 12%), que prácticamente hacen que esas crestas estén dejando de calificar como arrecifes coralinos para convertirse en fondos rocosos colonizados por escasos corales pétreos. La gran escasez del erizo *D. antillarum* deja fuera de control la proliferación de macroalgas tanto carnosas como calcáreas articuladas. La abundancia de estas macroalgas en el Tramo Sur quizás no fue aún mayor debido al control ejercido por el fuerte oleaje que rompe sobre sus crestas tan expuestas al océano abierto. Es de destacar la cobertura de macroalgas calcáreas costrosas en este tramo (Tabla 2, en Anexo 1).

A diferencia de las evaluaciones de 2001 (Alcolado *et al.*, 2001b), la incidencia de enfermedades de origen microbiano sobre los corales pétreos fue nula tanto en el Tramo Norte como en el Sur (Tabla 2, en Anexo 1). Tampoco se observaron indicios de blanqueamiento de coral, lo que posiblemente se debió a que el muestreo tuvo lugar a principios del verano y, además, el satélite de NOAA/NESDIS no mostraba, en áreas cercanas, indicios de puntos calientes (*hotspots*) ni de número acumulado de semanas calientes (DHW = *Degree Heating Weeks*) de la superficie del mar (<http://www.ospo.noaa.gov/Products/ocean/cb/dhw/index.htm>).

La altura del relieve fue significativamente mayor en el Tramo N. Los valores significativamente más elevados se observaron tanto en los tres sitios del Tramo Norte, como en uno del Tramo Sur (cayo Rico), sin diferencias significativas entre sí (Tablas 2 y 3).

Las mayores desviaciones estándar del Tramo Sur reflejaron más heterogeneidad en el relieve, como resultado de una mezcla de esqueletos de lo que fueron grandes colonias (ahora muertas) de *A. palmata* que aún siguen de pie, así como corales muertos de menor tamaño y escasos corales vivos de baja estatura, principalmente *Millepora complanata* (Lamarck, 1816) y *Porites astreoides* (Lamarck, 1816). Con lo antes expuesto y un examen detallado de la Tabla 2, se llega a la conclusión de que el Tramo Norte (y sobre todo el sitio FC) está menos impactado que el Tramo Sur. Por otro lado, la buena condición del sitio FC, reflejada particularmente en la elevada cobertura coralina y el gran predominio del coral orejón *A. palmata*, aún después de haber sufrido una marcada caída en esa cobertura de 71% a 50% en la temporada de frecuentes huracanes entre 2001 y 2007 (Alcolado *et al.*, 2009a), ponen en evidencia su gran capacidad de recuperación o resiliencia. A continuación se aborda el posible contexto ambiental responsable de esas diferencias.

Contexto ambiental de las diferencias en el nivel de resiliencia

El grado de exposición al oleaje, junto con otros factores bióticos (reclutamiento, competencia) y abióticos (sedimentación, régimen de luz, tormentas) juegan un papel importante en la composición de la comunidad arrecifal (Geister, 1977; Liddell & Ohlhorst, 1987; Blanchon *et al.*, 1997, Karlson, 1999). Considerando la ausencia de grandes desarrollos humanos costeros cerca del área (excepto la presencia de actividad pesquera), el contexto ambiental relacionado con la resiliencia aquí se aborda como el efecto conjunto de varios factores, algunos de ellos relacionados entre sí, como se ve a continuación:

- Resguardo contra los vientos generadores de oleaje y de efectos de sedimentos. La intensidad del oleaje y la dinámica de los sedimentos son factores relacionados entre sí y con el grado de resguardo, y por eso se abordan juntos. El resguardo contra los vientos y el oleaje contribuye tanto al crecimiento de los corales adultos como a la sobrevivencia de los reclutas, efectos de gran importancia tanto para el mantenimiento como la recuperación de las crestas. En ese sentido, hay que añadir que también facilita la estabilización de los fragmentos de corales sobre el fondo para dar lugar a nuevas colonias.

Los tres arrecifes del Tramo Sur, frente al extenso Mar Caribe, se observan expuestos a vientos fuertes del sur (“sures”) que preceden a los frentes fríos y suspenden cantidades significativas de sedimentos entre septiembre a abril y son más fuerte hacia el occidente de Cuba, donde está el área de estudio (Rodríguez & Ballester, 1991). De manera tangencial los afectan los vientos alisios del este. Por otra parte, hay que considerar el oleaje producido por el mar de fondo de tormentas del Caribe. Durante los huracanes, el impacto de los vientos debe afectar a este tramo de acuerdo a la orientación momentánea de los vientos, según los grados de exposición mencionados.

Por el contrario, el Tramo Norte se encuentra más resguardado al norte del golfo de Cazones, donde el efecto de las distancias del *fetch* (recorrido libre del viento sobre el mar sin obstáculos para la generación de oleaje) de los vientos del norte (frentes fríos) y alisios debe ser amortiguado por la presencia de la isla principal y plataformas marinas someras que rodean algunas costas. El largo *fetch* de los vientos del sur, incide sobre las crestas, cuando provienen del sudeste. El oleaje generado por los vientos francos del sur provenientes del mar Caribe, a pesar del gran *fetch* de estos últimos, debe atenuarse considerablemente por la amplia extensión de plataforma marina muy poco profunda (generalmente entre 1 y 4 m) del este del golfo de Batabanó, donde además interfieren cayos y arrecifes.

Dentro de este Tramo Norte, el mayor resguardo lo recibe la cresta de faro Cazonos por su posición más intrincada al norte del golfo del mismo nombre, en la ensenada de Cazonos. En la cresta FC las distancias de *fetch* del oleaje son de 3,5 km a 4,7 km aproximadamente para los vientos del este y nordeste respectivamente; de 10 km a 11 km en los vientos del noroeste y norte, respectivamente (en que el oleaje es adicionalmente amortiguado por la amplia plataforma circular poco profunda existente al norte de la cresta); y de 6 km en los vientos francos del sur.

El centro de la cresta de cayo Diego Pérez está expuesto a *fetch* con distancias de (a) 11 km y 6 km, aproximadamente, de los vientos del este y nordeste, respectivamente; y (b) 18 km tangencialmente de los vientos del norte (en que también, como en FC, el oleaje es adicionalmente amortiguado por la misma plataforma circular poco profunda existente al norte de la cresta) mientras que el viento del noroeste sopla por detrás de la cresta en ambos sitios. Por otra parte, también recibe los vientos francos que vienen con componente Sur sobre la el este de la plataforma del golfo de Batabanó, donde, como se explicó, su efecto generador de oleaje es amortiguado por la baja profundidad. La cresta de cayo Diego Pérez (sitios DP-N y DP-F), igual que la de FC, está expuesta a un largo *fetch* de los vientos del sudeste.

Estos patrones arriba descritos para cada sitio pueden observarse diferenciados cuantitativamente en el mapa de exposición de oleaje promedio de Chollett *et al.* (2012).

Paralelamente, en correspondencia con el grado de resguardo, los corales pétreos muestran estar siendo sometidos a diferentes niveles de estrés, generados por los tres efectos de la dinámica de los sedimentos del fondo: sedimentación, abrasión y enterramiento. Esto tiene lugar durante vientos intensos y huracanes, debiendo ser más débil el nivel de estrés en Tramo Norte (sobre todo en faro Cazonos) que en el Tramo Sur, dado el menor resguardo del último.

En ocasiones, se han observado plumas de sedimento, generadas por el oleaje sobre los fondos poco profundos del golfo de Batabanó, saliendo al océano abierto entre los cayos Rosario y Cantiles (al oeste de los sitios estudiados) y el sur de la Isla de La Juventud. De hecho, la distribución de los sedimentos suspendidos que se observa en las imágenes satelitales de Acker *et al.* (2004) sobre transporte masivo de sedimentos en Cuba y el Golfo de México después del paso del huracán Michelle (tomadas durante y poco después del paso del huracán a través de la mitad oriental del golfo de Batabanó), sugieren que los arrecifes de los cayos del sur (incluidos los del Tramo Sur) e Isla de la Juventud son más propensos al impacto de sedimentos que el margen noroccidental del golfo de Cazonos que es despejado más rápidamente de las aguas cargadas de sedimentos. Este posible comportamiento aparentemente habitual durante huracanes, inferido a partir de lo observado una vez por Acker *et al.* (2004), aquí se atribuye a la tendencia neta de la corriente del agua hacia el oeste en el borde oriental del golfo de Batabanó (Blázquez-Echandi & Romeu, 1982; Arriaza *et al.*, 2012) y al patrón de circulación habitual en el oeste de Cayo Largo (Arriaza *et al.*, 2012; Figs. 2A y 2B, respectivamente).

Por otro lado, si se toma en cuenta la sedimentación producida por sedimentos provenientes de áreas costeras de la isla principal sobre el Tramo N, o de los cayos cercanos en el caso del Tramo S, habría que considerar que: (1) en el primer caso el buen estado de conservación de los manglares debe favorecer una mayor retención de los sedimentos durante los momentos de fuerte escorrentía, mientras que, por el contrario, (2) el sur de Cayo Largo posee grandes extensiones de playas expuestas en sus costas sur y occidental, que durante fuertes vientos y huracanes pudieran dar origen a niveles importantes de suspensión de sedimentos más finos y su posterior transporte hacia los arrecifes más cercanos del Tramo Sur. Por otro lado, el sedimento suspendido en el golfo de Batabanó también pudiera llegar a las crestas del Tramo Sur a través de las pasas entre los cayos.

- **Huracanes.** En septiembre de 1988, el huracán Gilberto devastó prácticamente a todas las colonias de *A. palmata* en las crestas arrecifales (que hasta este mismo año se encontraban en bastante buen estado) a lo largo del borde sureste del golfo de Batabanó. Once días después del paso del huracán bordeando todo el sur del golfo, casi todas las colonias estaban fragmentadas y casi completamente blanqueadas en algunos arrecifes visitados por María E. Ponce & Rafael Puga (com. pers.). No se sabe si quedaron blanqueadas por la pérdida de tejido producido por efecto abrasivo de los sedimentos y bólidos rocosos, o a un esperado evento de blanqueamiento en ese año, esto último según Thomas Goreau (com. pers.).

Desde Gilberto, estos corales aparentemente no se habían recuperado en crestas evaluadas en 2007 del Tramo Sur (cayo Rico) o cercanas (cayos Cantiles y Rosario) (Alcolado *et al.*, 2009a). Su efecto, aunque importante dada la gran intensidad de ese huracán, debió haber sido mucho menor en el Tramo Norte y sobre todo en el sitio FC, tanto por su lejanía del trayecto del meteoro como por su mayor resguardo.

En la cresta de faro Cazonas, a pesar de su notable recuperación en 2012, fue evidente el gran impacto observado inmediatamente después del paso del huracán Michelle en el 2001, a manera de un gran destrozo y dispersión de las ramas partidas del coral *A. palmata*, y de corales *Diploria* volcados (Alcolado *et al.*, 2009a).

Después del paso del huracán Dennis en el 2005, en la cresta de faro Cazonas no se observó tanto daño, pero sí un enturbiamiento muy fuerte del agua de color verdoso (Juliett González, com. pers.). Es conveniente aclarar que este huracán ejerció su influencia no desde el mar, sino desde tierra firme por donde se desplazó provocando el arrastre de sedimentos hacia el mar.

El daño neto de los huracanes de 2001 a 2005 fue más notorio en faro Cazonas, muy probablemente debido en parte a que este sitio se encontraba en muy buen estado antes de ser impactado en el 2001 por Michelle, mientras que los sitios restantes, ya estaban muy deteriorados (Alcolado *et al.*, 2009a). Al respecto, Lirman & Fong (1996) refieren cómo un arrecife sobre el cual no ha pasado un huracán en muchos años y ha desarrollado una estructura compleja (como el de Discovery Bay, Jamaica), es más vulnerable que uno sobre el cual pasan huracanes con mayor frecuencia. No obstante, en 2012 la cresta de faro Cazonas se había recuperado considerablemente.

Los huracanes Michelle (2001), Isidore (2002), Lily (2002) y Charley (2004) pasaron muy cerca de los tres sitios del Tramo Sur, los que ya estaban muy afectados cuando se evaluaron en el 2001. El huracán Iván (2004), a pesar de su paso relativamente distante, generó un oleaje muy fuerte en esa área (Ida Mitrani, com. pers.), lo que sin duda debe de haber causado una fuerte afectación a los arrecifes de cayo Rico, Los Ballenatos e Hijos de Los Ballenatos (Alcolado *et al.*, 2009a).

Es ampliamente reconocido que los huracanes son beneficiosos para los arrecifes si no son muy frecuentes, ya que impiden que el espacio sea monopolizado por especies de coral competitivamente más resistentes al oleaje y los efectos de los sedimentos que los corales acropóridos (Rogers, 1983). Además, permiten la extensión del área de arrecife a través de la propagación y reimplantación de fragmentos vivos de corales (Lirman, 2003).

Según Lirman (2003), a partir de sus experiencias en el sur de la Florida, para el coral *A. palmata* resulta beneficioso el paso de un huracán cada cinco años, aproximadamente. Si la frecuencia es de cada dos años aproximadamente o menos, como ha sido el caso de nuestra área evaluada, las crestas formadas por ese coral se van degradando sostenidamente al no haber margen de tiempo para recuperaciones sucesivas. Si la frecuencia es de un huracán cada 15 años, el desarrollo de la población del coral se hace más lento.

- **Recapamiento.** El recapamiento (o recubrimiento) de corales parcial o completamente muertos, por tejido vivo del propio coral, es un mecanismo de recuperación rápida (sea a partir del crecimiento de remanentes vivos del coral dañado, o de reclutas fijados sobre partes muertas del coral, o de ambos procesos a la vez sobre una misma colonia), como se ha observado muy a menudo en *A. palmata*. La frecuencia de corales pétreos recuperándose por esta vía fue a simple vista mucho mayor en el Tramo Norte, sobre todo en FC (este aspecto, por su complejidad, no se cuantifica en la metodología aplicada). El recapamiento debe permitir que un coral no tenga que desarrollarse a partir de cero, sino aprovechando los esqueletos de *A. palmata* total o parcialmente muertas (o fragmentos de éstas) para irlos recubriendo rápidamente, sin esperar decenas de años para alcanzar una talla considerable.

- **Reclutamiento.** La densidad de reclutas es uno de los indicadores más importantes del potencial de recuperación de un arrecife coralino tanto a través de la colonización del fondo del arrecife o de la superficie muerta de un coral (recapamiento). La abundancia promedio de reclutas, aunque no presentó diferencias estadísticamente significativas (aparentemente por error de tipo beta), fue visiblemente mayor en FC y su densidad alcanzó valores considerables en algunos transectos (>10 col./m²) sólo en este sitio (Tabla 2, en Anexo 1). Ello parece estar condicionado por varios de los factores que aquí se discuten (resguardo, espacio disponible, fertilidad del agua, mayor cantidad de *D. antillarum* controlando las macroalgas del fondo, y menor sedimentación).

- **Reproducción por fragmentación de ramas de acropóridos.** La fragmentación de ramas corales acropóridos es otra de sus formas de reproducción. Los fragmentos que se producen durante ciclones, si logran fijarse sobre el fondo, pueden dar lugar a nuevas colonias conocidas como *ramets* (Lirman & Fong, 1996). El mayor resguardo de la cresta FC ha de conferirle una gran ventaja en cuanto al éxito en la estabilización y fijación de los fragmentos de corales y por lo tanto una gran ventaja reproductiva por esta vía. Aunque en menor grado, también tienen esa ventaja los otros dos sitios del Tramo Norte.

De manera contraria, la gran exposición de los sitios del Tramo Sur al océano abierto y a frecuentes huracanes dificultarían el desarrollo de nuevos corales mediante estabilización y fijación de los fragmentos de corales.

- **Efecto del cambio de fase en cuanto a las especies dominantes.** Alcolado *et al.* (2009a, b) sugieren que el hecho de que todos los sitios (incluso los que no sufrieron reducciones significativas en la cobertura viva de coral) experimentaron marcados cambios en el predominio numérico de especies, indica que la conservación de la cobertura por sí sola no necesariamente representa estados estables integrales y favorables de los arrecifes coralinos. Eso, sobre todo, si las nuevas especies son más resistentes a los tensores que se hacen crónicos o frecuentes. Este cambio de fase hacia el predominio de estas especies puede constituirse en un freno para que la comunidad de corales pétreos vuelva a su composición y estructura inicial deseada.

Según Alcolado *et al.* (2009a), en las crestas, *M. complanata* fue una de las especies que en 2007 incrementó considerablemente su predominio (que persistía dominando en 2012 como en los casos de las especies que se mencionan a continuación). Este hidrocoral es de crecimiento rápido, muy resistente al oleaje y, por su forma, es poco afectado por la sedimentación, lo que lo hace un invasor exitoso del espacio disponible (Lewis, 1996), en detrimento de *A. palmata*. Ello puede restringir las posibilidades de recuperación del espacio por esta última especie, que es la principal constructora de crestas y la de mayor importancia para mantener la complejidad estructural, disipar la energía del oleaje y brindar refugio a diversos organismos.

La especie *P. astreoides*, que también incrementó su predominio en 2007, es muy resistente a la sedimentación y al oleaje (Hubbard & Pocock, 1972; Kolehmainen, 1973; Lirman & Fong, 1996; Torres & Morelock, 2002; Edmunds, 2010). *P. astreoides* ha sido señalada como una

especie con gran potencial reproductivo y comparativamente poco dañada por los huracanes (Glynn *et al.*, 1964; Lirman & Fong, 1996 y 1997). *M. complanata* y *P. astreoides*, por su estatura más baja, contribuyen en mucho menor grado al relieve de la parte frontal de la cresta y, por lo tanto, no son tan aptas como refugio, sobre todo la última, por su hábito con fuerte tendencia incrustante. Por otro lado, *P. astreoides* es considerado como una de las especies que más toleran el blanqueamiento (Hennige *et al.*, 2011). Esta especie soporta vivir entre abundantes macroalgas y parece estar experimentando un periodo de abundancia incrementada en Saint John, Islas Vírgenes de EE.UU. (Edmunds, 2010).y en muchos otros arrecifes disturbados del Gran Caribe (Judy C. Lang, com. pers.).

- Cobertura de macroalgas y densidad del erizo negro de espinas largas *D. antillarum*.

Ambos factores se abordan juntos por estar muy interrelacionados. Los menores índices de macroalgas carnosas y articuladas, la mayor cobertura de algas costrosas en el Tramo Norte (Tabla 2, en Anexo 1) debe haber permitido una mayor colonización y sobrevivencia de reclutas, a la vez que los corales adultos se ven menos perjudicados por los diversos efectos que causan las macroalgas carnosas. La relación macroalgas carnosas/calcáreas costrosas fue inferior también en el Tramo Norte (Tabla 2, en Anexo 1). Desde 2001, la situación era similar (Alcolado *et al.*, 2001b).

Dado que los sitios del Tramo Norte están comparativamente más resguardados y, por lo tanto, menos afectados por el oleaje, los bajos índices de macroalgas observados se explicarían principalmente por las densidades superiores del erizo negro de espinas largas *D. antillarum* en este tramo, y sobre todo en FC (Tabla 2, en Anexo 1). En 2001 se presentaba el mismo cuadro (Alcolado *et al.*, 2001b). La mayor densidad del erizo negro de espinas largas en el Tramo Norte ha de deberse al menor impacto que ejercen los huracanes en el tramo (y sobre todo en FC), por lo que sus poblaciones se verían menos mermadas y, además, se recuperarían en un plazo menor. Ello debe haber permitido una recuperación más rápida de sus poblaciones después de haber sido mermadas ya sea por la pandemia de 1983-84 o por los huracanes que azotaron el Tramo Norte desde 2001.

A la vez, el proceso de aplanamiento del relieve de las crestas del Tramo Sur, causado por la erosión por haber baja cobertura del fondo por corales pétreos, también debe estar contribuyendo a la muy baja densidad del erizo negro de espinas largas, al haber mucho menos disponibilidad de refugio, sobre todo en CB y CHB (Tabla 2, indicado tanto por los valores de cobertura coralina como de altura del relieve).

Esta especie herbívora es clave en el control de las macroalgas que compiten contra los corales en la ocupación del fondo rocoso (Lessios *et al.*, 1984). La densidad de *D. antillarum* que se considera efectiva para la remoción de algas, debe ser mayor que 2 ind./m² (CARICOMP, 2000; Steiner & Williams, 2006), cifra alcanzada solamente en la cresta de FC.

La abundancia del *D. antillarum* parece compensar las limitadas densidad y biomasa observadas en los peces herbívoros (loros y barberos) los cuales no deben estar contribuyendo sustancialmente en ese sentido.

- Fertilidad y patrón habitual de la circulación del agua. Tanto la mayor fertilidad como la riqueza biológica del agua son factores que sugieren estar determinando en alguna medida la mejor condición de la cresta FC. Existen evidencias de los esperados aportes de nutrientes tanto desde la ciénaga de Zapata y de sus lagunas costeras, como una muy extensa y poco profunda que se extiende al este detrás de los cayos Cobo, Carcamán, El Calvario y Ernest Thaelmann.

Fernández de la Llera *et al.* (1990) refieren una mayor concentración de nutrientes de N y P, que cartografía a manera de un gradiente decreciente desde la costa de la ciénaga de Zapata hacia el sur del golfo de Cazones. Por otro lado, Cruz (1966) refiere una mayor abundancia de

plancton (referido como “material alimenticio”) en la parte norte de ese golfo, lo que también revela una superior fertilidad del agua. Adicionalmente, se informan altas concentraciones de bacterias heterótrofas y elevados valores de biomasa bacteriana (Lugioyo, 2003 y Lugioyo *et al.*, 2007), de concentraciones de larvas de peces (Gutiérrez *et al.*, 1990), de larvas de langosta, en particular del estadio I (Alfonso *et al.*, 1991); de fitoplancton (Pérez *et al.*, 1990, Loza, 2010) y de microzooplancton (Orozco-Llerena, 1997). De todo lo anterior se infiere la importancia de los nutrientes provenientes de la ciénaga y lagunas costeras de la ciénaga de Zapata en la resiliencia de las crestas del Tramo Norte y, principalmente, de FC (por su mayor cercanía), a través de la producción de plancton que sirve de alimento por la vía heterotrófica a los corales. Como ejemplo, puede apreciarse la mayor concentración de clorofila del agua en Tramo N que en el S en la imagen de la NOAA tomada en época de lluvias el 28 de julio de 2013 (Fig. 3).

Borrel (2006), Borell & Bischof (2008), Borell *et al.* (2008) y Sawall *et al.* (2011) manifiestan que los corales pétreos bien alimentados por la vía heterotrófica a partir del plancton poseen una mayor foto protección del sistema fotosintético de las zooxantelas simbiotes y menor inhibición del ciclo fotosintético de Calvin, haciéndolos menos vulnerables al blanqueamiento. Para el Caribe, Seemann *et al.* (2012) concluyen que la acumulación de lípidos en *Agaricia tenuifolia* Dana, 1846 y *Porites furcata* Lamarck, 1816 (sobre todo en el último) fue mayor cuando fueron alimentados con fitoplancton ($\leq 1 \mu\text{m}$), que con zooplancton ($>180 \mu\text{m}$). Esto último hace pensar que la productividad primaria puede ser tan importante como la secundaria para la supervivencia por la vía heterotrófica en los corales. En ese sentido la mayor fertilidad de las aguas en faro Cazonos estaría aportando tanto fitoplancton como zooplancton en calidad de alimento para los corales. Por otra parte, al ser el agua menos transparente por su mayor fertilidad y posible mayor presencia de materia orgánica disuelta, exista una menor afectación por las altas radiaciones durante los eventos de calma extrema, como se sugiere para los Cayos de la Florida (Ayoub *et al.*, 2008).

A lo anterior hay que añadir el patrón circulación habitual giratorio ciclónico, extendido y parcialmente encerrado dentro de la ensenada de Cazonos, como se expone en el modelo de circulación SISCOM (Fig. 2A). Este debe arrastrar los nutrientes (provenientes tanto de la extensa laguna baja del este como directamente de la costa de la ciénaga de Zapata por el norte) hacia faro Cazonos por estar en muy cerca del centro de la circulación giratoria. Además, un giro, también ciclónico, localizado en el sur de la ensenada, trae a la superficie y dispersa aguas enriquecidas y más frías de las capas más profundas (60 - 400 m) adyacentes (Libertad Rodas y Marcelino Hernández, comunicación personal), por lo que también parece influir sobre la cresta FC. De esa manera se estaría fomentando la fertilidad y productividad del agua dentro de la ensenada, lo que se traduciría en un mayor potencial de alimentación heterotrófica para los corales pétreos.

Esta alternativa alimentaria sería importante sobre todo durante posibles eventos de blanqueamiento de corales (Schuttenberg & Marshall, 2008) en que se deprime o cesa su alimentación autotrófica por la pérdida de las zooxantelas simbiotes. Habría que añadir, que la mayor abundancia de plancton parece estar contribuyendo a una mayor capacidad de crecimiento, recuperación y de supervivencia tanto de los corales ya bien establecidos como de los reclutas. Por otra parte, el patrón de circulación descrito podría a la vez estar favoreciendo en cierta medida el auto reclutamiento de larvas de corales y del erizo *D. antillarum* debido al carácter semicerrado de la ensenada, donde se extiende la periferia del giro y se encuentra la cresta de FC, según Libertad Rodas (com. pers.).

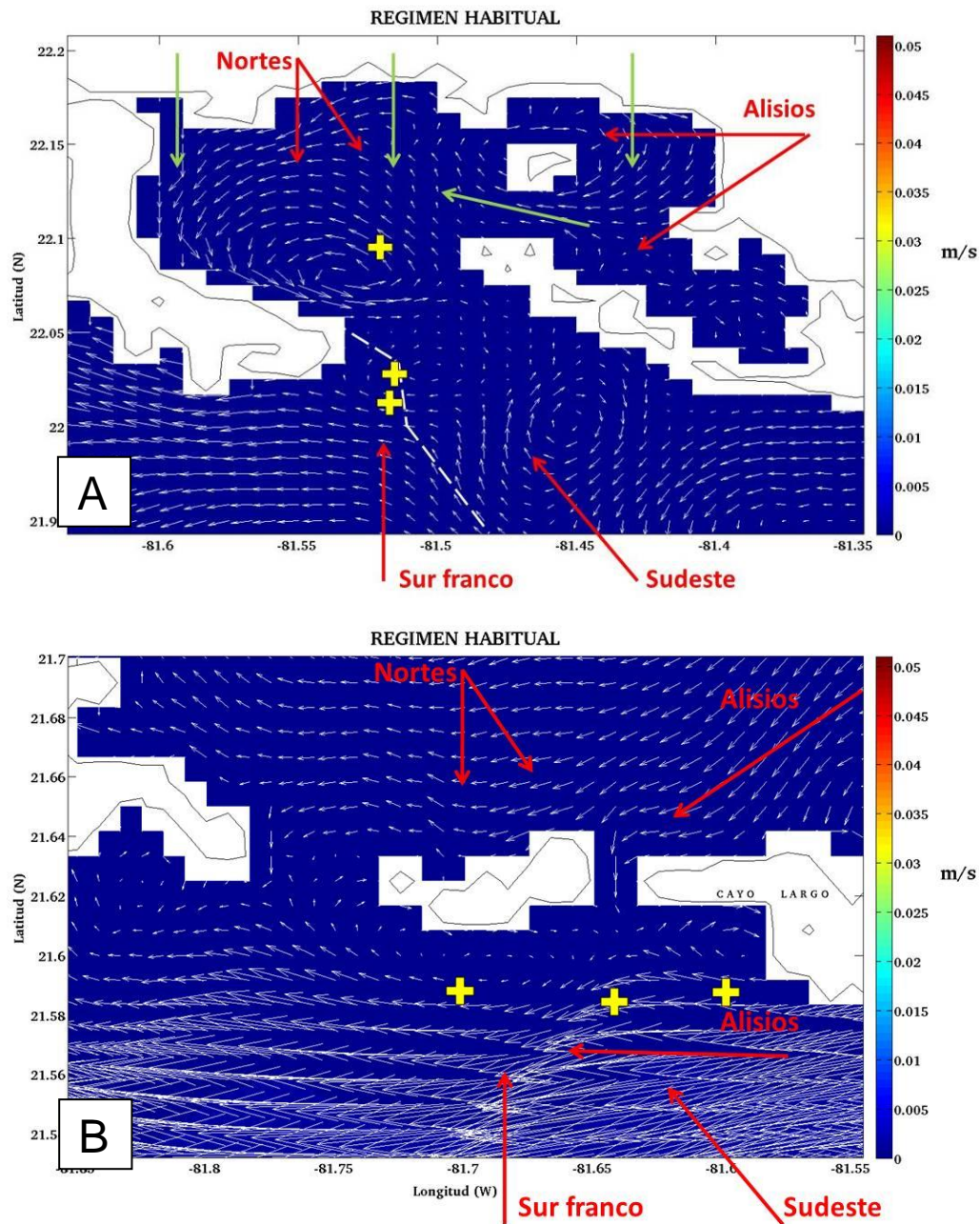


Figura 2. Régimen habitual de circulación general e influencia de algunos factores (Programa SISCOM del Instituto de Oceanología). **A:** Tramo Norte (cruces amarillas = sitios de muestreo; de arriba abajo: FC, DP-N y DP-F); **B:** Tramo Sur (cruces amarillas = sitios de muestreo; de izquierda a derecha: CR, CB y CHB). Flechas rojas = vientos; flechas verdes = entradas de nutrientes. La línea discontinua en el mapa **A** esquematiza el borde oriental de la plataforma poco profunda del golfo de Batabanó.

Figure 2. Usual regime of general circulation and influence of some factors (SISCOM software from the Instituto de Oceanología). **A:** Northern Stretch: yellow crosses = sampling sites; up to down: FC, DP-N and DP-F. **B:** Southern Stretch: yellow crosses = sampling sites; left to right: CR, CB y CHB; red arrows = winds; green arrows = nutrient inputs. The broken line in the map **A** schematizes the eastern border of the gulf of Batabano shallow shelf.

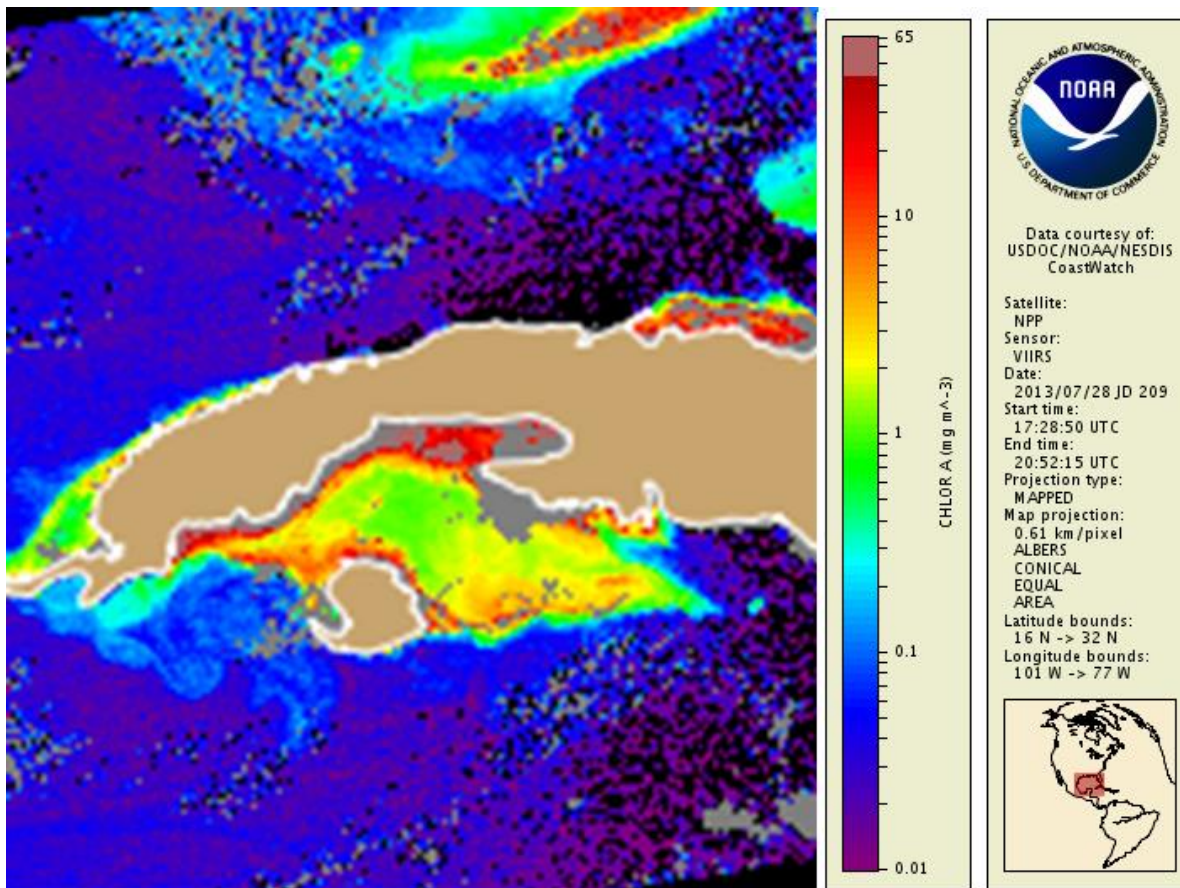


Figura 3. Concentración superficial de clorofila a. Fragmento de imagen de color del mar (NOAA, 28 de julio de 2013 en <http://www.ospo.noaa.gov/Products/ocean/color.html>).

Figure 3. Surface chlorophyll-a concentration. Sea color image fragment (NOAA, July 28, 2013 in <http://www.ospo.noaa.gov/Products/ocean/color.html>).

Por el contrario, el Tramo Sur está muy alejado de la mencionada circulación giratoria, y el modelo SISCOM de circulación habitual muestra ahí una gran influencia de las aguas oligotróficas del océano abierto producida por un flujo marcadamente proveniente del Este (Fig. 2B).

Esta particular convergencia de los factores en FC y también, aunque en menor grado, en las crestas DP-N y DP-F (Tramo Norte) implicaría una gran diferencia en el grado de favorabilidad alimentaria para los corales en comparación con los sitios del Tramo Sur (CR, CB e CHB), donde las aguas son química y biológicamente más pobres (Cruz, 1966; Fernández de la Llera *et al.*, 1990; Orozco-Llerena, 1997).

En las aguas del sitio CB, muy cercano a Cayo Largo (Tramo Sur) y donde se obtuvo el mayor índice de macroalgas carnosas (Tabla 2, en Anexo 1), Miravet *et al.* (1999) y Alcolado *et al.* (2001a) refieren evidencias de nutrificación, debido a la existencia entonces de lagunas de oxidación, una lavandería, un pequeño criadero porcino (ya erradicado) y la práctica del enterramiento de basura (ya detenida). Sin embargo, no se sabe en qué magnitud la nutrificación se debía entonces a la contaminación cultural o a la descomposición de gran cantidad de restos de algas en el fondo derivada de una gran abundancia de macroalgas

favorecida por la escasez *D. antillarum* (Alcolado *et al.*, 2001a). Esos autores, basándose en un conjunto de indicadores, encontraron que de los tres sitios de este tramo, CB ya presentaba el mayor grado de deterioro, y CR, el menor.

El gran predominio y la abundancia de algas pardas de la familia Dictyotaceae observada en 1999 a 10 m de profundidad frente a la cresta CB (Alcolado *et al.*, 2001a), hace dudar de que la nutrificación proveniente del cayo fuera la causa principal de la abundancia de macroalgas en el fondo, ya que este grupo de algas no aparece entre los considerados indicadores de este factor en varias fuentes consultadas (Smith *et al.*, 1981; Lapointe & O'Connell, 1989; Lapointe *et al.*, 1992; Little *et al.*, 1989, 1992 y McClanahan, 2004, entre otros). Las corrientes del este que bordean la plataforma marina del Tramo Sur deben ejercer un fuerte efecto de transporte y dilución de los nutrientes que llegan a las crestas, provenientes del noroeste de Cayo Largo, donde se encuentran la marina y la lavandería (ver patrón de circulación en la Fig. 2B). Por otro lado. La distancia de la línea costera del cayo a estas crestas es bastante amplia, lo que puede contribuir junto con las corrientes del este a la dilución de los nutrientes, sobre todo cuando la influencia podría ser mayor por fuertes lluvias.

- **Enfermedades de corales.** En 2001 las enfermedades microbianas en corales pétreos, si bien fueron notorias solo en el Tramo Sur y ausentes en el Tramo Norte (Alcolado *et al.*, 2001b), estuvieron prácticamente ausentes en ambos tramos en 2012 (Tabla 2, en Anexo 1). Esto apoya el criterio de varios autores sobre una aparente tendencia a la disminución de su frecuencia en el Gran Caribe (Miller *et al.*, 2003; Kim & Harvell, 2004; Reshef *et al.*, 2007; Lesser *et al.*, 2007), exceptuando las recaídas de enfermedades en otras áreas del Caribe (Puerto Rico, Islas Vírgenes, Venezuela y Bonaire) después del masivo evento de blanqueamiento de 2005, y de un evento menor de blanqueamiento en 2010 (Miller *et al.*, 2003, 2009; Muller *et al.*, 2008; Bruckner & Hill, 2009; Jekielek, 2011; Bastidas *et al.*, 2012).

Aquí no se compara el efecto del blanqueamiento ya que no se dispone de información pertinente en los momentos de mayor incidencia de este evento en todos los sitios. Al menos en los sitios del Tramo Sur, la Red de Monitoreo Voluntario de Alerta Temprana de Arrecifes Coralinos de Cuba ha reportado frecuentes eventos de blanqueamiento de corales durante épocas pico en los años 2005 (51 a 75% de los corales), 2006 (1 a 30%), 2008 (11 a 30%), 2009 (31 a 50%), 2010 (11 a 30%), 2011 (1 a 10%) y recientemente en 2012 (0 a 10%). Por la distancia, la red no ha podido reportar el comportamiento del blanqueamiento en el Tramo Norte.

No obstante, puede pensarse que por la menor transparencia esperada del agua (debida a su mayor abundancia de plancton y las temperaturas posiblemente algo más frías por el mencionado acarreo de aguas profundas que debe ser inducido por el giro ciclónico), el blanqueamiento de corales tenga una menor incidencia en ensenada de Cazonas que en el área del Tramo Sur, lo que amerita ser verificado.

- **Abundancia de peces herbívoros y carnívoros.** Al comparar la densidad y biomasa de peces herbívoros entre los seis sitios muestreados (Tablas 2, 3, en Anexo 1), no se encontraron diferencias significativas ($F=0,49$, $p=0,8$ y $F=0,77$, $p=0,6$, respectivamente). Sin embargo, al unir los sitios de cada tramo, en el Tramo Norte se observaron densidades de herbívoros ligera pero significativamente superiores que en el Tramo Sur ($t=27,7$ $p<0,001$). La biomasa de herbívoros no fue significativamente diferente entre los tramos Norte y Sur ($t=1,8$ $p=0,7$).

Tanto la densidad como la biomasa de peces carnívoros (solo meros y pargos) fueron muy bajas y parecidas en los sitios de ambos tramos (Tabla 2, en Anexo 1), lo que sugiere la existencia de cierta presión de pesca. Según estos resultados, la ictiofauna no parece haber influido como un factor determinante en las diferencias de condición de los arrecifes entre los dos tramos ni entre sitios.

- **Clones resistentes de corales acropóridos.** Para el Tramo Norte se ha planteado que pudiera haber también un predominio por crecimiento asexual de algunos clones genéticamente resistentes a los patógenos que afectan el Caribe (Alcolado *et al.*, 2010). El aspecto no se incluyó en la presente investigación.

CONSIDERACIONES FINALES

Se ha podido ver cuán multifactorial sugiere ser el nivel de resiliencia de un arrecife coralino, y lo excepcional que debe ser en el contexto actual la combinación de factores para que exista un arrecife resiliente como la cresta de faro Cazones. A la vez, tenemos que los arrecifes en buenas condiciones que rodeaban prácticamente toda la plataforma del archipiélago de cubano a principios de los 80, ahora están representados solamente por muy pocas cresta arrecifales en buenas condiciones, entre tantas que han ya sido evaluadas hasta el presente en Cuba.

Siguiendo a Hughes *et al.* (2010), es muy importante distinguir entre dos tipos de fuerzas de cambio en cuanto a escala de tiempo: las rápidas y las lentas. Por otro lado las respuestas de los ecosistemas suelen ser más de tipo umbral (abruptas) que lineales graduales. Ejemplos de estas últimas son la presión pesquera, los aportes de nutrientes y el incremento gradual de la temperatura. Estas fuerzas lentas y crónicas tienen lugar simultáneamente e interactúan entre sí. De manera diferente, las fuerzas de cambio rápidas (agudas) son episódicas o golpean de manera que en poco tiempo empujan al sistema arrecifal fuera de su estado de equilibrio.

Hughes *et al.* (2010), tomando como base ese razonamiento, refieren que cuando los tensores humanos crónicos (fuerzas de cambio lentas) están a niveles bajos, los arrecifes pueden ser desplazados de su equilibrio dominado por corales pétreos, a causa de un disturbio agudo de acción rápida, y aun así poder recuperarse. Esto no constituye un temido cambio de fase del ecosistema, sino una parte normal de la dinámica de un arrecife coralino funcional (por ejemplo, después de ciclones). En contraste, muchos arrecifes han sido empujados lentamente a un nivel tal de impactos humanos crónicos que ya no pueden recuperarse de los pulsos de mortalidad de corales.

Teniendo en cuenta lo planteado por Hughes *et al.* (2010), es crucial evitar el aumento de los niveles de los tensores crónicos antropogénicos (sobrepesca, sedimentación, contaminación, y de la temperatura y acidificación de los océanos debido al cambio climático, etc.) para que no ocurra el colapso del ecosistema arrecifal hacia un temido y lamentable cambio de fase de fondos rocosos cubiertos por algas y otros invertebrados sustituyendo a los corales pétreos. Esto es lo que debe hacerse para apoyar la resiliencia que en grado variable (pero actualmente predominantemente limitada) tienen los arrecifes de coral, ecosistemas de enorme valor económico, social y natural.

Para concluir, el diagrama conceptual de la Figura 4 sintetiza los factores e interacciones que parecen estar condicionando la mayor resiliencia de la cresta de faro Cazones. Se indican los factores que consideramos que actúan como fuerzas motrices básicas o iniciales: resguardo contra el oleaje, mayor disponibilidad de nutrientes (provenientes de la ciénaga de Zapata y, al parecer, de las grandes profundidades), circulación habitual giratoria de las corrientes y abundancia del erizo de mar herbívoro *D. antillarum*.



Figura 4. Diagrama conceptual con los factores e interacciones que parecen determinar la mayor resiliencia de la cresta arrecifal de faro Cazones. Con letras mayores y contornos más gruesos se indican los factores que consideramos que actúan como fuerzas motrices básicas.

Figure 4. Conceptual diagram showing factors and interaction that apparently determine the highest resilience of faro Cazones reef crest. Factors considered as acting as basic driving forces are indicated in squares with thicker borders and bigger bold letters.

CONCLUSIONES

1. Las mejores condiciones en las crestas se siguen observando en el Tramo Norte, sobre todo en faro Cazones. Esta última cresta, aunque todavía presenta cierto grado de deterioro causado por cuatro huracanes entre 2001 y 2012, es la mejor conservada entre las que se han evaluado cuantitativamente en Cuba.
2. El mejor estado de las crestas (y de los corales acropóridos en particular) en el Tramo Norte y especialmente en faro Cazones parece estar determinado por el efecto combinado de cuatro factores o fuerzas motrices de la resiliencia, a saber: resguardo, fertilidad del agua, abundancia del erizo negro de espinas largas *D. antillarum* y patrón giratorio de la circulación habitual en la ensenada de Cazones.
3. Las consecuencias biológicas de las fuerzas motrices de la resiliencia, y que a su vez contribuyen a esta última son: (a) menos daño y mortalidad en los corales; (b)

recuperación poblacional más rápida de los corales y del erizo negro de espinas largas *D. antillarum*; (c) menos cobertura del fondo por macroalgas; (d) más recapamiento con tejido vivo sobre corales muertos parcial o completamente; (e) mayor reclutamiento, crecimiento y sobrevivencia de reclutas de corales; (f); mayor estabilización de los fragmentos vivos de corales sobre el fondo para su posterior desarrollo como nuevos corales; (g) posible retención parcial de larvas de corales y de *D. antillarum*; (h) mayor componente heterotrófico en la alimentación de los corales y (i) posibles condiciones para una menor incidencia de blanqueamiento de corales.

REFERENCIAS

- Acker, J. G., Vasilkov, A., Nadeau, D. & Kuring, N. (2004). Use of SeaWiFS ocean color data to estimate neritic sediment mass transport from carbonate platforms for two hurricane-forced events. *Coral Reefs*, 23, 39–47.
- Alcolado, P. M., Claro-Madruga, R., Martínez-Daranas, B., Menéndez-Macía, G., García-Parrado, P., Cantelar, K., Hernández, M., del Valle, R. (2001a). Evaluación ecológica de los arrecifes coralinos del oeste de Cayo Largo del Sur, Cuba: 1998–1999. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 30, 109–132.
- Alcolado, P. M., Ginsburg, R. N., Kramer, P., Kosminin, V., de la Guardia, E., González, S. & Hernández, M. (2001b). *Estado de salud del bentos de los arrecifes coralinos del sur y este del Golfo de Batabanó: Informe Preliminar de la Expedición CUBAGRRA*. Marzo. (Informe final). Archivo del Instituto de Oceanología, Cuba.
- Alcolado, P. M., Martínez-Daranas, B., Menéndez-Macía, G., del Valle, R., Hernández, M. & García, T. (2003). Rapid assessment of coral communities of María la Gorda, southeast Ensenada de Corrientes, Cuba (part 1: stony corals and algae). En J. C. Lang (Ed.), *Status of Coral Reefs in the Western Atlantic: Results of initial surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program* (pp. 268-277). *Atoll Res. Bull.*, 496.
- Alcolado, P. M., Hernández-Muñoz, D., Caballero, H., Busutil, L., Perera, S. & Hidalgo, G. (2009a). Efectos de un inusual período de alta frecuencia de huracanes sobre el bentos de arrecifes coralinos. *Rev. Cien. Mar. Cost.*, 1, 73-93.
- Alcolado, P. M., Caballero, H. & Perera, S. (2009b). Tendencia del cambio en el cubrimiento vivo por corales pétreos en los arrecifes coralinos de Cuba. *Serie Oceanológica*, 5, 1-14.
- Alcolado, P. M., Morgan, I. E., Kramer, P. A., Ginsburg, R. N., Blanchon, P., de la Guardia, E., Kosminin, V., González-Ferrer, S. & Hernández, M. (2010). Condition of remote reefs of southwest Cuba. *Ciencias Marinas*, 36(2), 179–197.
- Alfonso, I., Frias, M. P., Campos, A. & Baisre, J. A.. (1991). Distribución y abundancia de larvas de la langosta *Panulirus argus* en aguas alrededor de Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 12(1-3), 5-19.
- Aronson, R. B. & Precht, W. F. (2001). White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia*, 460, 25–38.
- Arriaza L., Milian, D. E., Romero, P., Simanca, J., Ramírez, O., Rodas, L., Lorenzo, S. L. & Martínez, M. (2007). Metodología para la estimación del comportamiento de las corrientes marinas en Cuba. Casos de estudio: aguas oceánicas adyacentes a Cuba y bahía de Santiago de Cuba. *III Conferencia Científica de la Universidad de las Ciencias Informáticas, CD-R de UCIENCIA 2007*, Archivo científico de la UCI, ISBN 978-959-286-005.
- Arriaza, L., Hernández, M., Lorenzo, S., Olivera, J., Rodas, L., Montesino, D., Carrillo, Y., Almeida, I., Simanca, J. & Navarro-Padrón, J. (2012). Modelación numérica de corrientes marinas alrededor del occidente de Cuba. *Serie Oceanológica*, 10, 11-22.



- Ayoub, L., Hallock, P. & Coble, P. (2008). Colored Dissolved Organic Material Increases Resiliency of Coral Reefs by Controlling Exposure to UVR. *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium, Ft. Lauderdale, Florida*, pp. 572-576.
- Bastidas, C., Bone, D., Croquer, A., Debrot, D., García, E., Humanes, A., Ramos, R. & Rodríguez, S. (2012). Massive hard coral loss after a severe bleaching event in 2010 at Los Roques, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 60 (Suppl. 1), 29-37.
- Blanchon, P., Jones, B. & Kalbfleisch, W. (1997). Anatomy of a fringing reef around Grand Cayman: Storm rubble, not coral framework. *J. Sediment. Res.*, 67, 1–16.
- Blázquez-Echandi, L. & Romeu, E. (1982). Contribución al estudio de la circulación general del Golfo de Batabanó, Zona B. *Rep. Invest. Inst. Oceanol. Acad. Cienc. Cuba*, 1, 1–33.
- Borell, E. (2006). Heterotrophy sustains photosynthesis of symbiotic dinoflagellates in the scleractinian coral *Stylophora pistillata* (Esper) during thermal stress. *Programme and Abstracts. International Society of Reef Studies European Meeting. Bremen, Germany*, p. 106.
- Borell, E. & Bischof, K. (2008). Feeding sustains photosynthetic quantum yield of a scleractinian coral during thermal stress, *Oecologia*, 157, 593-601
- Borell, E. M., Yuliantri, A. R., Bischof, K. & Richter, C. (2008). The effect of heterotrophy on photosynthesis and tissue composition of two scleractinian corals under elevated temperature. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 364, 116-123
- Brock, C. (1954). A preliminary report on a method of estimating reef fishes populations. *J. Wildl. Manage.*, 18(3), 297-308.
- Bruckner, A. W. & Hill, R. L. (2009). Ten years of change to coral communities off Mona and Desecheo Islands, Puerto Rico, from disease and bleaching. *Aquat. Org.*, 87, 19–31.
- Caballero, H., Alcolado, P. M. et al. (2009). Condición de los arrecifes de coral frente a costas con asentamientos humanos y aportes terrígenos: el caso del litoral habanero, Cuba. *Rev. Cien. Mar. Cost.*, 1, 49-72.
- Caballero, H., Chevalier, P. P., Pérez, A., Cabrera, E., Villiers, N., Busutil, N., Alcolado, P. M. et al. (2012). *Diagnóstico de comunidades bióticas focales en arrecifes coralinos de Cuba dirigido a la afectación por huracanes*. Programa de Biodiversidad, Agencia de Medio Ambiente. Informe Final de Proyecto Ramal, Acuario Nacional de Cuba.
- CARICOMP (2000). Status and temporal trends at CARICOMP coral reef sites. Trabajo presentado en el 9th *Int. Coral Reef Symp.*, Junio, Panamá.
- Chollett, I., Mumby, P. J., Müller-Karger, F. E., & Hu, C. (2012). Physical environments of the Caribbean Sea. *Limnology and Oceanography* 57, 1233-1244.
- Claro, R., Baisre, J. A., Lindeman, K. C. & García-Arteaga, J. P. (2001). Cuban fisheries: Historical trends and current status. En R. Claro, K. C. Lindeman, K. C. & L. R. Parenti (Eds.), *Ecology of Marine Fishes of Cuba* (pp.194–219). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Cruz, A. de la (1966). Estudios de Plancton en la Plataforma Sur de Cuba. Centro de Investigaciones Pesqueras. *Contribución*, 22.
- Eakin, C. M., Kleypas, J. & Hoegh-Guldberg, O. (2008). Global Climate Change and Coral Reefs: Rising Temperatures, Acidification and the Need for Resilient Reefs. En C. Wilkinson (Ed.), *Status of the Coral Reefs of the World: 2008* (pp. 29-34). Townsville, Australia: Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre.



- Eakin, C. M., Morgan, J. A., Heron, F. S. *et al.* (2010). Caribbean Corals in Crisis: Record Thermal Stress Bleaching, and Mortality in 2005. *PLoS ONE*, 5(11), 1-9.
- Edmunds, P. J. (2010). Population biology of *Porites astreoides* and *Diploria strigosa* on a shallow Caribbean reef. *Marine Ecology Progress Series*, 418, 87-104.
- Fernández de la Llera, M., Hidalgo-González, R. M., López-García, D., García-Ramil, I. & Penié-Rodríguez, I. (1990). *Caracterización hidroquímica de la Fosa de Jagua y de la Zona Económica Exclusiva al sur de Cuba*. Informe Final, Instituto de Oceanología, Academia de Ciencias de Cuba.
- Geister, J. (1977). The influence of wave exposure on the ecological zonation of Caribbean coral reefs. En D. L. Taylor (Ed.), *Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium* (pp. 23–29). Florida: Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami.
- Gardner, T. A., Cote, I. M., Gill, J. A., Grant, A. & Watkinson, A. R. (2003). Long-Term Region-Wide Declines in Caribbean Corals. *Sci.*, 301, 958-960.
- Gardner, T. A., Cote, I. M., Gill, J. A., Grant, A. & Watkinson, A. R. (2005). Hurricanes and Caribbean Reefs: Impacts, recovery patterns, and role in long term decline. *Ecol.*, 86(1), 174-184.
- Ginsburg, R. N. & Glynn, P. W. (1994). Summary of the colloquium and forum on global aspects of coral reefs. En: R. N. Ginsburg (Ed.), *Proceedings of the Colloquium on Global Aspects of Coral Reefs: Health, Hazards and History, 1993* (pp. 1–8). Florida: Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami.
- Gledhill, D., Wanninkhof, R., Millero, F. J. & Eakin, M. (2008). Ocean acidification of the Greater Caribbean Region 1996–2006. *J. Geophys. Res. Oceans*, 113 (C10031), 1-11.
- Glynn, P. W., Almodóvar, L. R. & González, J. G. (1964). Effects of Hurricane Edith on marine life in La Parguera, Puerto Rico. *J. Caribbean Sci.*, 4(2,3), 335-345.
- Gutiérrez, E., Montolio M. & Frías, M. P. (1990). Composición de la comunidad ictioplanctónica de las aguas territoriales al sur de Cuba. *Memorias del II Congreso de Ciencias del Mar. Enero, 1990, La Habana, Cuba*.
- Hennige, S. J., McGinley, M. P., Grottoli, A. G. & Warner, M. E. (2011). Photoinhibition of *Symbiodinium* spp. within the reef corals *Montastraea faveolata* and *Porites astreoides*: implications for coral bleaching. *Marine Biology*, 158(11), 2515-2526.
- Hoegh-Guldberg, O. (1999). Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar. Freshwater Res.*, 50, 839-866.
- Hoegh-Guldberg, O. (2004). Coral reefs in a century of rapid environmental change. *Symbiosis*, 37, 1-31.
- 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. Review. *Science*, 318, 1737-1742.
- Hubbard, J. & Pocock, Y. (1972). Sediment rejection by recent scleractinian corals: A key to paleo-environmental reconstruction. *Geol. Rundsch.* 61, 598–626.
- Hughes, T. P. (1994). Catastrophes, phase shifts and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265, 1547–1551.

- Hughes, T. P., Graham, N. A. J., Jackson, J. B. C., Mumby, P. J. & Steneck, R. S. (2010). Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends Ecol. Evol.*, 25(11), 633-642 (con material suplementario con 14 pp.).
- Ionin, A. S., Pavlidis, A. & Avello Suárez, O. (1977). Geología de la plataforma de Cuba [en ruso]. Editorial Nauka, Moscú.
- IPCC. (2007). *Climate Change 2007: IPCC fourth Assessment Report. Working Group I Report "The Physical Science Basis"*, IPCC, Geneva, Switzerland.
- Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berber, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., *et al.* (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293, 629–38.
- Jekielek, P. (2011). Chapter 2c: Assessing bleaching on Bonaire's coral reefs March 2011: Applying "BLAGGRA" six months after a bleaching event. En R. S. Steneck, S. Arnold & H. DeBey (Eds.), *Status and Trends of Bonaire's Reefs, 2011: Cause for grave concerns* (pp. 39-54). Silver Spring, MD: School of Marine Sciences & National Marine Fisheries Service, University of Maine.
- Karlson, R. H. (1999). *Dynamics of Coral Communities*. Kluwer Academic, Boston, pp. 140–164.
- Kim, K. & Harvell, C. D. (2004). The rise and fall of a six-year coral fungal epizootic. *Am. Nat.*, 164, S52–S63.
- Kleypas, J. A., Buddemeier, R. W., Archer, D., Gattuso, J. P., Langdon, C. & Opdyke, B. N. (1999). Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Sci.*, 284, 118-120.
- Kolehmainen, S. E. (1973). *Siltation experiments on corals in situ. Puerto Rico*. Final Report Mission 8. PRINUL.
- Kramer, P. R. & Lang J. C. (2003). Appendix One. The Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) protocols: Former version 2,2. En J. C. Lang (Ed.), *Status of Coral Reefs in the Western Atlantic: Results of Initial Surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program* (pp. 611–624). *Atoll Res. Bull.*, 496.
- Kühlmann, D. H. H. (1971). The coral reefs of Cuba. II. On the ecology of the bank reefs and their corals (in German). *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 56, 145–199.
- Lapointe, B. E. & O'Connell, J. D. (1989). Nutrient-enhanced growth of *Cladophora prolifera* in Harrington Sound, Bermuda: eutrophication of a confined phosphorus-limited marine ecosystem. *Est. Coast. Shelf. Sci.*, 28, 347-360.
- Lapointe, B. E., Littler, M. M. & Littler, D. S. (1992). Modification of benthic community structure by natural eutrophication: the Belize barrier reef. En R. H. Richmond (Ed.), *Proceeding of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam*, 1 (pp.323-334). Mangilao: University of Guam Press.
- Lesser, M. P., Bythell, J. C., Gates, R. D., Johnstone, R. W. & Hoegh-Guldberg, O. (2007). Are infectious diseases really killing corals? Alternative interpretations of the experimental and ecological data. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 346, 36-44.
- Lessios, H. A., Robertson, D. R. & Cubitt, J. D. (1984). Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science*, 226, 335–337.
- Lewis, J. B. (1996). Spatial distribution of the calcareous hydrozoans *Millepora complanata* and *Millepora squarrosa* on coral reefs. *Bulletin of Marine Science*, 59(1), 188-195.
- Liddell, W. D. & Ohlhorst, S. L. (1987). Patterns of reef community structure, north Jamaica. *Bull. Mar. Sci.*, 40, 311–329.



- Lirman, D. & Fong, P. (1996). Sequential storms cause zone-specific damage on a reef in the northern Florida reef tract: evidence from Hurricane Andrew and the 1993 Storm of the Century. *Florida Sci.*, 59(1), 50-63.
- Lirman, D. & Fong, P. (1997). Susceptibility of coral communities to storm intensity, duration and frequency. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, 1, 561-566.
- Lirman, D. (2003). A simulation model of the population dynamics of the branching coral *Acropora palmata*: effects of storm intensity and frequency. *Ecol. Model.*, 161, 169-182.
- Littler, D. S., Littler, M. M., Bucher, K. E. & Norris, J. N. (1989). *Marine plants of the Caribbean. A field guide from Florida to Brazil*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Littler, M. M., Littler, D. S. & Lapointe, B. E. (1992). Modification of tropical reef community structure due to cultural eutrophication: the southwest coast of Martinique. En R. H. Richmond (Ed.), *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam*, 1. (pp. 335-343). Mangilao: University of Guam Press.
- Loza, S. (2010). *Estructura y funcionamiento del fitoplancton menor de 133 µm en las aguas oceánicas de Cuba*. Tesis presentada en opción al grado científico de Doctor en Ciencias Biológicas, La Habana, Cuba.
- Lugioyo, G. M., Miravet, M. E., Pérez, R., Álvarez, C. & Espinosa, G. (2007). Evaluación del estado trófico de las aguas oceánicas adyacentes al sur de Cuba a partir de indicadores microbiológicos y fitoplanctónicos. *Rev. Invest. Mar.*, 28(3), 201 -207.
- Lugioyo, G. M. (2003). *Distribución, relaciones tróficas y diversidad del bacterioplancton de las aguas oceánicas de Cuba*. Tesis presentada en opción al grado científico de Doctor en Ciencias Biológicas, La Habana, Cuba.
- Marshall, P. & Schuttenberg, H. (2006). *A Reef Manager's Guide to Coral Bleaching*. Great Barrier Reef Marine Park Authority, Townsville, Australia.
- Martín-Blanco, F., González-Sansón, G., Pina-Amargós, F. & Clero-Alonso, L. (2010). Abundance, distribution and size structure of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Diadematidae) in south eastern Cuban coral reefs. *Rev. Biol. Trop.*, 58(2), 663-676.
- McClanahan, T. R. (2004). Phosphorous and nitrogen enrichment do not enhance brown frondose "macroalgae". *Mar. Pol. Bull.* 48, 196-199.
- Miller, J., Rogers, C. & Waara, R. (2003). Monitoring the coral disease, plague type II, on coral reefs in St. John, U.S. Virgin Islands. *Rev. Biol. Trop.*, 51, 47-55.
- Miller, J., Muller, E., Rogers, C., Waara, R., Atkinson, A., Whelan, K. R. T., Patterson, M. & Witcher, B. (2009). Coral disease following massive bleaching in 2005 causes 60% decline in coral cover on reefs in the US Virgin Islands. *Coral Reefs*, 28, 925-937
- Miravet, M. E., Lugioyo, G. M., Loza, S., Perigó, E. & Montalvo, M. (1999). *Indicadores microbiológicos del estado de salud de los arrecifes coralinos y fondos blandos de la plataforma SW de Cuba. Informe parcial*. Archivo Científico del Instituto de Oceanología.
- Muller, E. M., Rogers, C. S., Spitzack, A. S. & van Woosik, R. (2008). Bleaching increases likelihood of disease on *Acropora palmata* (Lamarck) in Hawksnest Bay, St John, US Virgin Islands. *Coral Reefs*, 27, 191-195
- Orozco-Llerena, M. V. (1997). *Microzooplancton en las aguas oceánicas al sur de Cuba*. La Habana, Instituto de Oceanología, Archivo Científico. Tesis presentada en opción al grado científico de Maestro en Ciencias Biológicas, Mención de Ecología Marina.



- Pandolfi, J. M., Connolly, S. R., Marshall, D. J. & Cohen, A. L. (2005). Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. *Science*, 333, 418.
- Perera-Valderrama, S. (2010). *Influencia de la exposición a vientos generadores de oleaje sobre comunidades de corales pétreos del Parque Nacional Guanahacabibes, Cuba*. Tesis en opción al Título Académico de Máster en Biología Marina y Acuicultura, con mención en Ecología Marina.
- Pérez, R., Gil, C. & Loza, S. (1990). *Variaciones estacionales de fitoplancton en aguas oceánicas al sur de Cuba*. Inf. Final Tema. Arch. Cien. Inst. Oceanol. Cuba.
- Reshef, L., Koren, O., Loya, Y., Zilber-Rosenberg, I. & Rosenberg, E. (2006). The coral probiotic hypothesis. *Environ. Microbiol.*, 8, 2068–2073.
- Rodríguez, M. & Ballester, M. (1991). Cronología de los sures que han afectado a la mitad occidental de Cuba (provincias de Pinar del Río, La Habana, Matanzas e Isla de la Juventud) desde la temporada invernal de 1916–1917 hasta la temporada 1990–1991. *Reporte de Investigación, INSMET, ACC*.
- Rogers, C. S. (1983). Sublethal and lethal effects of sediments applied to common Caribbean reef corals in the field. *Mar. Pol. Bull.*, 14, 378–382.
- Sawall, Y., Teichberg, M., Seemann, J., Litaay, M., Jompa, J. & Richter, C. (2011). Nutritional status and metabolism of the coral *Stylophora subseriata* along an eutrophication gradient in Spermonde Archipelago (Indonesia). *Coral Reefs*, 30, 841-853
- Seemann, J., Carballo-Bolaños, R., Berry, K. L., González, C. T., Richter, C. & Leinfelder, R. R. (2012). Importance of heterotrophic adaptations of corals to maintain energy reserves *Proceedings of the 12th International Coral Reef Symposium, Cairns, Australia, 9-13 July 2012*.
- Schutte, V. G. W., Selig, E. R. & Bruno, J. F. (2010). Regional spatio-temporal trends in Caribbean coral reef benthic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 402, 115–122.
- Schuttenberg, H. & Marshall, P. (2008). Managing for mass coral bleaching: Strategies for supporting socio-ecological resilience. En C. Wilkinson, & D. Souter (Eds.), *Status of Caribbean Coral Reefs after Bleaching and Hurricanes in 2005* (pp. 115–127). Townsville: Global Coral Reef Monitoring Network and Rainforest Research Centre.
- Smith, S. W., Kimmener, W. J., Laws, E. A., Brock, R. E. & Walsh. T. W. (1981). Kaneohe sewage diversion experiment: perspectives on ecosystem response to nutritional perturbation. *Pacific Sci.*, 35, 279-397
- Steiner, S. C. C. & Williams, S. M. (2006). The density and size distribution of *Diadema antillarum* in Dominica (Lesser Antilles): 2001–2004. *Mar. Biol.*, 149, 1071–1078.
- Torres, J. L. & Morelock, J. (2002). Effect of terrigenous sediment influx on coral cover and linear extension rates of three Caribbean massive coral species. *J. Caribbean Sci.*, 38(3-4), 222-229.
- Wilkinson, C. & Souter, D. 2008. Status of Caribbean Coral Reefs after Bleaching and Hurricanes in 2005. Global Coral Reef Monitoring Network, and Rainforest Research Center, Townsville.
- Zar, J. H. (1996). *Biostatistical analisis*. Prentice Hall, New Jersey. 3ra. Ed.

ANEXO 1: Tablas.

ANNEX 1: Tables.

Tabla 1. Localización geográfica de los sitios e información sobre el muestreo.

Table 1. Geographical location of sites and sampling information.

Siglas	Sitios	Longitud	Latitud	Profundidad (m)	Número de transectos (10x1 m)	Número de colonias muestreadas	Número de cuadrados (25x25 cm)
Tramo Norte							
FC	Cresta de faro Cazonas	-81,51933	22,09885	< 3	22	181	45
DP-N	Cresta SE del cayo Diego Pérez-Norte	-81,51460	22,03605	< 3	18	98	45
DP-F	Cresta SE del cayo Diego Pérez-Faro	-81,51587	22,02162	< 3	17	148	45
Tramo Sur							
CR	Cresta de cayo Rico	-81,68180	21,57697	< 3	10	55	28
CB	Cresta de Los Ballenatos	-81,63583	21,58092	< 3	10	29	28
CH	Cresta de Hijos de Los	-81,58590	21,58565	< 3	8	58	22
B	Ballenatos						



Tabla 2. Datos de los indicadores AGRRA seleccionados. D.E. = Desviación estándar.
 Table 2. Data of selected AGRRA indicators. D.E.= Standard deviation.

Tramos ⇒	Norte						Sur					
	Cresta de faro Cazones		N cresta de cayo Diego Pérez		Faro de la cresta de cayo Diego Pérez		Cresta de cayo Rico		Cresta de los arrecifes de Los Ballenatos		Cresta de los arrecifes de Hijos de Los Ballenatos	
Sitios ⇒	FC		DP-N		DP-F		CR		CB		CHB	
Siglas de los sitios ⇒	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.
indicadores ↓	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.
Cobertura viva de coral (%)	63	18	30	13	29	10	12	6,9	7	6,7	7	3,0
Densidad de corales (col./10 m)	8,1 3	2,6	7,0	2,5	7,5	2,4	4,7	1,9	2,5	2,1	5,2	2,0
Diámetro máximo (todos>10 cm)	133,1	105,1	61,7	46,7	51,7	38,3	72,0	71,1	46,1	39,4	47,6	54,3
% mortalidad antigua (todos)	12	21,0	18	36,6	16	36,3	32	36,6	29	40,6	46	43,6
% mortalidad reciente (todos)	0,1	1,5	0,0	0,0	0,9	7,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Relación %tejido vivo/%tejido muerto	7,1		4,6		4,8		2,1		2,4		1,2	
% colonias con enfermedades infecciosas	0		0		0		0		0		0	
% colonias con blanqueamiento	0		0		0		0		0		0	
% cobertura de algas calcáreas costrosas	46	26	67	24	70	23	49	26	44	32	44	26
% cobertura de macroalgas carnosas	0,2	1	0	0	0	0	16	17	22	22	10	9
% cobertura de macroalgas calcáreas articuladas	0	0	0,9	0	0	0	8	17	10	22	15	9
Relación macroalgas carnosas/calcáreas costrosas	0,004		0,0		0,0		0,4		0,5		0,2	
Altura promedio de macroalgas carnosas (cm)	4,0*		0		0		2,3	0,9	2,3	1,5	2,0	0,0
Altura promedio de macroalgas calcáreas articuladas	0		4,0		0		2,1		3,0		2,3	
Índice de macroalgas carnosas	0,02		0		0		36,7		51,6		19,2	
Índice de macroalgas calcáreas articuladas	0		3,5		0		16,0		30,0		33,8	
Densidad de reclutas de corales (col./m ²)	2,8	9,8	0,4	2,4	0,7	4,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,7	6,5
Densidad de <i>Diadema antillarum</i> (ind./10 m ²)	34,2	**	4,5	**	10,8	**	0,2	0,42	0,1	0,32	0	0
Altura del relieve (cm)	75,8	11,8	74,11	17	76,9	15,1	83,3	41,9	57,5	33,5	61,7	42,6
Número de especies de peces en 600 m ²	29		28		29		29		35		36	
Densidad de peces herbívoros (ind./m ²)	0,02	0,04	0,04	0,02	0,01	0,02	0,02	0,03	0,03	0,06	0,02	0,04
Biomasa de peces herbívoros (g/m ²)	1,6	4,9	7,4	19,9	2,7	7,1	2,4	5,1	3,3	6,3	2,5	4,2
Densidad de carnívoros (meros y pargos) (ind./m ²)	0,0006	0,002	0,001	0,005	0,009	0,03	0,002	0,007	0,003	0,009	0,004	0,01
Biomasa de carnívoros (meros y pargos) (g/m ²)	0,03	0,1	0,4	1,9	0,3	1,6	0,3	1,1	0,8	1,9	0,02	0,1

*Altura medida en un solo cuadrado de los 45 muestreados (el único donde las macroalgas carnosas estuvieron presentes).

**Por error de anotación en el muestreo no se pudo disponer de valores separados para poder calcular desviación estándar.

Tabla 3. Resultados de las comparaciones estadísticas de algunos indicadores de bentos. Las letras entre paréntesis después de los tramos y los sitios indican la significación de las diferencias entre ellos.

Table 3. Results of statistical comparisons of some benthic indicators. Letters in parentheses following stretches and sites indicate the significance of differences among them.

Variable		d.f	F	p
Cobertura de coral vivo	Tramo	1	173,375	0,000000
	Sitio(Tramo)	4	14,935	0,000000
	Error	77		
Tramos	Norte (a), Sur (b)			
Sitios	FC (a), DP-N (b), DP-F (b), CR (c), CB (c), CHB (c)			
Densidad de colonias	Tramo	1	38,2990	0,000000
	Sitio(Tramo)	4	2,3414	0,061960
	Error	80		
Tramos	Norte (a), Sur (b)			
Sitios	No diferencias entre sitios de cada tramo			
Diámetro máximo	Tramo	1	19,682	0,000011
	Sitio(Tramo)	4	16,750	0,000000
	Error	612		
Transformado por raíz cuarta				
Tramos	Norte (a), Sur (b)			
Sitios	FC (a), DP-N (b), DP-F (b), CR (b), CB (b), CHB (b)			
Mortalidad antigua	Tramo	1	38,3255	0,000000
	Sitio(Tramo)	4	2,3777	0,050722
	Error	612		
Tramos	Norte (a), Sur (b)			
Sitios	No diferencias entre sitios de cada tramo			
Altura del relieve	Tramo	1	4,655	0,032083
	Sitio(Tramo)	4	3,973	0,003942
	Error	213		
Tramos	Norte (a), Sur (b)			
Sitios	FC (ab), DP-N (ab), DP-F (ab), CR (a), CB (bc), CHB (c)			



Tabla 4. Composición porcentual en número de colonias de las especies de las crestas arrecifales evaluadas.

Table 4. Percentage composition of number of colonies of species of the assessed reef crests.

Especies	FC	DPN	DPF	CR	CB	CHB
<i>Acropora cervicornis</i> (Lamarck, 1816)	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Acropora palmata</i> (Lamarck, 1816)	81,1	14,7	3,2	16,0	17,0	16,0
<i>Acropora prolifera</i> (Lamarck, 1816)	0,7	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Diploria clivosa</i> (Ellis & Solander, 1786)	0,0	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Montastraea annularis</i> (Ellis & Solander, 1786)	1,1	2,3	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Montastraea faveolata</i> (Ellis & Solander, 1786)	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Madracis mirabilis</i> (Lyman, 1859)	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Porites astreoides</i> (Lamarck, 1816)	3,9	16,3	30,4	2,0	3,0	26,0
<i>Porites furcata</i> (Pallas, 1766)	0,6	16,3	5,6	0,0	0,0	0,0
<i>Millepora alcicornis</i> Linnaeus, 1758	1,1	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Millepora complanata</i> (Lamarck, 1816)	8,9	48,1	60,8	82,0	79,0	59,0
Número de colonias	180	129	125	55	29	58
Número de especies	11	8	4	2	2	3

Recibido: agosto de 2013.

Aceptado: diciembre de 2013.