



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

**FACTORES QUE INCIDEN EN EL ÉXITO DE LA RESTAURACIÓN DE
ACROPORA PALMATA (LAMARCK, 1816) EN ARRECIFES DE CUBA**

TESIS

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

PRESENTA:

M.C Amanda Ramos Romero

TUTOR PRINCIPAL:

Dra. Anastazia Teresa Banaszak

Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología,
Puerto Morelos

COMITÉ TUTOR:

Dra. Silvia Patricia González Díaz

Centro de Investigaciones Marinas de la Universidad de La Habana

Dr. Lorenzo Álvarez Filip

Dra. Brigitta Ine Van Tussenbroek Ribbink

Dr. Joaquín Rodrigo Garza Pérez

Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Puerto
Morelos

MÉXICO, Quintana Roo, 2024



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



FACTORES QUE INCIDEN EN EL ÉXITO DE LA RESTAURACIÓN DE
ACROPORA PALMATA (LAMARCK, 1816) EN ARRECIFES DE CUBA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
DOCTOR(A) EN CIENCIAS

PRESENTA:
M.C Amanda Ramos Romero

TUTOR PRINCIPAL:
Dra. Anastazia Teresa Banaszak
Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología,
Puerto Morelos

COMITÉ TUTOR:
Dra. Silvia Patricia González Díaz
Centro de Investigaciones Marinas de la Universidad de La Habana
Dr. Lorenzo Álvarez Filip
Dra. Brigitta Ine Van Tussenbroek Ribbink
Dr. Joaquín Rodrigo Garza Pérez

Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Puerto
Morelos

MÉXICO, Quintana Roo, 2024



**PROTESTA UNIVERSITARIA DE INTEGRIDAD Y
HONESTIDAD ACADÉMICA Y PROFESIONAL
(Graduación con trabajo escrito)**

De conformidad con lo dispuesto en los artículos 87, fracción V, del Estatuto General, 68, primer párrafo, del Reglamento General de Estudios Universitarios y 26, fracción I, y 35 del Reglamento General de Exámenes, me comprometo en todo tiempo a honrar a la Institución y a cumplir con los principios establecidos en el Código de Ética de la Universidad Nacional Autónoma de México, especialmente con los de integridad y honestidad académica.

De acuerdo con lo anterior, manifiesto que el trabajo escrito titulado:

que presenté para obtener el grado de _____ es original, de mi autoría y lo realicé con el rigor metodológico exigido por mi programa de posgrado, citando las fuentes de ideas, textos, imágenes, gráficos u otro tipo de obras empleadas para su desarrollo.

En consecuencia, acepto que la falta de cumplimiento de las disposiciones reglamentarias y normativas de la Universidad, en particular las ya referidas en el Código de Ética, llevará a la nulidad de los actos de carácter académico administrativo del proceso de graduación.

Atentamente

(Nombre, firma y Número de cuenta de la persona alumna)

Tabla de contenidos

Resumen	2
1 MARCO TEÓRICO	1
1.1 Introducción general	1
1.2 Antecedentes	4
1.3 Preguntas de investigación y objetivo general	11
1.4 Esquema del estudio y organización de los capítulos	11
1.5 Características generales de las crestas de estudio	12
Literatura citada	16
CAPÍTULO 2. FLUCTUACIONES DE INDICADORES ECOLÓGICOS CLAVES EN DOS CRESTAS DE LA REGIÓN NOROCCIDENTAL DE CUBA, EN UN PERÍODO DE 17 AÑOS.	25
2.1 Introducción	25
2.2 Materiales y métodos	26
2.3 Resultados	31
2.4 Discusión	43
2.5 Conclusiones	49
Literatura citada	50
CAPÍTULO 3 EFECTO DE ORGANISMOS BENTÓNICOS EN EL ÉXITO DE LA RESTAURACIÓN DE <i>ACROPORA PALMATA</i>	58
3.1 Introducción	58
3.2 Materiales y Métodos	60
3.3 Resultados	63
3.4 Discusión	74
3.5 Conclusiones	77
Literatura citada	77
CAPÍTULO 4- EFECTO DEL GRADIENTE DE FLUJO DE AGUA EN LA SUPERVIVENCIA Y EL CRECIMIENTO DE FRAGMENTOS DE <i>ACROPORA PALMATA</i>	81
4.1 Introducción	81
4.2 Materiales y métodos	82
4.3 Resultados	86
4.4 Discusión	94
4.5 Conclusiones	96
Literatura citada	97
5 DISCUSIÓN GENERAL	101
Literatura citada	103

Resumen

La disminución de la especie de coral ingeniera *Acropora palmata* ha provocado un detrimento en la estructura y funcionamiento de las crestas arrecifales. La restauración coralina se ha implementado como estrategia para ayudar a revertir la degradación arrecifal, sin embargo, no ha devuelto la función, estructura y/o servicios ecosistémicos de los arrecifes intervenidos. En aras de mejorar el éxito de las prácticas de restauración, la presente tesis propone desarrollar acciones conjuntas como, evaluar el arrecife sujeto a restauración, implementar experimentos que vinculen procesos ecológicos y factores abióticos en los mismos arrecifes y finalmente proponer un plan de restauración para la zona.

Para este estudio se seleccionaron dos crestas de la región noroccidental (Playa Baracoa y Rincón de Guanabo) y tres de la región sur central (La Puntica, El Peruano, Mariflores) de Cuba. Estos arrecifes presentan diferentes regímenes de manejo ambiental, gradiente de condiciones físico-químicas, ecológicas y grado de degradación. En Playa Baracoa y Rincón de Guanabo, se evidenció un declive de las poblaciones de *A. palmata* (< 1 col. m^{-2}) durante los últimos 17 años, aunque las colonias sobrevivientes mantuvieron buen estado de salud. La cobertura algal fue elevada (> 70 %) y la abundancia de *D. antillarum* fue baja en Rincón de Guanabo (0.03 ind. m^{-2}) mientras que, Playa Baracoa presentó valores ($2.8 - 1.9$ ind. m^{-2}) similares a los reportados en Panamá antes del colapso de las poblaciones del erizo. Ambas crestas mostraron signos de degradación, probablemente como consecuencia del paso de huracanes y escurrimientos terrestres asociados y por fuentes locales de contaminación, por lo que constituyen un excelente caso de estudio para implementar acciones de restauración.

Dado la diferencia entre las causas de degradación en las dos crestas y las condiciones diferentes de las crestas de la región sur, se decidió realizar una serie de experimentos dirigidos a evaluar los efectos (1) de las interacciones de los organismos bentónicos más abundantes y (2) del gradiente de flujo de agua inducido por el oleaje, sobre fragmentos trasplantados de *A. palmata* para determinar su supervivencia y crecimiento. El experimento de interacciones mostró que la supervivencia de los fragmentos estuvo influenciada negativamente por Rincón de Guanabo y positivamente por La Puntica. La supervivencia de los fragmentos se favoreció en el tratamiento con *Porites astreoides*, por el contrario, con las especies de algas *Dictyota* y *Cladophora* en Rincón de Guanabo se afectó negativamente y con *Millepora complanata* murieron. La tasa de crecimiento de los fragmentos fue menor a la reportada para *A. palmata* y estuvo influenciada de manera negativa por las crestas. Los

fragmentos que se sembraron siguiendo el gradiente del flujo de agua presentaron una supervivencia elevada (> 60 %) y similar entre las zonas frontal y posterior de la cresta. La tasa de crecimiento estuvo influenciada negativamente en la zona posterior de Rincón de Guanabo y Playa Baracoa.

Debido al decline de las poblaciones de *A. palmata* en la región noroccidental y con los resultados obtenidos en los experimentos, se recomienda sembrar fragmentos de *A. palmata* en las crestas de estudio. Se sugiere que las siembras sean realizadas a pequeña escala y teniendo en cuenta los riesgos de cobertura algal alta, la especie de alga presente en el sitio donde se vayan a ubicar los fragmentos, la abundancia baja de herbívoros, el posible contacto con organismos del bentos y la zona del arrecife en el caso del crecimiento del coral. Además, se propone un plan de manejo teniendo en cuenta: (1) manejo de la calidad del agua a través de la reducción de fuentes locales de contaminación y aportes de nutrientes, (2) manejo de pesquerías e (3) implementación de un programa de restauración para trasplantar nuevas colonias de coral e introducir *D. antillarum* en Rincón de Guanabo.

1 MARCO TEÓRICO

1.1 Introducción general

En la región del Caribe, la cobertura de coral ha disminuido alrededor de un 80% desde 1980 hasta 2016 (Jackson *et al.*, 2014; Rioja-Nieto & Álvarez-Filip, 2019). Esto se debe, principalmente, a la eutrofización, la sedimentación, la contaminación de las aguas debido al desarrollo costero, las enfermedades en corales y la presión de pesca de peces herbívoros y carnívoros (Pandolfi *et al.*, 2005; Gurney *et al.*, 2013; Estrada-Saldívar *et al.*, 2020; Shantz *et al.*, 2020) y del colapso de las poblaciones del erizo negro *D. antillarum* (Hughes, 1994). Además, del aumento de la temperatura del océano (Heron *et al.*, 2016; Suchley & Álvarez-Filip, 2018) con consecuentes eventos masivos de blanqueamiento en los arrecifes (Heron *et al.*, 2016) y el incremento en la intensidad y frecuencia de huracanes (Bender *et al.*, 2010). Estos sucesos son el resultado del aumento de las concentraciones de CO₂ en la atmósfera, debido al desarrollo de las actividades humanas (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). Tanto el aumento de nutrientes como la disminución de organismos herbívoros han llevado al incremento de la cobertura algal, que se conoce que compiten por el espacio con corales y reducen el reclutamiento coralino (Mumby *et al.*, 2007; Cramer *et al.*, 2017; Roth *et al.*, 2021).

Todo lo expuesto anteriormente ha afectado a los corales hermatípicos, incluyendo a la especie *Acropora palmata* (Lamarck, 1816). Según Cramer *et al.* (2020) la dominancia de *A. palmata* en la región del Caribe, empezó a disminuir desde 1950, fundamentalmente por el uso de fertilizantes y pesticidas en la agricultura, que llegan al mar por medio del escurrimiento provocado por las lluvias. Luego, en la segunda mitad de la década de los 70, se presentaron nuevamente pérdidas masivas de las especies: *A. palmata* y *A. cervicornis* como consecuencia de la enfermedad de la banda blanca (Aronson & Precht, 2001). Debido a lo anterior, las poblaciones afectadas se volvieron más vulnerables al blanqueamiento (Wilkinson & Souter, 2008), y a la depredación por caracoles como *Coralliophila erosa* (Röding, 1798) y por peces pertenecientes a la familia Pomacentridae (Chamberland *et al.*, 2015). De forma general, los acropóridos han experimentado una extrema y acelerada disminución, aproximadamente entre 90 a 98 % de su cobertura viva entre 1960 y 1980 (Cramer *et al.*, 2020; 2021).

Algunas medidas se han llevado a cabo para la conservación de estos taxones. En 2006 ambas especies fueron incluidas en la categoría de Peligro Crítico de Extinción, establecido por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) (Hogarth, 2006). Alrededor de 500 Áreas Marinas Protegidas se han establecido en el Caribe, las cuales constituyen herramientas para la conservación de la biodiversidad marina, uso sostenible, manejo de pesquerías y mantenimiento de la

cobertura de coral (Marine Conservation Institute, 2016). Además, se han dirigido esfuerzos a la restauración mediante el trasplante de colonias, como una estrategia para promover el recubrimiento de los arrecifes de coral (Ladd *et al.*, 2019). Según Lirman & Schopmeyer (2016), en los últimos 20 años los programas de restauración han mitigado la disminución de la cobertura de coral y actualmente se consideran esenciales en la recuperación de especies y del arrecife. Además, estos programas proveen oportunidades para la investigación científica, educación y servicios económicos, al proporcionar trabajos y promover el turismo (Rinkevich, 2015). La restauración coralina es un tema relativamente actual, que se ha desarrollado en el Caribe desde la década de los 90. En este campo de investigación, los esfuerzos se han dirigido principalmente a recubrir con fragmentos aquellos arrecifes degradados, y se ha dado menos importancia a las interacciones y los efectos de factores bióticos y abióticos con las colonias trasplantadas (Ladd *et al.*, 2019).

Estudios acerca de la biología reproductiva y el empleo de metodologías para la restauración de corales han sido implementados en el Gran Caribe, en países como República Dominicana, Jamaica, Islas Vírgenes, Antigua, Barbados, Venezuela, Estados Unidos, Bahamas, México, Belice, Honduras, Colombia y en el territorio de Puerto Rico (Johnson *et al.*, 2011; Young *et al.*, 2012; Bayraktarov *et al.*, 2020). Alrededor de 150 proyectos en el Caribe están enfocados a la restauración de los corales amenazados, principalmente los del género *Acropora*; y la mayoría han estado orientados específicamente a reestablecer las poblaciones de *A. cervicornis* (Ladd *et al.*, 2018). Esta especie ha sido más afectada que *A. palmata*, debido a que tiene una menor tasa de reproducción sexual y por tanto depende más de la fragmentación para mantener sus poblaciones, lo cual lleva a una diversidad genética menor (Aronson & Precht, 2001). Además, *A. cervicornis* presenta un rango más amplio de distribución, se encuentra en diferentes biotopos y profundidades (Miller *et al.*, 2008; D'Antonio *et al.*, 2016), lo cual la hace más asequible para proyectos de restauración.

En contraste, *A. palmata* se puede encontrar generalmente en hábitats de menos de 10 m de profundidad, expuestas a la acción del oleaje y con altas intensidades de luz (Veron, 2000). Sus poblaciones contribuyen significativamente a la acreción arrecifal y a la formación de islas, por lo que confieren protección a las zonas costeras durante tormentas y huracanes. Esto se debe a su morfología ramificada y tasas elevadas de crecimiento, que garantizan la formación de una estructura tridimensional que favorece a la complejidad del arrecife. Además, provee hábitat, refugio, áreas de alimentación y crianza a otros organismos como, invertebrados y peces, lo que propicia la biodiversidad en las crestas (Larson *et al.*, 2014; Cramer *et al.*, 2021). La pérdida de esta especie ha provocado un decremento en la

estructura¹ y el funcionamiento² del arrecife (*Acropora* Biological Review Team, 2005). Debido al deterioro de sus poblaciones, se ha hecho necesario enfocar esfuerzos en la recuperación de dicha especie, la cual juega un papel importante en la ecología del sistema, además de los bienes y servicios ecosistémicos que brinda (*Acropora* Biological Review Team, 2005; Cramer *et al.*, 2020).

El reclutamiento de *A. palmata* ocurre mediante reproducción sexual y/o asexual, pero distinguir cual colonia es producto de una de estas dos estrategias reproductivas es complicado (Miller *et al.*, 2007; Williams *et al.*, 2008). La reproducción sexual de *A. palmata* es menos exitosa que la fragmentación, pues para que ocurra la fertilización es necesario que sus poblaciones tengan una diversidad genética elevada, como fue demostrado por Baums *et al.* (2013) en arrecifes de Puerto Rico en el año 2009 y por Quiroz *et al.* (2023); lo cual se hace cada vez más complicado debido al deterioro de sus poblaciones (Cramer *et al.*, 2020; 2021). Además, la reproducción sexual de esta especie está restringida a un solo evento anual de desove, que aunado a sus características como especie hermafrodita, que libera ovocitos y espermatozoides y no puede auto fecundarse, reduce sus posibilidades de fertilización y por ende perpetuarse, en comparación con otras especies de corales que pueden reproducirse durante todo el año e incluso son capaces de incubar y liberar larvas, garantizando así una probabilidad mayor de supervivencia (Szmant, 1986; Harrison, 2011; Miller *et al.*, 2016). La reproducción asistida de reclutas sexuales ha sido una de las alternativas empleadas en la restauración de corales, la cual contribuye a aumentar la diversidad genética y con ello aumentar la posibilidad que las nuevas colonias sean más resilientes y resistentes a cambios ambientales (Chamberland *et al.*, 2015; Quiroz *et al.*, 2023).

Por otra parte, la fragmentación (ocurre cuando una parte de la colonia se rompe de manera natural o por la acción del hombre, y puede fijarse al sustrato y formar una nueva colonia con igual identidad genética) ha sido el modo dominante de reproducción de la especie, por lo que se ha empleado en la mayoría de los proyectos de restauración debido a sus tasas elevadas de supervivencia (> 50%) y crecimiento (Bayraktarov *et al.*, 2020). Los resultados de estos proyectos, en su mayoría, solo reflejan el éxito de los fragmentos en un período corto de tiempo de aproximadamente dos años (Boström-Einarsson *et al.*, 2020). A pesar de esto, dicha estrategia de restauración favorece una rápida

¹estructura del arrecife: Está dada por la estructura física tridimensional del arrecife, formada por elementos físicos, la diversidad y abundancia de organismos vivos (Graham & Nash, 2013; Carvalho & Barros, 2017).

²funcionamiento del arrecife: Flujo y almacenamiento de materia y/o energía en el sistema, basado fundamentalmente en procesos ecológicos importantes como, la producción de carbonato de calcio y bioerosión; producción primaria y herbivoría; producción secundaria y depredación; y absorción y liberación de nutrientes. En los arrecifes de coral, el funcionamiento depende del papel o contribución de las especies al sistema, vinculado a sus atributos morfológicos y fisiológicos, además de sus interacciones de competencia, mutualismo, facilitación y depredación (Bellwood *et al.*, 2019; Brandl *et al.*, 2019).

proliferación y dominancia espacial de los trasplantes (Williams & Miller, 2010). Sin embargo, tiene como potencial desventaja que la colonia nueva y la donadora presentan igual genotipo, lo que conduce a una reducción de la diversidad genética con posibles consecuencias negativas a nivel poblacional. Por ejemplo, se podrían estar replicando genes poco adaptados o más vulnerables a las condiciones ambientales, propensos a daños por estrés térmico, contaminantes y enfermedades (Japaud *et al.*, 2019).

En Cuba, los proyectos de restauración con fragmentos han sido dirigidos a *A. cervicornis* y *Orbicella* spp. Estos se llevan a cabo en el Parque Nacional Guanahacabibes (Cobián Rojas *et al.*, 2022), La Habana (comunicación personal por trabajadores del Acuario Nacional de Cuba) y Playa Coral en Matanzas (comunicación personal por buzos del sitio). Otro proyecto se ha desarrollado en Cocodrilo, al suroeste de la Isla de la Juventud, liderado por las personas de la propia comunidad (González-Díaz comunicación personal). En ninguno de los casos, los resultados de supervivencia o crecimiento de los fragmentos han sido publicados.

1.2 Antecedentes

Efecto de factores abióticos sobre el crecimiento y la supervivencia de corales

Para mejorar las prácticas de restauración de especies de corales amenazados, es necesario identificar las condiciones ambientales que afectan el crecimiento y la mortalidad de los corales. Además, es importante entender la magnitud de estos efectos, para así implementar esfuerzos de manejo y conservación (Enochs *et al.*, 2014). Las características del ambiente determinan el crecimiento y/o supervivencia de los corales; factores tales como temperatura, luz, turbidez, disponibilidad de nutrientes y/o exposición al oleaje y su efecto sinérgico, juegan un rol determinante en la respuesta y desarrollo de estos (Anthony *et al.*, 2007; Lough & Cooper, 2011).

Temperatura

La temperatura superficial de mar es un factor importante en el control del crecimiento coralino y la distribución de los arrecifes de coral (Lough & Barnes, 2000). Se ha generalizado que a medida que la temperatura incrementa la tasa de calcificación aumenta, pero esto ocurre hasta un máximo óptimo, a partir del cual empieza a disminuir el crecimiento (Carricart-Ganivet, 2007). Las tasas máximas de calcificación ocurren en un rango entre 26–27 °C, aunque esto puede variar entre especies y espacialmente (Jokiel & Coles, 1978). Los corales tienden a sobrevivir dentro de un rango estrecho de temperaturas (Howells *et al.*, 2013), cuando el límite óptimo de temperatura es superado o está por debajo, se evidencian efectos negativos en las reservas energéticas del coral (Anthony *et al.*, 2007) y frecuentemente exhiben eventos de blanqueamiento debido a la pérdida de los dinoflagelados

simbiontes, lo que resulta en la disminución y/o cese del crecimiento (Iglesias-Prieto *et al.*, 1992; Bak *et al.*, 2009).

Luz

La radiación fotosintéticamente activa (PAR, 400-700 nm, por sus siglas en inglés) y la radiación ultravioleta (UVR; UVA, 320–400 nm, UVB, 290–320 nm), han sido vinculadas al blanqueamiento coralino, al actuar en sinergia con las temperaturas elevadas (Lesser *et al.*, 1990; Brown *et al.*, 1994; Lesser & Farrell, 2004). El exceso del PAR causa daño al aparato fotosintético de los dinoflagelados, disminuye el contenido de proteína D1, clorofila a y c2, cambia la concentración de aminoácidos tipo micosporinas (Jokiel *et al.*, 1997), ocasiona daños en el PSII y provoca la pérdida de dinoflagelados (Warner *et al.*, 1999; Gorbunov *et al.*, 2001). Por otra parte, la UVR puede inducir mortalidad, disminución en el crecimiento y calcificación, inhibición fotosintética, cambios en la respiración, daños en el ADN, estrés oxidativo, afectaciones en la reproducción, desarrollo larval y asentamiento (Banaszak & Lesser, 2009). En algunos experimentos, donde se han trasplantado fragmentos de corales a zonas más someras de su hábitat original, se ha mostrado una mortalidad total de las colonias o una disminución en su crecimiento (Vareschi & Fricke, 1986; Torres *et al.*, 2007).

Sedimentación

Los sedimentos suspendidos en la columna de agua presentan efectos contrastantes sobre los corales. Estos, pueden presentar un efecto positivo bajo escenarios de temperatura e irradiancia elevada (Anthony *et al.*, 2007), ya que la turbidez crea un filtro de luz, reduciendo los niveles de radiación ultravioleta (UV) (Bracchini *et al.*, 2004). Sin embargo, la mayoría de las evidencias sugieren que cuando los sedimentos aumentan más allá del umbral óptimo, pueden afectar el crecimiento al provocar disminución de la fotosíntesis (Lough & Cooper, 2011). Por otra parte, los sedimentos que se depositan sobre los corales provocan aumento en la secreción de mucus, hinchamiento hidrostático de los pólipos, extrusión de filamentos mesentéricos, necrosis en algunas zonas del tejido, blanqueamiento y cambios en la concentración de clorofila de los dinoflagelados (Riegl, 1995). Además, se ralentiza el crecimiento en corales (Risk, 2014) y los sedimentos pueden llegar a ocasionar la muerte de la colonia (Weber *et al.*, 2012). La acumulación de sedimentos depositados sobre el sustrato del arrecife puede impedir el asentamiento de larvas de coral (Vega Thurber *et al.*, 2013; Risk, 2014).

Nutrientes

La entrada de nutrientes (orgánicos e inorgánicos) a los arrecifes es a través de

escurrimientos terrestres, entradas de origen antropogénico, surgencias, migraciones, microbiomas y excreciones de peces (Meyer & Schultz, 1985; Lough & Barnes, 2000). Los nutrientes inorgánicos (fósforo y nitrógeno) son asimilados principalmente por el fitoplancton, de modo que los orgánicos son los que quedan disponibles en mayores cantidades para los corales. Estos pueden presentar diferentes efectos sobre los corales, en dependencia de la concentración y el tiempo en que esté expuesto el coral a niveles altos de nutrientes (Renegar & Riegl, 2005). Por ejemplo, niveles moderados de nutrientes inorgánicos pueden incrementar el grosor del tejido de los pólipos, pero reducir la tasa de calcificación; y a concentraciones mayores afectar la fotosíntesis de los dinoflagelados y reducir la tasa de calcificación (Lough & Cooper, 2011). El incremento de nitrógeno disuelto causa una deficiencia de fósforo en los dinoflagelados simbioses; debido a este desequilibrio son expulsados del coral hospedero, lo que los hace más susceptibles al blanqueamiento. Los niveles elevados de nutrientes también pueden provocar enfermedades en corales e incrementar la abundancia y crecimiento de organismos bioerosionadores, que pueden causar un desbalance en los procesos de calcificación y bioerosión (Risk, 2014).

Distancia a la costa

Para muchos arrecifes de coral la variabilidad de la estructura de la comunidad está vinculada con la distancia que se encuentren de la costa (Wilkinson & Cheshire, 1988), lo cual está relacionado con gradientes de oleaje, luz, profundidad, turbidez, temperatura, salinidad y sedimentación. Los gradientes de cercanía o lejanía de la costa influyen en el crecimiento coralino. Los corales, por lo general crecen en sitios cercanos a la costa, probablemente por la mayor disponibilidad de nutrientes de origen terrígeno (Lough & Cooper, 2011).

Interacciones bióticas

Competencia con macroalgas

La abundancia y distribución de las macroalgas está determinada por factores naturales como la disponibilidad de recursos (luz, nutrientes y sustrato); su fecundidad, dispersión, asentamiento y reclutamiento; por gradientes físicos y regímenes de disturbio (profundidad, exposición al oleaje, ciclones, temperatura, entrada de agua dulce, deposición de sedimento) e interacciones entre especies (competencia y herbivoría principalmente) (Duran *et al.*, 2016; Lowe & LaLiberte, 2017). La actividad humana en áreas costeras ha inducido de manera indirecta un crecimiento algal mayor, por la sobrepesca de peces herbívoros y la descarga de sustancias provenientes de la agricultura (El-Naggar, 2020).

Según las características morfológicas, historia de vida y actividad metabólica de las algas, se

han clasificado en foliosas, filamentosas, carnosas ramificadas, coriáceas, articuladas calcáreas y costrosas. En este mismo orden y de manera descendente son sus tasas de producción primaria. Mientras que su resistencia y defensas ante la herbivoría es mayor en las algas coriáceas, articuladas calcáreas y costrosas (Littler *et al.*, 1983). El efecto de las algas sobre los corales puede variar sustancialmente en dependencia de sus propiedades biológicas (talla, estructura, forma de crecimiento, de reproducción sexual o vegetativa) y químicas (metabolitos secundarios o alelopáticos) (Jompa & McCook, 2003). Pueden competir con los corales mediante interacciones físicas como sobrecrecimiento, asfíxia, sombreado y abrasión; o pueden influenciar el micro-hábitat por reducción del flujo de agua, incremento de sedimento, interacciones aleloquímicas que inducen la mortalidad, o actividad microbiana debido a los exudados de las mismas (Box & Mumby, 2007; Venera-Ponton *et al.*, 2011). También, pueden presentar mecanismos facilitadores, como algunas especies de algas coralinas costrosas que generan señales químicas, que facilitan el asentamiento y la metamorfosis de plánulas de coral y octocoral (Harrington *et al.*, 2004; Tebben *et al.*, 2015).

Herbivoría

Entre los indicadores ecológicos que deben considerarse como beneficiosos para la restauración, es la herbivoría (Ladd *et al.*, 2018). Los peces herbívoros y erizos controlan el crecimiento de macroalgas que compiten con los corales (McCook *et al.*, 2001; Hughes *et al.*, 2017). La diversidad elevada de herbívoros puede ser importante en la resiliencia de los arrecifes de coral, al disminuir la cobertura algal e indirectamente promover la dominancia de corales (Bonaldo *et al.*, 2014). Una disminución de herbívoros provoca un incremento sustancial en la biomasa de algunas especies de macroalgas y también cambios en la comunidad algal (Duran *et al.*, 2016).

Las asociaciones de herbívoros tienen diferentes efectos sobre las comunidades vegetales. Por ejemplo, diferentes especies pueden ramonear diversas especies de algas, y así consumir una biomasa total mayor. Alternativamente, diferentes especies de herbívoros pueden consumir la misma especie de alga, reduciendo la biomasa de un solo tipo (Ritchie, 1999). Por tanto, para poder evaluar los procesos de herbivoría en los arrecifes de coral, es necesario tener en cuenta las características morfológicas de las algas y sus atributos nutricionales (contenido calórico, proteínas, etc.) (Lubchenco & Gaines, 1981). Las algas bentónicas de arrecifes tienen numerosas adaptaciones y defensas ante la herbivoría, como es la protección física, al presentar un talo formado por carbonato de calcio o coriáceo; defensas químicas, con metabolitos secundarios; formas de crecimiento críptico o tasas de crecimiento rápidas. Por tanto,

no todas las algas son comestibles de la misma manera y no todos los herbívoros son capaces de obtener nutrientes de todos los tipos de algas (Steneck & Dethier, 1994). Además, se ha probado tanto para ecosistemas terrestres (Veblen, 2008) como arrecifes de coral (Duran *et al.*, 2016) que la conducta de los herbívoros y sus efectos sobre la comunidad de plantas puede variar estacionalmente.

Los herbívoros afectan la diversidad, abundancia, distribución espacial y temporal de las algas (Burkepile & Hay, 2006). Esto depende de su densidad, diversidad, talla, movilidad o de su manera de alimentación (Odum & Odum, 1955). En ecosistemas terrestres se ha probado que la presión ejercida por una especie de herbívoro o por la asociación de múltiples especies es variable (Du Toit & Cumming, 1999). Diferentes taxa de peces exhiben diversas dietas, y no todos son estrictamente herbívoros. Por tanto, la herbivoría en los arrecifes de coral es compleja, debido a que muchos factores pueden estar relacionados o influir de forma directa, indirecta, positiva o negativa sobre la comunidad de macroalgas (Choat, 2002; Nanami, 2016; Kelly *et al.*, 2016).

Depredación

Los organismos coralívoros constituyen un factor importante en los arrecifes de coral. El gasterópodo *C. erosa* se alimenta frecuentemente durante todo el día y puede remover hasta 1.6 cm² de tejido en colonias de *Porites* spp. y 16 cm² de tejido en *A. palmata* (Ott & Lewis, 1972; Brawley & Adey, 1982), causando un daño permanente a la colonia (Miller, 2001). Se encuentra comúnmente en agrupaciones de 20 individuos y puede permanecer en la misma colonia durante meses (Ward, 1965). En Jamaica, *C. erosa* se observó asociada a 14 especies de corales, probablemente todas posibles presas de este caracol (Miller, 1981). El ejemplo de depredación más intenso por esta especie tuvo lugar en Jamaica después del paso del Huracán Allen en 1980, donde los fragmentos de *A. cervicornis* que permanecieron tras la tormenta, fueron consumidos antes de que pudieran volver a fijarse (Knowlton *et al.*, 1990). En los cayos de la Florida en 1998 y 1999, se registró que la densidad de esta especie de caracol era inversamente proporcional a la densidad de colonias de *A. palmata*, evidenciándose el potencial efecto dañino del mismo (Baums *et al.*, 2003).

Otro de los depredadores es el poliqueto *Hermodice carunculata* (Pallas, 1766). Este se alimenta en las mañanas y antes del anochecer (Marsden, 1960). Aunque Ott & Lewis (1972), plantean que lo hacen exclusivamente en las tardes alrededor de las 15:00 hrs y que en días con elevada acción del oleaje no se alimentan. Los individuos de pequeño tamaño (~6 cm de longitud) pueden remover aproximadamente 1 cm² de tejido del coral en 15 minutos, mientras que los de tallas mayores son capaces de remover hasta 3 cm².

Los peces coralívoros de las familias Chaetodontidae, Balistidae y Tetraodontidae tienen diferentes estrategias de alimentación y de acuerdo con esto ocasionan impactos diferentes al coral. Por ejemplo, *Chaetodon capistratus* (Linnaeus, 1758) remueve los pólipos del coral sin causar daños al esqueleto. Por el contrario, las especies pertenecientes a Balistidae y Tetraodontidae remueven parte del esqueleto, actuando a su vez como organismos bioerosionadores (Birkeland, 1997; Seraphim *et al.*, 2019). Los peces de la familia Pomacentridae tales como: *Chromis enchrysurus* (Jordan & Gilbert, 1882), *Microspathodon chrysurus* (Cuvier, 1830), *Stegastes* spp. e incluso peces herbívoros, también pueden ocasionar lesiones al tejido del coral (Ladd *et al.*, 2018). *Stegastes planifrons* (Cuvier, 1830) no se alimenta directamente de *Acropora* spp. pero remueven el tejido de coral para crear espacios "limpios" que constituyen su territorio, donde establecen césped de algas conocidos como chimeneas y nidos (Bruckner, 2002; Williams & Miller, 2012).

Restauración en arrecifes de coral a partir de fragmentos

Las actividades de restauración de corales han proliferado en respuesta a la necesidad de compensar su disminución y así recuperar la estructura, la función y los servicios ecosistémicos del arrecife (Lirman & Schopmeyer, 2016). Para la recuperación de especies de coral y arrecifes en el Caribe y Atlántico occidental, se han adoptado y expandido actividades de jardinería de corales (Young *et al.*, 2012). Este método promovido por Rinkevich (1995) se basa en dos principios: 1) la recolección y maricultura de fragmentos de corales en sitios de crianza y 2) el trasplante de corales en arrecifes degradados. La fase de crianza permite que las colonias nuevas alcancen una talla en la cual son menos vulnerables ante la competencia, depredadores y tormentas. La trasplantación como última fase, mejora la resiliencia del arrecife y provee un número mayor de colonias (Barton *et al.*, 2015). Bayraktarov *et al.* (2019), en su revisión mostraron que 14 estudios emplearon el método de jardinería de coral, donde la supervivencia de los fragmentos fue de 65%. Aunque estos autores también exponen, que 137 proyectos que llevaron a cabo el trasplante directo obtuvieron una supervivencia de los fragmentos de igual modo elevada (64 %). Recientemente, se han dado a conocer los resultados de los proyectos de restauración en la región del Caribe, especialmente los de países de habla hispana. Las evidencias muestran una elevada supervivencia de los corales ($\geq 60\%$), e incluso en muchos sitios se reporta un aumento de la cobertura o densidad de corales después de transcurrido un año de la intervención (Bayraktarov *et al.*, 2020).

De acuerdo con Young *et al.* (2012), hasta esa fecha en el Caribe había 14 países vinculados a 60 proyectos de restauración con *Acropora*. De estos, el 48 % usaban *A. cervicornis*, 12 % *A. palmata*,

y 40 % ambas especies. La propagación de fragmentos de *Acropora* generalmente ha presentado un éxito alto de supervivencia (63 % - 95 %) y de crecimiento anual (hasta 21 cm). La mortalidad de fragmentos se debe a impactos localizados como, daños por tormentas, anomalías de temperatura, depredación o mala calidad del agua (Meesters *et al.*, 2015). Lirman & Schopmeyer (2016) y Bayraktarov *et al.* (2020), presentaron de forma resumida cuales han sido las motivaciones, técnicas usadas, tiempo de duración y extensión del área intervenida en los proyectos de restauración que se llevan a cabo en Latinoamérica. Por ejemplo, Culebra, Puerto Rico, es el sitio con el programa de jardinería de coral más antiguo del Caribe. Estos han sembrado desde el año 2003 fragmentos de *A. cervicornis*, los cuales continúan vivos. En República Dominicana (FUNDEMAR, el grupo Iberostar y la Fundación Grupo Puntacana) desde 2011 han desarrollado proyectos para la trasplantación de fragmentos y reclutas sexuales de *A. cervicornis* y *A. palmata*, además de otras especies de coral. En Belice, se han sembrado tanto *A. palmata* como *A. cervicornis* y los fragmentos han sobrevivido más de seis años. En México, trasplantes de la primera generación de *A. palmata* tienen más de cinco años. Sin embargo, Boström-Einarsson *et al.* (2020) plantean que las evidencias indican que la generalidad de los programas de restauración tiene una escala temporal y espacial pequeña y la duración de la mayoría de los proyectos (60%) ha sido entre 12 a 18 meses, abarcando un área media de 100 m². Esto podría poner en duda si, con los esfuerzos llevados a cabo hasta el momento se ha logrado devolver al arrecife su estructura y funcionalidad. Algunos estudios exitosos con una duración mayor a 12 meses han indicado una mejora en la cobertura de coral, diversidad y abundancia de peces (Boström-Einarsson *et al.*, 2020).

De acuerdo con Meesters *et al.* (2015), las técnicas de restauración carecen de publicaciones científicas con buenos datos para validar la supervivencia y las tasas de crecimiento de las colonias. Al parecer, la supervivencia y el crecimiento son elevados en sitios de crianza. Aunque existen algunas preocupaciones respecto a: (1) la sensibilidad al daño físico causado por olas y tormentas, (2) vulnerabilidad a la depredación y/o (3) mortalidad debida a la competencia con algas y otros competidores (esponjas, briozoos, tunicados). Durante décadas, la restauración se ha enfocado en minimizar las interacciones negativas (*e.g.* competencia) y se ha dado menos importancia a las interacciones positivas entre las especies (*e.g.* herbivoría). Se conoce que un 60 % de los estudios han sido orientados al trasplante de fragmentos, 39 % relativos a las áreas de crianza, un 19 % en los cuales al menos un proceso ecológico ha sido probado y un 12 % sobre diseños de restauración (Ladd *et al.*, 2018). Solo cinco publicaciones se han referido a las características del sitio, cinco sobre depredación, tres al mantenimiento del área de crianza, tres a la herbivoría y uno a enfermedades (Shaver & Silliman,

2017).

Con el fin de mejorar y maximizar el éxito de los esfuerzos de restauración, algunos estudios han sido dirigidos a analizar la diversidad genética de las poblaciones de *A. palmata* en el Caribe (Baums *et al.*, 2005; Baums, 2008). Se ha sugerido que, para la restauración se necesitan fragmentos de al menos diez colonias donadoras genéticamente diferentes y así garantizar la diversidad genética de una población. Estos fragmentos seleccionados deben provenir de una población existente cercana al sitio donde se van a trasplantar, con el fin de mantener los genotipos en su origen local. Se han demostrado correlaciones entre la estructura genética y el tipo de hábitat que indican que hay fuerzas selectivas relacionadas al hábitat (Shearer *et al.*, 2009).

1.3 Preguntas de investigación y objetivo general

¿Cuál es el efecto del ambiente en la supervivencia y el crecimiento de fragmentos de *A. palmata* trasplantados en arrecifes con diferentes regímenes de manejo ambiental, gradiente de condiciones físico-químicas, ecológicas y grado de degradación?

Objetivo general:

Evaluar la supervivencia y el crecimiento de fragmentos de *A. palmata* en crestas arrecifales ubicadas en áreas con diferente nivel de manejo, con características físicas, ecológicas y grados de degradación diferentes.

1.4 Esquema del estudio y organización de los capítulos

La presente tesis está organizada en cuatro capítulos. El primero constituye el marco teórico, en el cual se expone la situación de la especie *A. palmata* y las medidas que se han desarrollado para su conservación y restauración. Además, se presenta un marco conceptual integrador (Fig. 1), donde se proponen acciones para garantizar un éxito mayor en la restauración de corales como (1) conocer las causas del deterioro arrecifal; (2) evaluar los arrecifes a rehabilitar mediante el monitoreo de indicadores ecológicos; (3) vincular procesos ecológicos como interacciones entre organismos o impacto de variables abióticas como temperatura y oleaje, con la supervivencia y el crecimiento de las colonias sembradas; y (4) aplicar estrategias de manejo ambiental que estén orientadas en conservar y mejorar la condición del arrecife. El segundo capítulo evalúa la trayectoria de las comunidades bentónicas en dos crestas, durante un período de 17 años y se discuten los posibles estresores naturales y antrópicos que han podido influir sobre estos arrecifes. El tercer capítulo evalúa el efecto de organismos bentónicos como *Porites astreoides*

(Lamarck, 1816), *Millepora complanata* (Lamarck, 1816), *Palythoa caribaeorum* (Duchassaing & Michelotti, 1860) y especies de algas como *Sargassum spp.*, *Styopodium zonale* (J.V.Lamouroux) Papenfuss, *Cladophora spp.* y *Dictyota spp.*, sobre la supervivencia y crecimiento de fragmentos de *A. palmata*. Por último, el cuarto capítulo analiza como la zona de la cresta (frontal y posterior) puede influir en la supervivencia y/o crecimiento de los fragmentos de *A. palmata*.

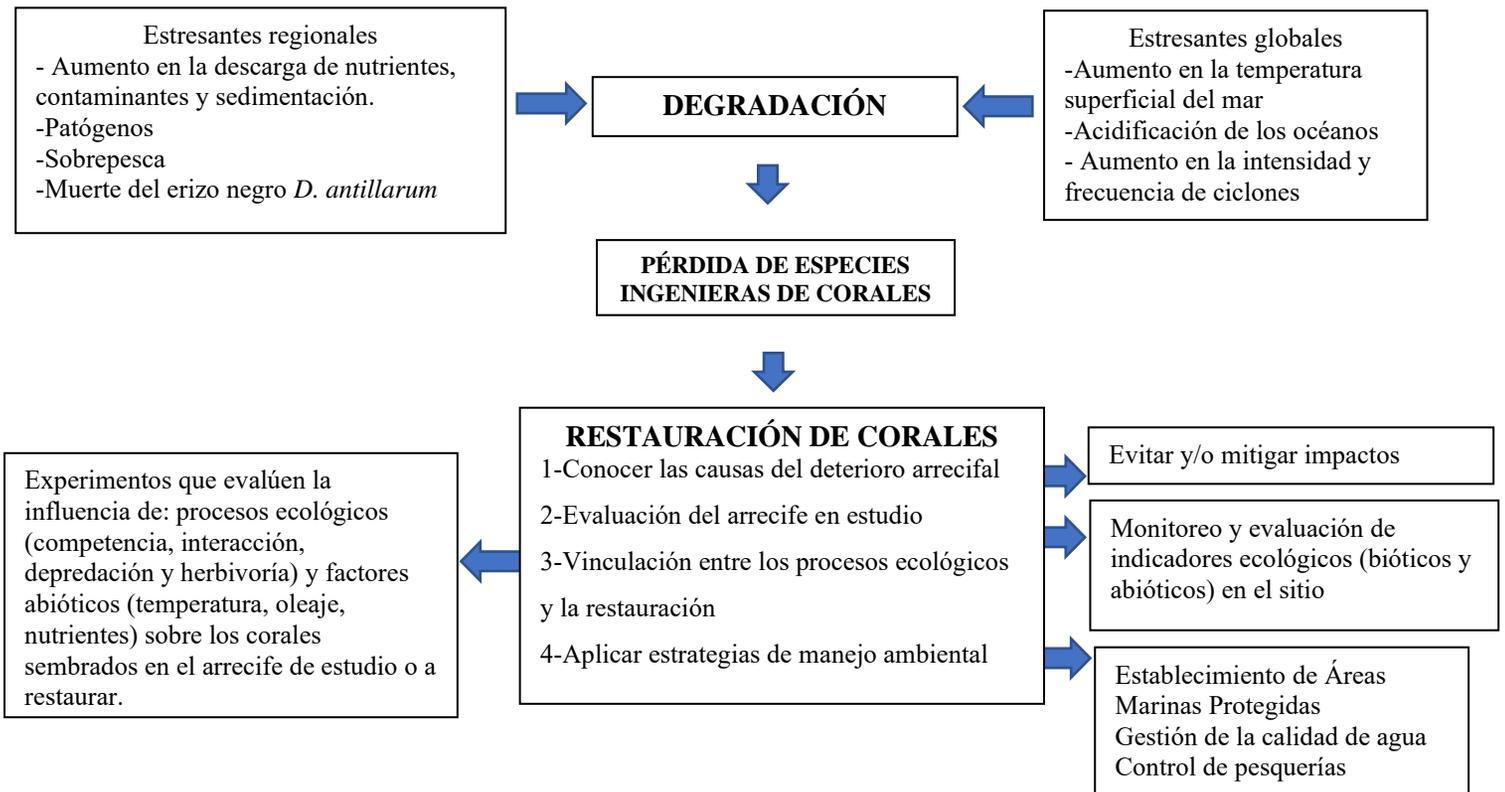


Figura 1 Marco conceptual integrador de las causas de la degradación arrecifal y las acciones que deben efectuarse para mejorar el éxito de la restauración coralina.

1.5 Características generales de las crestas de estudio

El estudio se desarrolló en dos crestas de la región noroccidental y tres de la región sur central de Cuba (Fig. 2). Estos arrecifes se diferencian en ubicación geográfica, distancia a la costa, abundancia y diversidad de especies, como peces y erizos, origen y magnitud de estresores antrópicos, características geomorfológicas, también en manejo y protección. La selección de distintos sitios para el estudio ayuda a tener un mejor entendimiento de las diferentes respuestas que pueden presentar los fragmentos de *A. palmata* al estar expuestos a condiciones diferentes.

En la región noroccidental de Cuba, los arrecifes en cuestión fueron Playa Baracoa y Rincón de Guanabo, los cuales se encuentran próximos a la ciudad de La Habana. Debido a su cercanía a la ciudad capital y al desarrollo costero que lo anterior implica se consideran degradados (González-Díaz *et al.*, 2018). La distancia entre los dos arrecifes es de 46.8 km. En general, en estos arrecifes la cobertura coralina es baja (~ 10%), la cobertura algal es elevada (~65%) y la biomasa de peces es baja (~12 g m⁻²), debido principalmente a la pesca de subsistencia (Duran *et al.*, 2018). La actividad antropogénica principal que impacta a los arrecifes frente a la ciudad son los contaminantes, tales como: metales pesados y fertilizantes (Armenteros *et al.*, 2009; Graham *et al.*, 2011), que provienen del drenaje de las calles, de los ríos Almendares y Quibú y de la Bahía de La Habana (González-Díaz *et al.*, 2003; Rey-Villiers *et al.*, 2020; 2021).

El arrecife de Playa Baracoa (PB) (23°03'20" N y 82°33'10" W) está ubicado en el sublitoral de la provincia de Artemisa. Este sitio se encuentra aproximadamente a 230 m de la franja de costa, tiene una extensión de 764 m de largo y entre 20 y 60 m de ancho. Al este tiene el río Santa Ana donde desembocan las aguas residuales no tratadas de la escuela Latinoamericana de Medicina (con un promedio de 10 000 estudiantes) y al oeste el Río Baracoa (González, 2000). El grado y tipo de contaminación sobre el arrecife es desconocido. Sin embargo, a partir de información anecdótica y experiencia personal se conoce que en ocasiones a la cresta llegan olores a químicos provenientes de la escuela.

El arrecife de Rincón de Guanabo (RG) se encuentra en el sublitoral de la provincia de La Habana (23°10'23,63" N y 82°05'57,46" W). Este sitio forma parte de un área marina protegida (Paisaje Natural Protegido similar a la categoría V de la IUCN), sin embargo, no presenta un plan de manejo efectivo. Está localizado a una distancia de 800 m de la línea de costa, con una extensión aproximada de 950 m. Este arrecife se encuentra a 3 km al este de un área de perforación y extracción de petróleo (Termoeléctrica de Boca de Jaruco), pero no se tiene información sobre la entrada de contaminantes (*i. e.* hidrocarburos) o nutrientes hacia la cresta. Solo se conoce que la zona costera adyacente tiene probabilidades altas de recibir contaminantes en caso de derrames de hidrocarburos, debido a su posición geográfica con relación al sistema de corrientes imperantes (Delgado & Cruz, 2014). Ambas crestas están influenciadas por la pesca de subsistencia (Armenteros, 2000; Castellanos *et al.*, 2004).

Las crestas ubicadas al sur se encuentran dentro del Parque Nacional Jardines de la Reina. El archipiélago se ubica aproximadamente a 50 millas de la isla principal de Cuba, presenta poco impacto

humano y un buen estado de conservación (Beyer *et al.*, 2018; Figueredo-Martín *et al.*, 2023). Jardines de la Reina ha sido clasificado como un sistema oligotrófico, donde el aporte de nutrientes está determinado por afluencias de lagunas cercanas a los cayos, materia orgánica proveniente de manglares, de sedimentos fangosos y de los nutrientes que llegan de aguas abiertas como el golfo de Ana María y el mar Caribe, a través de los canales (Pina-Amargós *et al.*, 2021). Las crestas seleccionadas para el estudio fueron, La Puntica (20°49'52.69"N y 78°58'44.62"W), El Peruano (20 °50'46.74" N y 79 ° 1'4.32" O) y Mariflores (20 °46'17.46" N y 78 ° 53'44.34" O). El Peruano se encuentra a 4.6 km de distancia de La Puntica y esta última a 14 km de Mariflores (Fig. 2). De estas tres crestas la más estudiada ha sido La Puntica, catalogada como la de mejor condición de salud dentro del Parque Nacional (Hernández-Fernández *et al.*, 2016). Por otra parte, El Peruano y Mariflores se seleccionaron por presentar una densidad media mayor de *A. palmata* (~ 1.9 col. m⁻²) respecto con las otras crestas de Jardines de la Reina, después de La Puntica con ~ 4 col. m⁻² (en preparación), y así poder colectar los fragmentos que fueron utilizados en los experimentos.

Para las crestas de Jardines de la Reina se reporta que, la cobertura de *A. palmata* está en un rango de 22 a 45 %, la de algas entre 22 a 49 % y la densidad de *D. antillarum* entre 0.3 a 4.7 ind. m⁻² (Hernández-Fernández *et al.*, 2016). Las especies de reclutas de coral (≤ 2 cm en diámetro) más abundantes son *P. astreoides*, *Agaricia* spp., *Favia fragum* (Esper, 1793) y *Siderastrea siderea* (Ellis & Solander, 1786), con una densidad de 1.3 col. m⁻² en la Puntica, 1.9 col. m⁻² en El Peruano y 1 col. m⁻² en Mariflores (Hernández-Fernández & Bustamante, 2019). La abundancia de peces es elevada debido a que en la zona no hay sobrepesca (Pina-Amargós *et al.*, 2021). Pina-Amagós *et al.* (2014), reportaron para las crestas una abundancia alta de peces de interés comercial como *Epinephelus striatus* (15-65 cm de talla, 0.2 ± 0.02 ind/1000 m²), *Lutjanus cyanopterus* (25-85 cm, 0.2 ± 0.03 ind/1000 m²) y *L. apodus* (10-55 cm, 53.2 ± 2.2 ind/1000 m²), al igual que la presencia de grandes herbívoros como, *Scarus guacamaia* (45-115 cm, 0.1 ± 0.02 ind/1000 m²) y *Scarus coelestinus* (39-105 cm, 0.08 ± 0.003 ind/1000 m²).

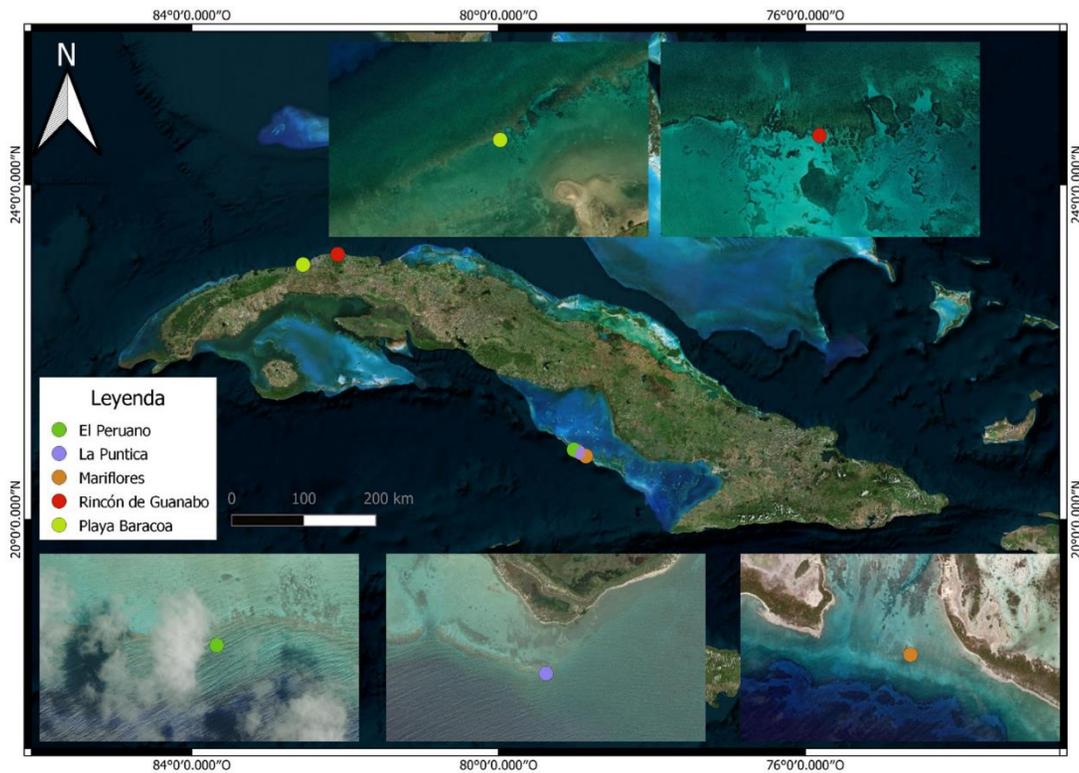


Figura 2. Ubicación de las crestas de estudio.

El clima de Cuba se caracteriza por presentar una estación de lluvias de (mayo a octubre) y una de seca (noviembre a abril). Esta última incluye una temporada de frentes fríos que son más frecuentes en la etapa de enero a marzo (Justiz-Águila & González-Pedroso, 2018). La temporada ciclónica es del 1^{ro} de junio al 30 de noviembre (Coll-Hidalgo & Pérez-Alarcón, 2021). Para la región noroccidental, los vientos predominantes soplan desde el este y el nordeste (alisios). Varios autores consignan un flujo general del agua hacia el este, con la presencia de una contracorriente más cercana a la costa hacia el oeste (Mitrani-Arenal & Cabrales-Infante, 2020). La región noroccidental presenta características físico químicas diferentes al archipiélago Jardines de la Reina. Las principales diferencias están dadas en la salinidad y transparencia del agua en cuanto a las condiciones químicas, y en los disturbios físicos como la exposición al oleaje y frecuencia de huracanes, donde la región noroccidental es más afectada por el paso de tormentas tropicales y huracanes (Chollett *et al.*, 2012).

Alrededor de la isla existe un conjunto de corrientes oceánicas que influyen en las condiciones ambientales marinas y costeras. Al norte en el Golfo de México, está la corriente de Lazo, la que moviéndose al sur se convierte en la Corriente del Golfo y sale al océano Atlántico a través del Canal

de la Florida próxima a la costa norte de la región occidental de Cuba (Mojena *et al.*, 2009). Este sistema de corrientes es el más fuerte (0.8 ms^{-1}) de toda la región del Caribe (Centurioni & Niiler, 2003). Las mismas se hacen más intensas durante los meses de abril a septiembre y se vuelven discontinuas a partir de enero a marzo y de octubre a diciembre (Carracedo-Hidalgo *et al.*, 2019). El sur de la isla está influenciado por la Corriente de Guyana con una dirección hacia el oeste, se divide en dos ramas: una que continúa moviéndose al oeste, próxima a las costas de Cuba y la otra que se interna en el golfo de Los Mosquitos, asciende al golfo de Honduras y continúa hacia el norte próxima a las costas de Yucatán. Estas dos ramas se unen en el extremo noroeste del Mar Caribe Occidental para emerger al Golfo de México a través del Canal de Yucatán e incorporarse a la Corriente del Golfo (Mojena *et al.*, 2009). El flujo para esta región es débil (0.3 ms^{-1}) y está dominado por eddies que confieren una variabilidad alta de las corrientes (Centurioni & Niiler, 2003).

Literatura citada

- Acropora Biological Review Team. (2005). Atlantic *Acropora* status review document. National Marine Fisheries Service Report. 152 p.
- Anthony, K.R.N., Connolly, S.R., Hoegh-Guldberg, O. (2007). Bleaching, energetics, and coral mortality risk: effects of temperature, light, and sediment regime. *Limnol. Oceanogr.*, 52, 716–726.
- Armenteros, M. (2000). Abundancia y distribución de la ictiofauna asociada a un arrecife costero en el norte de Ciudad de la Habana. Tesis de Diploma, Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de la Habana, 47p.
- Armenteros, M., Pérez-Angulo, A., Regadera, A. R., Beltran, J., Vincx, M., Decraemer, W. (2009). Effects of chronic and heavy pollution on macro- and microbenthos of Havana Bay, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 30(3):203–214.
- Aronson, R. B., Precht, W. F. (2001). White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia*, 460, 25–38.
- Bak, R.P.M., Nieuwland, G., Meesters, E.H. (2009). Coral growth rates revisited after 31 years: what is causing lower extension rates in *Acropora palmata*? *Bull. Mar. Sci.*, 84, 287–294.
- Banaszak, A. T., Lesser, M. P. (2009). Effects of solar ultraviolet radiation on coral reef organisms. *Photochem. Photobiol. Sci.*, 8 (9), 1276-1294. DOI: 10.1039/B902763G.
- Barton, J. A., Willis, B. L., Hutson, K. S. (2015). Coral propagation: a review of techniques for ornamental trade and reef restoration. *Rev. Aquac.*, 0, 1–19.
- Baums, I. B. (2008). A restoration genetics guide for coral reef conservation. *Mol. Ecol.*, 17, 2796–2811. doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03787.x.
- Baums, I. B. Miller, M. W., Hellberg, M. E. (2005). Regionally isolated populations of an imperiled Caribbean coral, *Acropora palmata*. *Mol. Ecol.*, 14, 1377–1390. doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02489.x.

- Baums, I. B., Devlin-Durante, M. K., Polato, N. R., Xu, D., Giri, S., Altman, N. S., Ruiz, D., Parkinson, J. E., Boulay, J. N. (2013). Genotypic variation influences reproductive success and thermal stress tolerance in the reef building coral, *Acropora palmata*. *Coral Reefs*, 32, 703–717. DOI 10.1007/s00338-013-1012-6.
- Baums, I. B., Miller, M.W., Szmant, A. M. (2003). Ecology of a corallivorous gastropod, *Coralliophila abbreviata*, on two scleractinian hosts. I: Population structure of snails and corals. *Mar. Biol.*, 142,1083–1091. DOI 10.1007/s00227-003-1024-9.
- Bayraktarov, E., Banaszak, A.T., Montoya, P., Kleypas, J., Arias-Gonzalez, J.E., Blanco, M., et al. (2020). Coral reef restoration efforts in Latin American countries and territories. *PLoS ONE*, 15(8), e0228477. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228477>.
- Bayraktarov, E., Stewart-Sinclair, P. J., Brisbane, S., Boström-Einarsson, L., Saunders, M. I., Lovelock, C. E., Possingham, H. P., Mumby, P. J., Wilson, K. A. (2019). Motivations, success, and cost of coral reef restoration. *Restor. Ecol.*, 27(5), 981-991.
- 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. *Funct. Ecol.*, 33(6), 948-961.
- Beyer, H. L., Kennedy, E.V., Beger, M., Allen, C., Cinner, J. E., Darling, E. S. Mark, C. E., Gates, R. D., Heron, S. F., Knowlton, N., Obura, D. O., Palumbi, S. R., Possingham, H. P., Puotinen, M., Runtz, R. K., Skirving, W. J., Spalding, M., Wilson, K. A., Wood, S., Veron, J. E., Hoegh-Guldberg, O. (2018). Risk-sensitive planning for conserving coral reefs under rapid climate change. *Conserv. Lett.*, e12587. DOI: 10.1111/conl.12587.
- Birkeland, C. (1997). Life and death of coral reefs. Springer Science & Business Media. 247 p.
- Bonaldo, B. M., Hoey, A. S., Bellwood, D. R. (2014). The ecosystem roles of parrotfishes on tropical reefs. *Oceanogr. Mar. Biol.*, 52,81-132. DOI 10.1201/b17143-3.
- Boström-Einarsson, L., Babcock, R.C., Bayraktarov, E., Ceccarelli, D., Cook, N., Ferse, S.C.A. (2020). Coral restoration—A systematic review of current methods, successes, failures and future directions. *PLoS ONE*, 15(1), e0226631. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226631>.
- Box, S., Mumby, P. (2007). Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 342, 139–149.
- Bracchini, L., Loisel, S., Dattilo, A.M., Mazzuoli, S., Cozar, A., Rossi, C. (2004). The spatial distribution of optical properties in the ultraviolet and visible in an aquatic ecosystem. *Photochem. Photobiol.*, 80, 139–149.
- Brandl, S. J., Rasher, D. B., Côté, I. M., Casey, J. M., Darling, E. S., Lefcheck, J. S., Duffy, J. E. (2019). Coral reef ecosystem functioning: eight core processes and the role of biodiversity. *Front. Ecol. Environ.*, 17(8), 445-454.
- Brawley, S. H., Adey W. H. (1982). *Coralliophila abbreviata*: a significant corallivore. *Bull. Mar. Sci.*,32, 595–599.
- Brown, B. E., Dunne, R. P., Scoffin, T. P., Le Tissier, M. D. A. (1994). Solar damage in intertidal corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*,105, 219–230.
- Brown, K. T., Bender-Champ, D., Hoegh-Guldberg, O., Dove, S. (2020). Seasonal shifts in the competitive ability of macroalgae influence the outcomes of coral–algal competition. *R. Soc. Open*

Sci. 7, 201797. <https://doi.org/10.1098/rsos.201797>.

- Bruckner, A. W. (2002). Proceedings of the Caribbean *Acropora* workshop: potential application of the U.S. Endangered Species Act as a conservation strategy. NOAA Technical Memorandum NMFS-OPR-24, Silver Spring, MD, 199 p.
- Burkpile, D. E., Hay, M. E. (2006). Herbivore VS nutrient control of marine primary producers: context-dependent effects. *Ecology*, 87(12), 31283139.
- Carracedo-Hidalgo, D., Reyes-Perdomo, D., Calzada-Estrada, A., Chang-Domínguez, D., Rodríguez-Pupo, A. (2019). Caracterización de las corrientes marinas en mares adyacentes a Cuba. Principales tendencias en los últimos años. *Revista Cubana de Meteorología*, 25(3).
- Carricart-Ganivet, J. P. (2007). Annual density banding in massive coral skeletons: result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity? *Mar. Biol.*, 153,1–5. DOI 10.1007/s00227-007-0780-3.
- Carvalho, L. R. S., Barros, F. (2017). Physical habitat structure in marine ecosystems: the meaning of complexity and heterogeneity. *Hydrobiologia*, 797, 1-9.
- Castellanos, S., Lopeztegui, A., de la Guardia, E. (2004). Monitoreo Reef Check en el arrecife coralino “Rincón de Guanabo”, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 25 (3): 219-230.
- Centurioni, L. R., Niiler, P. P. (2003). On the surface currents of the Caribbean Sea. *Geophysical Research Letters*, 30(6).
- Chamberland, V.F., Vermeij, M. J. A., Brittsan, M., Carl, M., Schick, M., Snowden, S., Schrier, A., Petersen, D. (2015). Restoration of critically endangered elkhorn coral (*Acropora palmata*) populations using larvae reared from wild-caught gametes. *Global Ecol. Conserv.*, 4, 526–537. DOI.org/10.1016/j.gecco.2015.10.005.
- Choat, J. H., Clements, K. D., Robbins, W. D. (2002). The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs. *Mar. Biol.*, 140, 613–623. DOI 10.1007/s00227-001-0715-3.
- Chollett, I., Mumby, P. J., Müller-Karger, F. E., & Hu, C. (2012). Physical environments of the Caribbean Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 57(4), 1233-1244.
- Cobián Rojas, D., Márquez Llauger, L., Chevalier Monteagudo, P. P., Perera Valderrama, S., González Méndez, J., Caballero Aragón, H., Navarro Martínez, Z. M. (2022). Investigación, monitoreo y manejo para la conservación y uso sostenible de los arrecifes coralinos en el Parque Nacional Guanahacabibes. *Anales de la Academia de Ciencias de Cuba*, 12(2).
- Coll-Hidalgo, P., Pérez-Alarcón, A. (2021). Climatology of landfalling tropical cyclones in Cuba from 1980 to 2019. *Revista Cubana Meteorologica.*, 27(4), 1-11.
- Cramer, K. L., Donovan, M. K., Jackson, J. B., Greenstein, B. J., Korpanty, C. A., Cook, G. M., Pandolfi, J. M. (2021). The transformation of Caribbean coral communities since humans. *Ecol. Evol.*, 11(15), 10098-10118.
- Cramer, K. L., Jackson, J. B. C., Donovan, M. K., Greenstein, B. J., Korpanty, C. A., Cook, G. M., Pandolfi, J. M. (2020). Widespread loss of Caribbean acroporid corals was underway before coral bleaching and disease outbreaks. *Sci. Adv.*, 6: eaax9395.
- Cramer, K. L., O 'Dea, A., Carpenter, C., Norris R.D. (2017) A 3000 year record of Caribbean reef urchin communities reveals causes and consequences of long-term decline in *Diadema antillarum*.

Ecography, 40, 001–010, DOI: 10.1111/ecog.02513.

- D'Antonio, N. L., Gilliam, D. S., Walkerio, B. K. (2016). Investigating the spatial distribution and effects of nearshore topography on *Acropora cervicornis* abundance in Southeast Florida. *PeerJ*, 4, e2473. DOI 10.7717/peerj.2473.
- Delgado, A. R. G., & Cruz, A. Á. (2014). Contaminación por hidrocarburos en la costa noroccidental de Cuba (Boca de Jaruco) basada en simulaciones numéricas. *Revista Cubana de Meteorología*, 20(2), 70-86.
- Du Toit, J.T., Cumming, D. H. M. (1999). Functional significance of ungulate diversity in African savannas and the ecological implications of the spread of pastoralism. *Biodivers. Conserv.*, 8:1643–1661.
- Duran, A., Collado-Vides, L., Burkepile, D. E. (2016). Seasonal regulation of herbivory and nutrient effects on macroalgal recruitment and succession in a Florida coral reef. *PeerJ*, 4, e2643. DOI: 10.7717/peerj.2643.
- Duran, A., Shantz, A. A., Burkepile, D. E., Collado-Vides, L., Ferrer, V. M., Palma, L., Ramos, A., González-Díaz, P. (2018). Fishing, pollution, climate change, and the long-term decline of coral reefs off Havana, Cuba. *Bull. Mar. Sci.*, 94(2), 213-228.
- El-Naggar, H. A. (2020). Human impacts on coral reef ecosystem. In Natural resources management and biological sciences. IntechOpen.78-91 p.
- Enochs, I. C., Manzello, D. P., Carlton, R., Schopmeyer, S., van Hooidek, R., Lirman, D. (2014). Effects of light and elevated pCO₂ on the growth and photochemical efficiency of *Acropora cervicornis*. *Coral Reefs*, 33:477–485. DOI 10.1007/s00338-014-1132-7.
- Estrada-Saldívar, N., Molina-Hernández, A., Pérez-Cervantes, E., Medellín-Maldonado, F., González-Barrios, F. J., Álvarez-Filip, L. (2020). Reef-scale impacts of the stony coral tissue loss disease outbreak. *Coral Reefs*, 39, 861-866.
- Figueredo-Martín, T., López-Castañeda, L., Pina-Amargós, F. (2023). Economic Valuation of the Coral Reefs of Jardines de la Reina and Punta Francés National Parks, Cuba. In: Zlatarski, V.N., Reed, J.K., Pomponi, S.A., Brooke, S., Farrington, S. (eds) Coral Reefs of Cuba. Coral Reefs of the World, vol 18. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-031-36719-9_21.
- González, S. (2000). Caracterización de tres comunidades de corales del litoral norte de La Habana y Ciudad de La Habana. Tesis de Diploma, Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana. 41 p.
- González-Díaz, P., De la Guardia, E., González-Sansón, G. (2003). Efecto de efluentes terrestres sobre las comunidades bentónicas de arrecifes coralinos de Ciudad de la Habana, Cuba. *Rev Invest. Mar.*, 24(3):193–204.
- González-Díaz, P., González-Sansón, G., Aguilar Betancourt, C., Álvarez, S., Perera, O., Hernández, L., Ferrer, V. M., Cabrales, Y., Armenteros, M., de la Guardia, E. (2018). Status of Cuban coral reefs. *Bull. Mar. Sci.*, 94(2), 229–247. [DOI.org/10.5343/bms.2017.1035](https://doi.org/10.5343/bms.2017.1035).
- Gorbunov, M., Kolber, Z.S., Lesser, M.P., Falkowski, P.G. (2001). Photosynthesis and photoprotection in symbiotic corals. *Limnol. Oceanogr.*, 46:75–85.
- Graham, D. W., Olivares-Riemont, S., Knapp, C. W., Lima, L., Werner, D., Bowen, E. (2011).

- Antibiotic resistance gene abundance associated with waste discharges to the Almendares River near Havana, Cuba. *Environ Sci Technol.*, 45, 418–424. <https://doi.org/10.1021/es102473z>
- Graham, N. A., Nash, K. L. (2013). The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral reefs*, 32, 315-326.
- Harrington, L., Fabricius, K., De'Ath, G., Negri, A. (2004). Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. *Ecology*, 85(12), 3428-3437.
- Harrison, P. L. (2011). Sexual reproduction of scleractinian corals. *Coral reefs: an ecosystem in transition*, 59-85 p.
- Hernández-Fernández, L., Bustamante López, C. (2019). Reclutas de corales en el Parque Nacional Jardines de la Reina, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 39(2), 95-104.
- Hernández-Fernández, L., López, C. B., Sotolongo, L. B. D. (2016). Estado de Crestas de Arrecifes en el Parque Nacional Jardines de la Reina, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 36 (1): 79-91.
- Heron, S. F., Maynard, J. A., van Hooidek, R., Eakin, C. M. (2016). Warming Trend and Bleaching Stress of the World's Coral Reefs 1985–2012. *Sci. Rep.*, 6, 38402. DOI: 10.1038/srep38402.
- 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.
- Hogarth, W.T. (2006). Endangered and threatened species: final listing determinations for elkhorn coral and staghorn coral. *Fed. Register*, 71(89), 26852–26861.
- Howells, E. J., Berkelmans, R., van Oppen, M. J., Willis, B. L., Bay, L. K. (2013). Historical thermal regimes define limits to coral acclimatization. *Ecology*, 94(5), 1078-1088.
- Hughes, T. P., Kerry, J. T., Álvarez-Noriega, M., Álvarez-Romero, J. G., Anderson, K. D., Baird, A. H. (2017). Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature*, 543, 373–377.
- Hughes, T.P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265(5178), 1547-1551.
- Iglesias-Prieto, R., Matta, J. L., Robins, W. A., Trench, R. K. (1992). Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum* in culture. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 89, 10302–10305.
- Jackson, J. B. C., Donovan, M., Cramer, K., Lam, V. (2014). Status and Trend of Caribbean Coral Reefs: 1970 -2012. Global Coral Reef Monitoring Network, IUCN, Gland, Switzerland.
- Japaud, A., Bouchon, C., Magalon, H., Fauvelot, C. (2019). Geographic distances and ocean currents influence Caribbean *Acropora palmata* population connectivity in the Lesser Antilles. *Conserv. Genet.* DOI.org/10.1007/s10592-019-01145-9.
- Johnson, M. E., Lusic, C., Bartels, E., Baums, I. B., Gilliam, D. S., Larson, L., Lirman, D., Miller, M. W., Nedimyer, K., Schopmeyer, S. (2011). Caribbean *Acropora* Restoration Guide: Best Practices for Propagation and Population Enhancement. *The Nature Conservancy*, Arlington, VA.
- Jokiel, P.L., Coles, S.L. (1978). Effects of temperature on the mortality and growth of Hawaiian reef corals. *Mar. Biol.*, 43, 201–208.
- Jokiel, P.L., Lesser, M.P., Ondrusek, M.E. (1997). UV-absorbing compound in the coral *Pocillopora*

- damicornis*: Interactive effects of UV radiation, photosynthetically active radiation, and water flow. *Limnol. Oceanogr.*, 42(6), 1468-1473.
- Jompa, J., McCook, L. (2003). Coral–algal competition: macroalgae with different properties have different effects on corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 258, 87–95.
- Justiz-Águila A. C., González-Pedroso C. (2018). Patrones Sinópticos troposféricos asociados a los frentes fríos en el occidente de Cuba. *Revista Cubana De Meteorología*, 24(2), 159-174. Accessed PONER FECHA <http://rcm.insmet.cu/index.php/rcm/article/view/422>
- Kelly, E. L. A., Eynaud, Y., Clements, S. M., Gleason, M., Sparks, R. T., Williams, I. D., Smith, J. E. (2016). Investigating functional redundancy versus complementarity in Hawaiian herbivorous coral reef fishes. *Oecologia*, 182, 1151–1163. DOI 10.1007/s00442-016-3724-0.
- Knowlton, N., Lang, J. C., Keller, B. D. (1990). Case study of natural population collapse: post-hurricane predation on Jamaican staghorn corals. *Smithson. Contrib. Mar. Sci.*, 31,1–25.
- Ladd, M. C., Burkepile, D. E., Shantz, A. A. (2019). Near-term impacts of coral restoration on target species, coral reef community structure, and ecological processes. DOI: 10.1111/rec.12939.
- Ladd, M. C., Miller, M. W., Hunt, J. H., Sharp, W. C., Burkepile, D. E. (2018). Harnessing ecological processes to facilitate coral restoration. *Front. Ecol. Environ.* DOI: 10.1002/fee.1792.
- Larson, E. A., Gilliam, D.S., López-Padierna, M., Walker, B. K. (2014). Possible recovery of *Acropora palmata* (Scleractinia: Acroporidae) within the Veracruz Reef System, Gulf of Mexico: a survey of 24 reefs to assess the benthic communities. *Rev. Biol. Trop.*, 62, 299-308.
- Lesser, M. P., Farrell, J. H. (2004). Exposure to solar radiation increases damage to both host tissues and algal symbionts of corals during thermal stress. *Coral Reefs*, 23: 367–377. DOI 10.1007/s00338-004-0392-z.
- Lesser, M. P., Stochaj, W. R., Tapley, D. W., Shick, J. M. (1990). Bleaching in coral reef anthozoans: effects of irradiance ultraviolet radiation, and temperature on the activities of protective enzymes against active oxygen. *Coral Reefs*, 8, 225-232.
- Lirman, D., Schopmeyer, S. (2016). Ecological solutions to reef degradation: optimizing coral reef restoration in the Caribbean and Western Atlantic. *PeerJ*, 4, e2597. DOI 10.7717/peerj.2597.
- Lough, J. M., Barnes, D. J. (2000). Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 245(2), 225-243.
- Lough, J. M., Cooper, T.F. (2011). New insights from coral growth band studies in an era of rapid environmental change. *Earth Sci. Rev.*, 108, 170–184.
- Lowe, R. L., LaLiberte, G. D. (2017). Benthic stream algae: distribution and structure. In *Methods in Stream Ecology*, Volume 1. Third Edition. 193-221 p.
- Lubchenco, J., Gaines S. D. (1981). A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. Populations and communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12, 405-37.
- Marine Conservation Institute. (2016). MPAtlas [Internet]. Seattle, WA. Accessed 16 June, 2016. Available from: <http://www.mpatlas.org>.
- Marsden, J. R. (1960). Polychaetous annelids from the shallow waters around Barbados and other islands of the West Indies with notes on some larval forms. *Can. J. Zoo.*, 38, 989-1020.
- McCook, L., Jompa, J., Diaz-Pulido, G. (2001). Competition between corals and algae on coral reefs:

- areview of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*, 19, 400–417.
- Meesters, H. W. G., Smith, S. R., Becking, L. E. (2015). A review of coral reef restoration techniques (No. C028/14). IMARES.
- Meyer, J. L., Schultz, E. T. (1985). Migrating haemulid fishes as a source of nutrients and organic matter on coral reefs 1. *Limnol. Oceanogr.*, 30(1), 146-156.
- Miller, A. C. (1981). Cnidarian prey of the snails *Coralliophila abbreviata* and *C. caribaea* (Gastropoda: Muricidae) in Discovery Bay, Jamaica. *Bull. Mar. Sci.*, 3, 932-934.
- Miller, M. W. (2001). Corallivorous snail removal: evaluation of impact on *Acropora palmata*. *Coral Reefs*, 19, 293-295.
- Miller, M. W., Baums, I. B., Williams, D. E. (2007). Visual discernment of sexual recruits is not feasible for *Acropora palmata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 335, 227-231.
- Miller, M. W., Williams, D. E., Fisch, J. (2016). Genet-specific spawning patterns in *Acropora palmata*. *Coral Reefs*, 35, 1393-1398.
- Miller, S. L., Chiappone, M., Rutten, L. M., Swanson, D. W. (2008). Population status of *Acropora* corals in the Florida Keys. Marine & Environmental Sciences Faculty Proceedings, Presentations, Speeches, Lectures. 486. https://nsuworks.nova.edu/occ_facpresentations/486.
- Mitrani-Arenal, I., Cabrales-Infante, J. (2020). Potencial energético de las corrientes marinas en aguas cubanas. *Revista Cubana de Meteorología*, 26(3).
- Mojena, E., Leiva, J., Rodríguez, G., Ortega, A., Bastida, V. H. (2009). Empleo de las imágenes NOAA-AVHRR en la determinación de las corrientes marinas próximas a Cuba y en la valoración del impacto de las condiciones meteorológicas sobre estas. *Revista Cubana de Meteorología*, 15(1), 37-44.
- Nanami, A. (2016). Parrotfish grazing ability: interspecific differences in relation to jaw-lever mechanics and relative weight of adductor mandibulae on an Okinawan coral reef. *PeerJ*, 4: e2425; DOI 10.7717/peerj.2425.
- Odum, H.T., Odum, E.P. (1955). Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. *Ecol. Monogr.*, 25:291–320.
- Ott, B., Lewis J. B. (1972). The importance of the gastropod *Coralliophila abbreviata* (Lamarck) and the polychaete *Hermodice carunculata* (Pallas) as coral reef predators. *Can. J. Zool.*, 50, 1651-1656.
- Pina-Amargós F, González-Sansón G, Martín-Blanco F, Valdivia A. (2014). Evidence for protection of targeted reef fish on the largest marine reserve in the Caribbean. *PeerJ*, 2: e274
- Pina-Amargós, F., Figueredo-Martín, T., A Ross, N. (2021). The Ecology of Cuba's Jardines de la Reina: A review. *Rev. Invest. Mar.*, 41(1), 2-42
- Quiroz, S. M., Beltrán-Torres, A. U., Grosso-Becerra, M. V., Villareal, D. M., Rentería, R. T., Banaszak, A. T. (2023). Long-term survival, growth, and reproduction of *Acropora palmata* sexual recruits outplanted onto Mexican Caribbean reefs. *PeerJ*, 11, e15813.
- Renegar, D. A., Riegl, B. M. (2005). Effect of nutrient enrichment and elevated CO₂ partial pressure on growth rate of Atlantic scleractinian coral *Acropora cervicornis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 293, 69–76.
- Rey-Villiers, N., Sánchez, A., Caballero-Aragón, H., González-Díaz, P. (2020). Spatio temporal

- variation in octocoral assemblages along a water quality gradient in the northwestern region of Cuba. *Mar. Poll. Bull.*, 153, 110981.
- Rey-Villiers, N., Sánchez, A., González-Díaz, P. (2021). Stable nitrogen isotopes in octocorals as an indicator of water quality decline from the northwestern region of Cuba. *Environ. Sci. Poll. Res.*, 28(15), 18457-18470.
- Riegl, B. (1995). Effects of sand deposition on scleractinian and alcyonacean corals *Mar. Biol.*, 121, 517-526.
- Rinkevich, B. (1995). Restoration strategies for coral reefs damaged by recreational activities: the use of sexual and asexual recruits. *Restor. Ecol.*, 3(4), 241–251 DOI 10.1111/j.1526-100X.1995.tb00091.x.
- Rinkevich, B. (2015). Novel tradable instruments in the conservation of coral reefs, based on the coral gardening concept for reef restoration. *J. Environ. Manage.*, 162,99–205 DOI 10.1016/j.jenvman.2015.07.028.
- 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.
- Risk, M. J. (2014). Assessing the effects of sediments and nutrients on coral reefs. *Curr. Opin. Environ. Sustain.*, 7, 108-117.
- Ritchie, M.E., Olf, H. (1999). Herbivore diversity and plants dynamics: compensatory and additive effects. In *Herbivores between plants and predators*. 175-203.
- Roth, F., El-Khaled, Y. C., Karcher, D. B., Rädercker, N., Carvalho, S., Duarte, C. M., Silva, L., Calleja, M. L., Morán, X. A. G., Jones B. H., Voolstraag, C. R., Wild, C. (2021). Nutrient pollution enhances productivity and framework dissolution in algae-but not in coral-dominated reef communities. *Mar. Pol. Bull.*,168, 112444.
- Seraphim, M. J., Sloman, K. A., Alexander, M. E., Janetski, N., Jompa, J., Ambo-Rappe, R., Harborne, A. R. (2020). Interactions between coral restoration and fish assemblages: implications for reef management. *J. Fish Biol.*, 97(3), 633-655.
- Shantz, A. A., Ladd, M. C., & Burkepille, D. E. (2020). Overfishing and the ecological impacts of extirpating large parrotfish from Caribbean coral reefs. *Ecological Monographs*, 90(2), e01403.
- Shaver, E. C., Silliman, B.R. (2017). Time to cash in on positive interactions for coral restoration. *PeerJ*, 5, e3499. DOI10.7717/peerj.3499.
- Shearer T. L., Porto I., Zubillaga A. L. (2009). Restoration of coral populations in light of genetic diversity estimate. *Coral Reefs*, 28:727–733. DOI 10.1007/s00338-009-0520-x.
- Steneck, R. S., Dethier, M. N. (1994). A functional group approach to the structure of algal-dominated communities, *Oikos*, 3, 476–498.
- Suchley, A., Alvarez-Filip, L. (2018). Local human activities limit marine protection efficacy on Caribbean coral reefs. *Conserv. Lett.*, e12571. DOI.org/10.1111/conl.12571.
- Szmant, A. M. (1986). Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral reefs*, 5, 43-53.
- Tebben, J., Motti, C. A., Siboni, N., Tapiolas, D. M., Negri, A. P., Schupp, P. J., Harder, T. (2015). Chemical mediation of coral larval settlement by crustose coralline algae. *Sci. rep.*, 5(1), 10803.
- Torres, J. L., Armstrong, R. A., Corredor, J. E., Gilbes, F. (2007). Physiological responses of *Acropora*

- cervicornis* to increased solar irradiance, *Photochem. Photobiol.*, 83, 839–850.
- Vareschi, E., Fricke, H. (1986). Light responses of a scleractinian coral (*Plerogyra sinuosa*), *Mar. Biol.*, 90, 395–402.
- Veblen, K. (2008). Season- and herbivore-dependent competition and facilitation in a semiarid savanna. *Ecology*, 89(6), 1532–1540.
- Vega Thurber, R., Burkepile, D., Fuchs, C., Shantz, A., McMinds, R., Zaneveld, J. (2013). Chronic nutrient enrichment causes increased coral disease prevalence and severity. *Glob. Change Biol.*, 20, 544–554.
- Venera-Ponton, D., Diaz-Pulido, G., McCook, L., Rangel-Campo, A. (2011). Macroalgae reduce growth of juvenile corals but protect them from parrotfish damage. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 421, 109–115.
- Veron, J. E. N. (2000). Reef evolution. *Science*, 287(5454), 811–811.
- Ward, J. (1965). The digestive tract and its relation to feeding habits in the stenoglossan prosobranch *Coralliophila abbreviata* (Larnarck). *Can. J. Zool.*, 43, 447–464
- Warner, M.E., Fitt, W.K., Schmidt, G.W. (1999). Damage to photosystem II in symbiotic dinoflagellates: a determinant of coral bleaching. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96, 8007–8012.
- Weber, M., de Beer, D., Lott, C., Polerecky, L., Kohls, K., Abed, R. M. M., Ferdelman, T. G., Fabricius, K.E. (2012). PNAS, 109(24), E1558–E1567.
- Wilkinson, C., Souter, D. (2008). Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes in 2005. Global Coral Reef Monitoring Network, and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, 152 p.
- Wilkinson, C.R., Cheshire, A.C. (1988). Cross-shelf variations in coral reef structure and function influences of land and ocean. In: Choat, J.H., Barnes, D., Borowitzka, M.A., Coll, J.C., Davies, P.J., Flood, P., Hatcher, B.G., Hopley, D., Hutchings, P.A., Kinsey, D., Orme, G.R., Pichon, M., Sale, P.F., Sammarco, P., Wallace, C.C., Wilkinson, C., Wolanski, E., Bellwood, O. (EDE.), Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., Townsville, Australia, 1, 227–233 p.
- Williams, D. E., Miller, M. W. (2012). Attributing mortality among drivers of population decline in *Acropora palmata* in the Florida Keys (USA). *Coral Reefs*, 31, 369–382. DOI 10.1007/s00338-011-0847-y.
- Williams, D. E., Miller, M.W, (2010). Stabilization of Fragments to Enhance Asexual Recruitment in *Acropora palmata*, a Threatened Caribbean Coral. *Restor. Ecol.*, 18, S2, 446–451.
- Williams, D. E., Miller, M.W, Kramer, K. L. (2008). Recruitment failure in Florida Keys *Acropora palmata*, a threatened Caribbean coral. *Coral Reefs*, 27, 697–705. DOI 10.1007/s00338-008-0386-3.
- Young, C. N., Schopmeyer, S. A., Lirman, D. (2012). A review of reef restoration and coral propagation using the threatened genus *Acropora* in the Caribbean and Western Atlantic. *Bull. Mar. Sci.*, 88(4), 1075–1098.

CAPÍTULO 2. FLUCTUACIONES DE INDICADORES ECOLÓGICOS CLAVES EN DOS CRESTAS DE LA REGIÓN NOROCCIDENTAL DE CUBA, EN UN PERÍODO DE 17 AÑOS.

2.1 Introducción

Actualmente, muchos de los factores que determinan las condiciones en las cuales se pueden desarrollar los arrecifes de coral (*e.g.*, temperatura, luz, salinidad, nutrientes y saturación de aragonita) (Kleypas *et al.*, 1999; Cyronak *et al.*, 2020; Guan *et al.*, 2020) han sido alterados, provocando modificaciones y/o afectaciones en procesos ecológicos, dinámica, estructura y función de los componentes del arrecife (Alvarez-Filip *et al.*, 2013; González-Barrios & Alvarez-Filip, 2018; Estrada-Saldivar *et al.*, 2019; Morais *et al.*, 2020; Setter *et al.*, 2022). La degradación arrecifal ha sido una consecuencia del estrés ocasionado por múltiples factores, tanto de origen natural como antrópico, que actúan a escalas globales y locales (Jackson *et al.*, 2014; Bruno & Valdivia, 2016; Dutra *et al.*, 2021).

En el Caribe, la cobertura coralina ha disminuido hasta un 80% (Cramer *et al.*, 2020) y en los arrecifes de cresta se ha perdido más de la mitad de la cobertura del coral *A. palmata*, principalmente a causa de disturbios locales humanos (Cramer *et al.*, 2021). Al igual que en el resto del Caribe, la condición de los arrecifes de la plataforma de Cuba está cambiando con el clima y factores de estrés (Galford *et al.*, 2018). Se conoce que las poblaciones de *A. palmata* en Cuba, disminuyeron entre los años 1987 y 1992 (Alcolado, 2008) aproximadamente diez años después que el resto de los arrecifes del Caribe.

Investigaciones recientes han reportado la condición variable de *A. palmata* alrededor del archipiélago cubano, donde se pueden encontrar sitios con colonias en buen estado. Por ejemplo, las crestas del Faro Cazonas (22.1043 N, -81.5159 O) al suroeste, de Cayo Fragoso (22.7203 N, -79.3631O) en la región central (Caballero-Aragón *et al.*, 2020) y La Puntica en Jardines de la Reina (Hernández-Fernández *et al.*, 2016) al sur de Cuba, presentan una buena salud. Sin embargo, la mayoría de las crestas se caracterizan por presentar una prevalencia alta de mortalidad antigua (> 50%) (Hernández-Fernández *et al.*, 2016; Hernández-Fernández *et al.*, 2019; Caballero-Aragón *et al.*, 2020) y estar bajo el impacto negativo de factores ambientales naturales y antrópicos (González-Díaz *et al.*, 2018; Caballero-Aragón *et al.*, 2019), al igual que el resto del Caribe. Aunado a esta situación, especies generalistas de coral tales como, *Agaricia agaricites* (Linnaeus, 1758) y *Porites astreoides* (Lamarck, 1816) han aumentado sus poblaciones con respecto a las especies ingenieras (Alvarez-Filip *et al.*, 2013) de lo cual no está exento Cuba (Hernández-Fernández *et al.*, 2020). Por otra parte, estos arrecifes también están experimentando una disminución de especies herbívoras, como el caso de peces (Claro *et*

al., 2007; Guerra *et al.*, 2019) y de *D. antillarum* (Hernández-Delgado *et al.*, 2017).

En la región noroccidental de Cuba, a ambos lados de la ciudad de La Habana se encuentran dos crestas: Playa Baracoa y Rincón de Guanabo, en las cuales se han evaluado indicadores ecológicos desde el año 2005 hasta 2021. En el presente capítulo se integra la información de estos 17 años de estudio para ambas crestas, con el fin de responder: ¿Qué trayectoria muestran estos arrecifes? Considerando esto, se trazó el siguiente objetivo: Evaluar el cambio en los arrecifes de Playa Baracoa y Rincón de Guanabo durante los últimos 17 años.

2.2 Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se desarrolló en la región noroccidental de Cuba en los arrecifes de Playa Baracoa (PB) (23°03'20" N y 82°33'10" W) ubicado en el sublitoral de la provincia de Artemisa y en el arrecife de Rincón de Guanabo (RG), en el sublitoral de la provincia de La Habana (23°10'23,63" N y 82°05'57,46" W) (Fig.1).



Figura 1. Ubicación de las áreas de estudio. (A) Mapa de Cuba mostrando la ubicación aproximada de (B) Playa Baracoa y (C) Rincón de Guanabo. Para cada arrecife se muestran las seis estaciones de estudio (E1-E6). Map data©2023 Google Earth, Image Landsat/Copernicus, Data SIO, NOAA, U.S. Navy, NGA, GEBCO; Image©2023 Airbus; Image©2023 Maxar Technologies.

Colecta de datos

Este estudio compara datos obtenidos desde el año 2005 hasta el 2021. En cada arrecife se evaluaron indicadores ecológicos tales como densidad de *A. palmata*, recubrimiento, tallas de las colonias, salud, además de la densidad y tallas de las especies de coral *P. astreoides* y *A. agaricites*, la cobertura bentónica y la densidad del erizo *D. antillarum*. En el año 2005 solo se evaluaron cuatro estaciones en Playa Baracoa, que fue el primer arrecife que se estudió. Posteriormente, se incluyeron para cada arrecife un total de seis estaciones, para poder abarcar la mayor variabilidad de las crestas. Cada una de las estaciones están separadas a una distancia de 100 a 150 m aproximadamente (Fig. 1 B y C). El tamaño de muestra para cada indicador ecológico varió entre los años de estudio (Tabla 1), debido al número de estaciones monitoreadas cada año y por razones logísticas. Por ejemplo, en Rincón de Guanabo para 2005, 2012 y 2013 no se evaluó la densidad ni el diámetro de *A. palmata*. Desde 2012 a 2021, la temperatura fue registrada cada 30 minutos por un sensor (HOBO), en ambas crestas.

La densidad de las colonias de coral y de *D. antillarum* se determinó mediante una modificación del transecto lineal definido por Loya (1972). Los corales y erizos fueron contados en el transecto de 10 m de largo y 1 m de ancho, además se anotó cuando las colonias de *A. palmata* mostraron signos de recubrimiento, que es cuando el tejido crece sobre esqueletos de *A. palmata* (Jordan-Dahlgren, 1992). La densidad (col. o ind. m⁻²) fue calculada como el número de corales o erizos dividido por 10 m².

Para el análisis de las tallas se midió el diámetro mayor (dm) y altura (h) de las colonias. En el caso de *A. palmata*, el dm se midió teniendo en cuenta las ramas más distales y para la h se identificó la rama más alta de la colonia y se midió la distancia vertical desde esta rama hasta el sustrato. De acuerdo con los criterios de Ruiz-Zárate y Arias-González (2004), Vermeij *et al.* (2004), Smith *et al.* (2005) y Moulding (2005), se establecieron las clases de talla, para *A. palmata* en reclutas (≤ 5 cm), juveniles ($> 5 \leq 10$ cm) y adultos (> 10 cm). Estos intervalos se tomaron teniendo en cuenta la tasa de crecimiento de la especie, que es de aproximadamente 10 cm/año (Bak *et al.*, 2009). A partir de los 10 cm de longitud, se decidió establecer rangos de tallas más detallados, para comprender mejor la estructura poblacional, estos fueron: $>10 \leq 20$ cm, $>20 \leq 30$ cm, $> 30 \leq 50$ cm, $> 50 \leq 100$ cm, $>100 \leq 200$ cm y > 200 cm. Para *A. agaricites* y *P. astreoides*, se incluyeron las categorías de reclutas (≤ 2 cm), juveniles medianos ($>2 \leq 5$ cm), juveniles grandes ($> 5 \leq 10$ cm) y adultos (> 10 cm) (Perera-Pérez *et al.*, 2012). Las clases de tallas se decidieron de acuerdo con la tasa de crecimiento de *A. agaricites* 0.2 a 0.7 cm año⁻¹ (Lange *et al.*, 2022) y *P. astreoides* de 0.1 a 1.8 cm año⁻¹ (Chornesky & Peters, 1987; Manzello *et al.*, 2015).

Para el análisis de la salud se tuvieron en cuenta las mismas colonias donde se evaluaron las tallas. Las afectaciones que se tuvieron en cuenta fueron: (1) enfermedades como manchas y banda blanca (esta última, se distingue por una banda blanca que divide el esqueleto muerto de los tejidos que se están desprendiendo. No se detecta blanqueamiento y generalmente comienza en la base y avanza hacia arriba (Goreau *et al.*, 1998), (2) blanqueamiento (los pólipos del coral están vivos, pero desprovistos de simbiontes, la colonia se muestra de color blanco o una coloración más pálida), (3) mortalidad antigua (área de la colonia que está muerta y es colonizada por otros organismos), (4) mortalidad reciente (área de la colonia que está muerta, pero el esqueleto no ha sido colonizado por otros organismos) y (5) presencia de organismos bioerosionadores como: poliquetos y esponjas. La prevalencia de afectaciones en las poblaciones de *A. palmata* en cada año se midió como la proporción entre el número de colonias afectadas sobre el total de colonias medidas cada año.

Dentro del mismo transecto de 10 m x 1 m se cuantificó la cobertura de corales y algas. La cobertura se calculó a partir de la cantidad de centímetros de cada categoría (coral, alga) por la distancia total del transecto (10 m). Para estimar la cobertura de coral, se consideraron todas las especies de coral presentes, por ejemplo, *Porites* spp., *A. agaricites*, *Pseudodiploria clivosa* (Dana, 1846) y *A. palmata*. En 2021, la categoría de algas se evaluó hasta grupos morfofuncionales siguiendo el criterio de Littler *et al.* (1983) en: rojas incrustantes, calcáreas articuladas, filamentosas, TAS (turf de algas asociado a sedimentos), turf (algas con una altura < 1 cm de altura), *Dictyota* y otras macroalgas. *Dictyota* fue separada de los grupos morfofuncionales porque tuvo mayor abundancia.

Análisis de datos

Para el análisis de los datos se utilizó estadística descriptiva e inferencial mediante el programa R, creado por R Core Team (2016, versión 4.0.5). Los supuestos de homogeneidad de varianza y normalidad se probaron mediante las pruebas de Levene y Shapiro-Wilk, respectivamente (paquete nortest v.1.0-4 (Gross & Ligges, 2015)). Cuando los datos no se ajustaron a una distribución normal fueron transformados a raíz cuadrada, si las premisas se cumplían se realizaron pruebas paramétricas. Si después de la transformación de los datos no se ajustaban a una distribución normal, se analizó a qué distribución estadística pertenecían. Para evaluar los cambios temporales en la densidad de *A. palmata*, la talla y la densidad de *Diadema* se usó un modelo lineal generalizado. Cuando las diferencias entre años fueron significativas, se utilizó la prueba de comparaciones múltiples de Dunn (no paramétricas) con los paquetes PMCMR (Pohlert, 2014) y DescTools (Signorell *et al.*, 2019) o la prueba de Tukey (paramétricas). Las

diferencias en la cobertura bentónica y entre los dos arrecifes se analizó con la prueba U Mann Whitney, ya que los datos no se ajustaron a una distribución normal. El efecto de *D. antillarum* sobre la abundancia de macroalgas se probó con un modelo lineal generalizado (regresión beta) (paquete R betareg, (Grün *et al.*, 2012). Los datos se presentan como media \pm desviación estándar (DE), a menos que se indique lo contrario.

Tabla 1. Tamaño de muestra por indicadores/variables a través de los años y sitios. La unidad de muestreo para la densidad de *A. palmata*, *A. agaricites*, *P. astreoides* y *D. antillarum* es el transecto de banda (10 m²), el cubrimiento bentónico es el transecto lineal (10 m) y en el caso de la talla y salud es la colonia de coral.

Sitio	Variable	Año	Tamaño de muestra
Playa Baracoa	Densidad de <i>A. palmata</i>	2005	40
		2008	60
		2012	50
		2013	50
		2015	60
		2017	60
		2021	60
Rincón de Guanabo	Densidad de <i>A. palmata</i>	2008	60
		2015	60
		2017	60
		2021	60
Playa Baracoa	diámetro/altura de <i>A. palmata</i>	2005	280
		2006	456
		2012	192
		2013	437
		2015	612
		2021	623
Rincón de Guanabo	diámetro/altura de <i>A. palmata</i>	2006	456
		2015	600
		2021	738
Playa Baracoa	Salud de <i>A. palmata</i>	2005	280
		2006	456
		2012	192
		2013	437
		2015	612
		2016	600
		2017	742
		2021	623
Rincón de Guanabo	Salud de <i>A. palmata</i>	2006	456
		2015	600
		2016	600
		2017	1442
		2021	738
Playa Baracoa	Densidad de <i>A. agaricites</i>	2005	40
		2006	60
		2021	60
Playa Baracoa	diámetro/altura de <i>A. agaricites</i>	2005	244
		2006	147
		2021	599
Playa Baracoa	Densidad de <i>P. astreoides</i>	2005	40
		2006	60
		2021	60
Playa Baracoa	diámetro/altura de <i>P. astreoides</i>	2005	436
		2006	147
		2021	961
Playa Baracoa	Cobertura bentónica	2015	60
		2021	60
Rincón de Guanabo	Cobertura bentónica	2015	60
		2021	60
Playa Baracoa	Densidad de <i>D. antillarum</i>	2005	40
		2008	60
		2015	60
		2021	60
Rincón de Guanabo	Densidad de <i>D. antillarum</i>	2008	60
		2015	60
		2021	60

2.3 Resultados

Cambios en las poblaciones de A. palmata

La densidad media de colonias de *A. palmata* mostró de forma general una tendencia negativa en ambos arrecifes entre 2005 a 2021. Para Playa Baracoa, la densidad presentó fluctuaciones temporales desde 2005 (1.8 ± 0.2 col. m^{-2} (media \pm DE)), la cual disminuyó significativamente ($p < 0.001$) a casi cinco veces para 2012 (0.4 ± 0.06 col. m^{-2}) (Fig. 2). A partir de 2013 hubo una tendencia al aumento ($p = 0.01$) respecto a 2012, con valores medios de 0.9 ± 0.8 col. m^{-2} . Esto fue seguido por una disminución ($p < 0.001$) a 0.2 ± 0.05 col. m^{-2} en 2021. En Rincón de Guanabo la densidad media para 2008, 2015 y 2017 fue similar, con un rango entre 2.3 a 2.7 col. m^{-2} . Sin embargo, hubo un declive ($p < 0.001$) a casi la mitad para 2021 (1.03 ± 0.1 col. m^{-2}) respecto a 2017 (Fig. 2, Tabla 2). Estos arrecifes presentaron diferencias significativas entre años ($p < 0.001$), pero también entre ellos (en la comparación se incluyen los años (2008, 2015, 2017, 2021) donde hay datos para ambos arrecifes; $W = 16180$, $p < 0.001$).

En Playa Baracoa, para 2012 la densidad de colonias recapando fue de 0.1 ± 0.3 col. m^{-2} y aumentó a 0.3 ± 0.4 col. m^{-2} para el 2013. De 2015 a 2017 disminuyó a 0.2 ± 0.4 col. m^{-2} y para 2021 el recubrimiento descendió a 0.1 ± 0.3 col. m^{-2} . La densidad de recubrimiento en Rincón de Guanabo en 2015 fue de 0.2 ± 0.3 col. m^{-2} , en 2017 de 0.3 ± 0.5 col. m^{-2} y para 2021 se evidenció un aumento de 0.7 ± 0.9 col. m^{-2} , siendo el valor más alto documentado durante el estudio para ambos arrecifes.

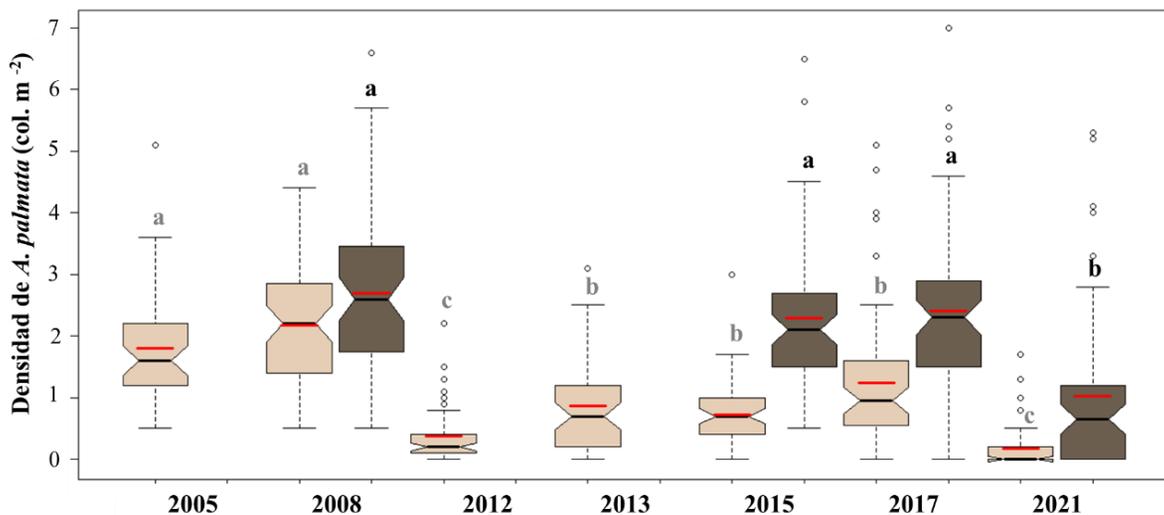


Figura 2. Densidad de las poblaciones de *A. palmata* en los arrecifes de estudio (PB, gris claro y RG, gris oscuro). La línea negra horizontal dentro de la caja representa la mediana y la línea roja el valor promedio. Las letras encima de las cajas indican similitudes y diferencias significativas (prueba de Dunn) entre años para cada arrecife.

En ambos arrecifes se evidenció una relación entre el diámetro y la altura de las colonias, con un coeficiente de determinación alto (PB: $R^2= 0.8$, $p < 0.001$, RG: $R^2= 0.7$, $p < 0.001$). La talla media de las colonias en los dos arrecifes disminuyó en el tiempo. El coeficiente de correlación de Spearman de la comparación entre años para Playa Baracoa fue de -0.1 para el diámetro, y de -0.2 para la altura. Mientras que para Rincón de Guanabo fue de -0.2 para el diámetro y de -0.4 para la altura de las colonias. En ambos arrecifes tanto para el diámetro mayor como la altura ($p < 0.001$) se presentaron diferencias significativas entre años. En Playa Baracoa el diámetro medio de las colonias fue mayor (69 ± 83 cm) en 2012, ocurriendo una disminución ($p = 0.0002$) de la talla a la mitad (34 ± 45.3 cm) para 2013. Del mismo modo ocurrió para la altura de 2012 (26 ± 30 cm) a 2013 (11 ± 16 cm) que disminuyó aproximadamente 2.3 veces. En el arrecife de Rincón de Guanabo ocurrió una disminución a la mitad en las tallas de 2015 a 2021. El diámetro medio cambió ($p < 0.001$) de 44.3 ± 56.4 cm en 2015 a 21.6 ± 26.7 cm en 2021 y la altura fue de 17.4 ± 28 cm en 2015 a 6.2 ± 11.8 cm para 2021 (Fig.3, Tabla 2).

Tabla 2. Variación temporal de la densidad media (\pm DE) y de parámetros de distribución de tallas para las poblaciones de *A. palmata* durante los años de estudios en Playa Baracoa (PB) y Rincón de Guanabo (RG). El sesgo y curtosis fueron analizados solamente para los datos del diámetro de las colonias.

Sitio	Año	Densidad (col. m ⁻²)	Diámetro (cm)	Altura (cm)	Sesgo	Curtosis
PB	2005	1.8 ± 0.2	60.6 ± 82.6	21.4 ± 26.4	1.7	2.1
	2006	-	41.1 ± 42.6	22.2 ± 21.4	1.8	3.4
	2008	2.2 ± 0.9	-	-	-	-
	2012	0.4 ± 0.1	69 ± 83	26 ± 3	1.6	2.3
	2013	0.9 ± 0.8	34 ± 45.3	11 ± 16	3.2	11.9
	2015	0.7 ± 0.5	30.1 ± 34.3	9.6 ± 15	3.3	18.3
	2017	1.2 ± 1.1	-	-	-	-
	2021	0.2 ± 0.1	29.5 ± 33.1	9.8 ± 14.2	3.5	20
RG	2006	-	35.3 ± 38.4	18.1 ± 18.6	2.6	8.6
	2008	2.7 ± 1.3	-	-	-	-
	2015	2.3 ± 1.2	44.3 ± 56.4	17.4 ± 28	2.2	4.9
	2017	2.4 ± 1.4	-	-	-	-
	2021	1.03 ± 1.1	21.6 ± 26.7	6.2 ± 11.8	3.4	14.7

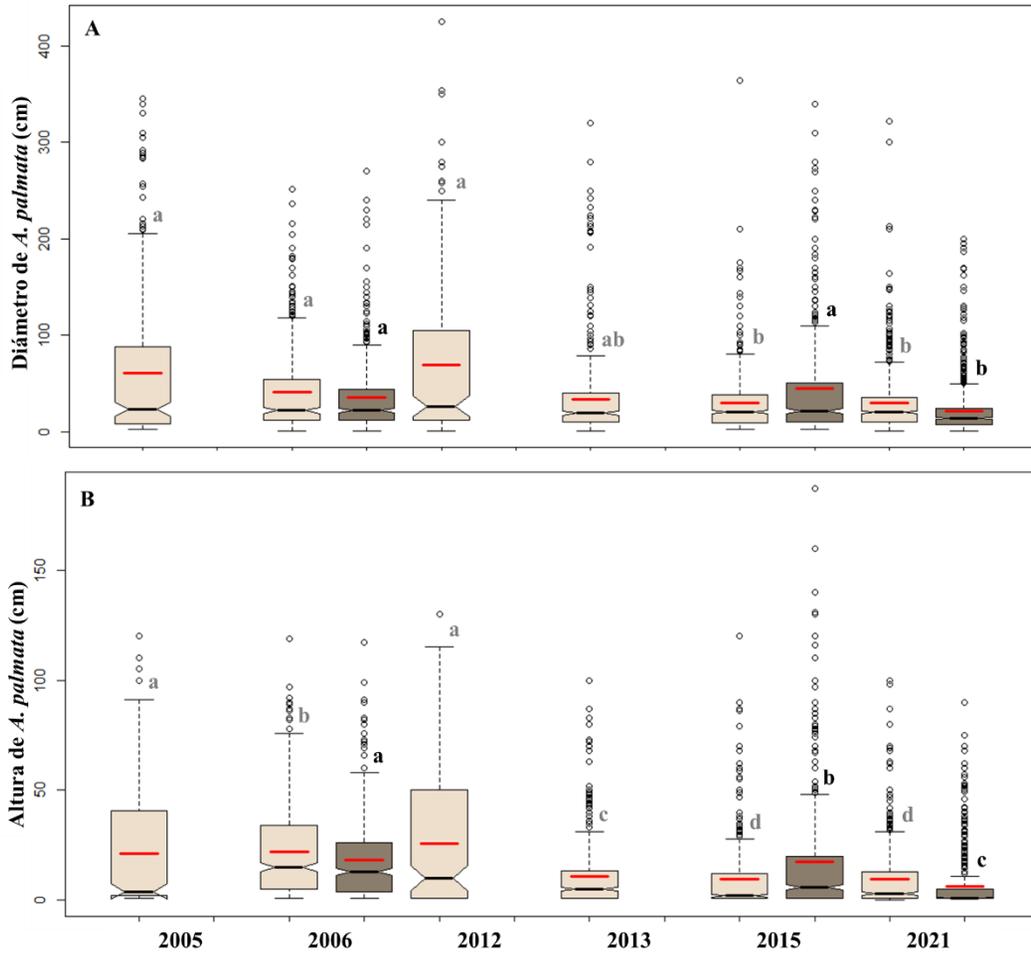


Figura 3. Variación del (A) diámetro y (B) altura de las poblaciones de *A. palmata* en los arrecifes de estudio (PB, gris claro, y RG, gris oscuro). La línea negra horizontal dentro de la caja representa la mediana y la línea roja el valor promedio. Las letras encima de las cajas indican similitudes y diferencias significativas (prueba de Dunn) entre años para cada arrecife.

La frecuencia de distribución del diámetro de las colonias siguió un patrón asimétrico. En Playa Baracoa a partir de 2013 se registró un aumento en las colonias ≤ 30 cm de diámetro y una disminución de colonias con tallas mayores a los 50 cm. En Rincón de Guanabo, se muestra también un desplazamiento en el tiempo a tallas menores a los 15 cm de diámetro (Tabla 2, Fig. 4).

Factores que inciden en el éxito de la restauración de *Acropora palmata* en arrecifes de Cuba

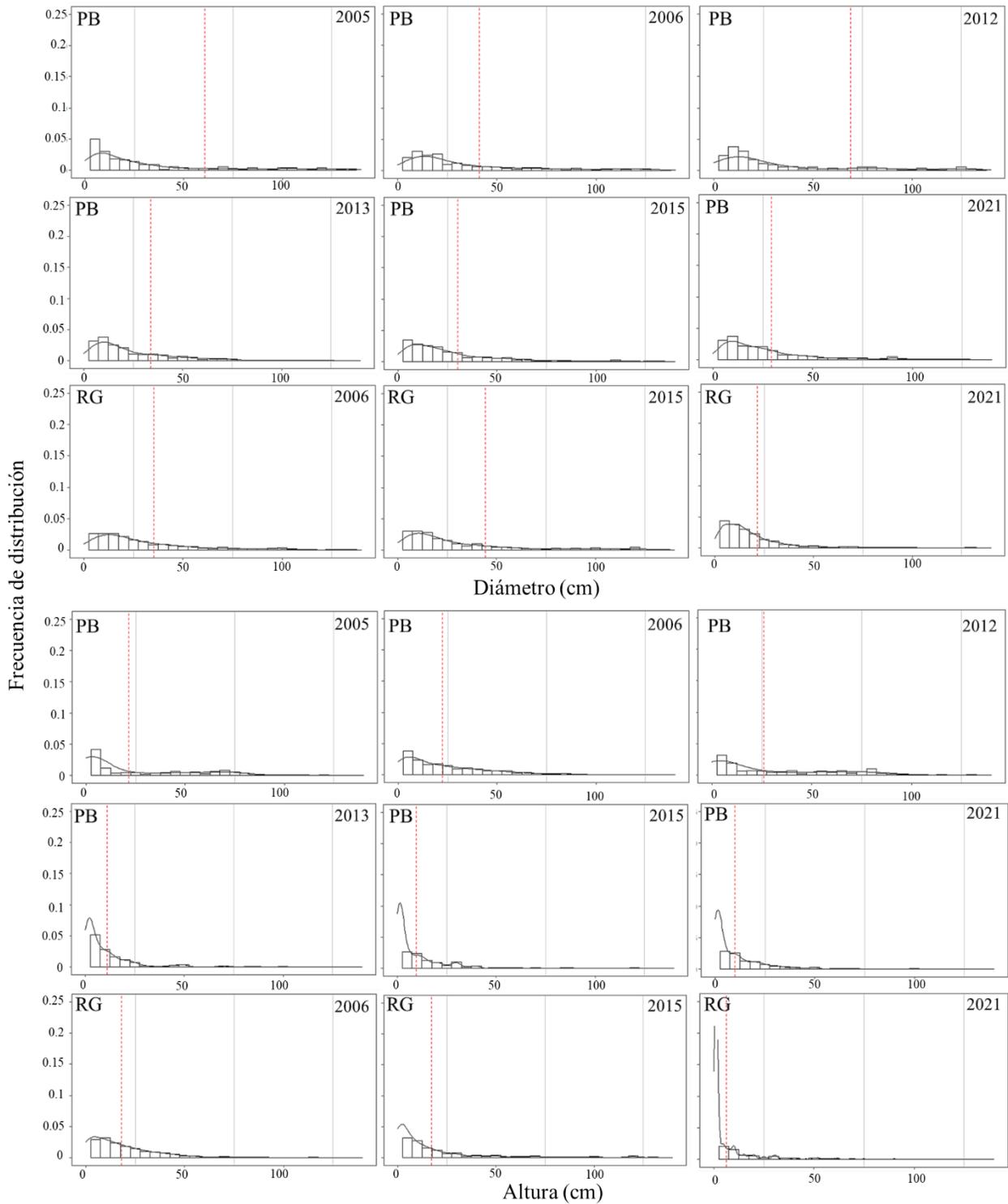


Figura 4. Frecuencia de distribución del diámetro y altura de las colonias de *A. palmata* para Playa Baracoa (PB) y Rincón de Guanabo (RG) durante el período de estudio (2005 a 2021). El intervalo de clase es de 5 cm en correspondencia con la tasa de crecimiento (5 a 10 cm/año). La línea roja vertical representa la media estandarizada de la talla para cada año.

En Playa Baracoa de 2005 a 2006 se registró una disminución de 2.6 veces en la abundancia relativa de reclutas (colonias ≤ 5 cm), pasando de 11.4 % a 4.4 %. Desde 2012 a 2021 los reclutas aumentaron de 8.1 a 12.6 %, respectivamente. La abundancia de colonias juveniles ($> 5 - \leq 10$ cm) estuvo en un rango entre 14.6 a 20.7% durante los años de estudio. Por otra parte, las colonias adultas (> 10 cm) fueron las que predominaron. En el caso de colonias con tallas entre 10 a 100 cm, la abundancia osciló de 45 a 67.7 % y las colonias ≥ 100 cm disminuyeron su abundancia en el tiempo, con 22.9 % en 2012 a 3.7 % en 2021. En Rincón de Guanabo el reclutamiento aumentó más del doble de 2006 a 2021, desde 8.8 % a 19.4 %. La abundancia de colonias juveniles presentó valores desde 14 a 18 % durante el tiempo de estudio. Mientras que las colonias adultas, de los 10 a 100 cm presentaron valores entre 70.8 % en 2006 a 60 % para 2015 y 2021. Por otra parte, las colonias > 100 cm fueron las más escasas y con una tendencia a disminuir, con 6.4 % en 2006 a 2.3 % en 2021 (Tabla 3).

Tabla 3. Abundancia relativa por clases de tallas de acuerdo con el diámetro (cm) de las colonias de *A. palmata* en Playa Baracoa (PB) y Rincón de Guanabo (RG).

Sitio	Año	Abundancia relativa (%)			
		≤ 5	$> 5 \leq 10$	$> 10 \leq 100$	> 100
PB	2005	11.4	20.7	45	22.9
	2006	4.4	16.7	67.3	11.6
	2012	8.1	14.6	51.4	26
	2013	11.3	18.8	63.9	6
	2015	12.6	17	65.5	5
	2021	9.8	18.8	67.7	3.7
RG	2006	8.8	14	70.8	6.4
	2015	10.3	16.8	60.2	12.7
	2021	19.4	18	60.3	2.3

De forma general las colonias de *A. palmata* que se mantuvieron vivas durante el período de estudio mostraron signos de buena salud, con un promedio de 70 % de colonias saludables. La mayor abundancia de colonias saludables se presentó en 2012 (96 %) en Playa Baracoa y en 2006 (85 %) en Rincón de Guanabo. Las enfermedades como viruela o banda blanca fueron registradas solo en Playa Baracoa, afectando menos del 1% de las colonias. En Playa Baracoa desde 2005 a 2013, la mortalidad antigua predominó y se presentó en el 32 % de las colonias. En Rincón de Guanabo para 2006 se mostró la mayor prevalencia de dicha afectación, presente en un 11% de las colonias. Para ambos arrecifes, la

mayoría de las colonias tuvo hasta un 20 % de área muerta, mientras que se registraron menos colonias que presentaran más del 50 % de su área con mortalidad antigua o reciente (Tabla 4). En Playa Baracoa la mortalidad reciente fue mayor (11 % de las colonias) en 2012 y disminuyó hasta 2016 en un 3%. En 2017 se observó un pico, mostrando un aumento del 6%, pero para 2021 decreció a 0.5 %. En Rincón de Guanabo de 2006 a 2017, hubo un incremento de 1.3 a 5 % de colonias con dicha afectación y en 2021 disminuyó a 0.8 %. La presencia de organismos bioerosionadores tales como: esponjas y/o poliquetos dominó en Playa Baracoa de 2015 a 2021, con un 20 % de colonias afectadas. En Rincón de Guanabo, afectó al 14% de las colonias después de 2006. La prevalencia de blanqueamiento mostró una tendencia similar en ambos arrecifes. En 2015 esta afectación incrementó, afectando el 4% y 8% de las colonias en Playa Baracoa y Rincón de Guanabo, respectivamente, y para 2016 se encontró un 18 % de colonias blanqueadas en las dos crestas. Las colonias blanqueadas disminuyeron desde 2017 a 2021 en ambos arrecifes, con un 2% para el último año de estudio (Fig. 5).

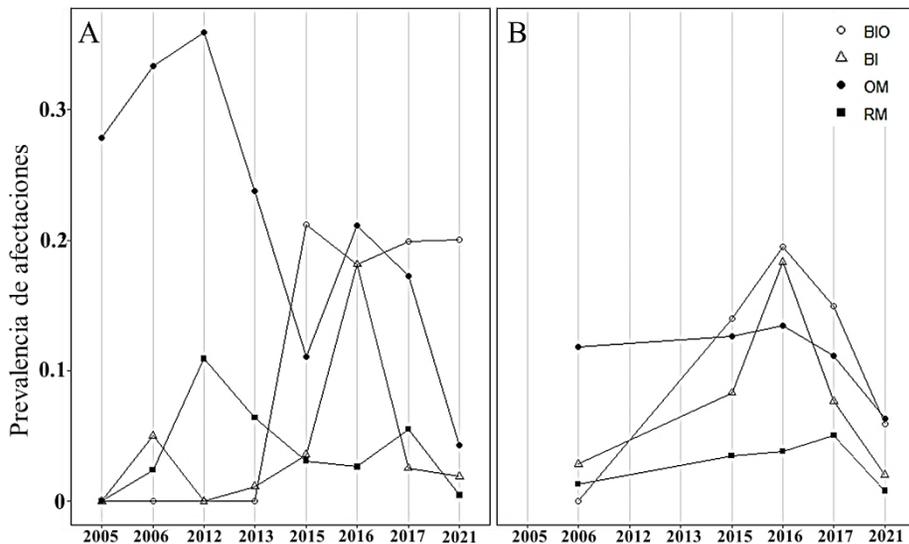


Figura 5. Prevalencia de afectaciones en las poblaciones de *A. palmata* en Playa Baracoa (PB) y Rincón de Guanabo (RG). BIO: presencia de organismos bioerosionadores, BI: blanqueamiento, OM: mortalidad antigua, RM: mortalidad reciente.

Tabla 4. Abundancia relativa por intervalos de área en las colonias de *A. palmata* afectadas con mortalidad antigua (MA) y reciente (MR) en Playa Baracoa (PB) y Rincón de Guanabo (RG) durante los años de estudio.

Sitio	Año	Abundancia relativa (%)					
		MA			MR		
		≤ 20	>20 ≤ 50	> 50 ≤ 100	≤ 20	>20 ≤ 50	> 50 ≤ 100
PB	2005	9.6	12.1	6.1	0	0	0
	2006	22.4	8.8	2.2	2	0.2	0.2
	2012	7.8	12.5	16.1	9.4	0.5	1
	2013	16.9	5.5	1.4	4.3	2.1	0
	2015	8.7	1.5	0.2	0.2	0.8	0
	2016	11	7	3.2	1.8	0.7	0.2
	2017	10.6	4.6	2	4.2	0.8	0.5
2021	2.2	1.4	0.6	0.5	0	0	
RG	2006	8.3	2.4	1.1	0.7	0.4	0.2
	2015	8.8	3.5	0.3	3.3	0	0.2
	2016	7.8	4.5	1.2	1.8	1	0.7
	2017	5.3	3	2.8	3.3	0.8	1
	2021	3	2.8	0.5	0.4	0.3	0.1

Cambios en las especies de corales generalistas

En Playa Baracoa las especies *A. agaricites* y *P. astreoides* mostraron una tendencia a disminuir su densidad de 2005 a 2006, con una recuperación para el año 2021 para ambas especies (Fig. 6). En este arrecife se presentaron diferencias significativas entre años para cada especie ($p < 0.001$). En el caso de *A. agaricites* de 2005 a 2006 su densidad disminuyó casi seis veces, de 1.5 ± 0.8 col. m^{-2} a 0.2 ± 0.2 col. m^{-2} y para el año 2021 la densidad registrada fue de 0.5 ± 0.5 col. m^{-2} . La especie *P. astreoides* disminuyó aproximadamente tres veces su densidad de 2005 a 2006, de 1.4 ± 0.8 col. m^{-2} a 0.4 ± 0.3 col. m^{-2} , pero en 2021 el valor registrado (1.3 ± 0.1 col. m^{-2}) mostró signos de recuperación.

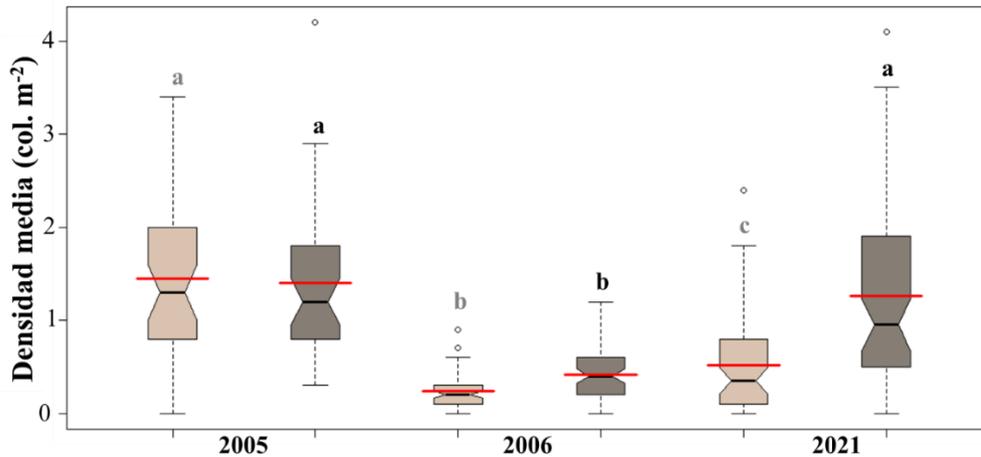


Figura 6. Densidad de *A. agaricites* (gris claro) y *P. astreoides* (gris oscuro) en el arrecife de Playa Baracoa. La línea negra horizontal dentro de la caja representa la media, y la línea roja el valor promedio. Las letras encima de las cajas indican similitudes y diferencias significativas entre años para cada especie.

El diámetro y la altura de las colonias de *A. agaricites* ($R^2= 0.3$) y *P. astreoides* ($R^2= 0.4$) presentaron un coeficiente bajo de determinación, aunque la relación entre ambas variables fue estadísticamente significativa ($p < 0.001$). Para ambas especies se presentó un aumento del diámetro y la altura media de 2005 a 2006. Sin embargo, en el 2021 las tallas de estas dos poblaciones presentaron una tendencia a disminuir. Para *A. agaricites* y *P. atreoides* el coeficiente de correlación de Spearman fue 0.03 y 0.06 para el diámetro, y de -0.6 y -0.5 para la altura, respectivamente. El diámetro medio de 2005 a 2006 para *A. agaricites* incrementó de 6.8 ± 5 a 11.5 ± 7.2 cm y de *P. astreoides* de 6.5 ± 5.6 a 9.1 ± 6.5 cm. En cambio, para 2021 el diámetro de *A. agaricites* disminuyó a 8.2 ± 6.3 cm, de la misma manera ocurrió con *P. astreoides* que presentó valores similares (6.6 ± 4.5 cm) a los reportados en 2005 (Tabla 5).

Tabla 5. Valores medios (\pm DE) de las variables evaluadas para *A. agaricites* y *P. astreoides* durante los años de estudios en Playa Baracoa.

Año	<i>A. agaricites</i>			<i>P. astreoides</i>		
	Densidad (col. m ⁻²)	Diámetro (cm)	Altura (cm)	Densidad (col. m ⁻²)	Diámetro (cm)	Altura (cm)
2005	1.5 ± 0.8	6.8 ± 5	4.9 ± 3.1	1.4 ± 0.8	6.5 ± 5.6	3.9 ± 3.8
2006	0.2 ± 0.2	11.5 ± 7.2	6.1 ± 4.6	0.4 ± 0.3	9.1 ± 6.5	4.7 ± 4.2
2021	0.5 ± 0.5	8.2 ± 6.3	1.7 ± 1.9	1.3 ± 0.1	6.6 ± 4.5	1.5 ± 1.2

La frecuencia de distribución de tallas de *A. agaricites* y *P. astreoides* mostró un patrón asimétrico. Para ambas especies, en 2005 y 2021 las colonias que predominaron fueron las ≤ 4 cm de diámetro y altura. Mientras que en 2006 se muestra un aumento de colonias con tallas superiores a los 10 cm de diámetro (Fig. 7 y 8, Tabla 6).

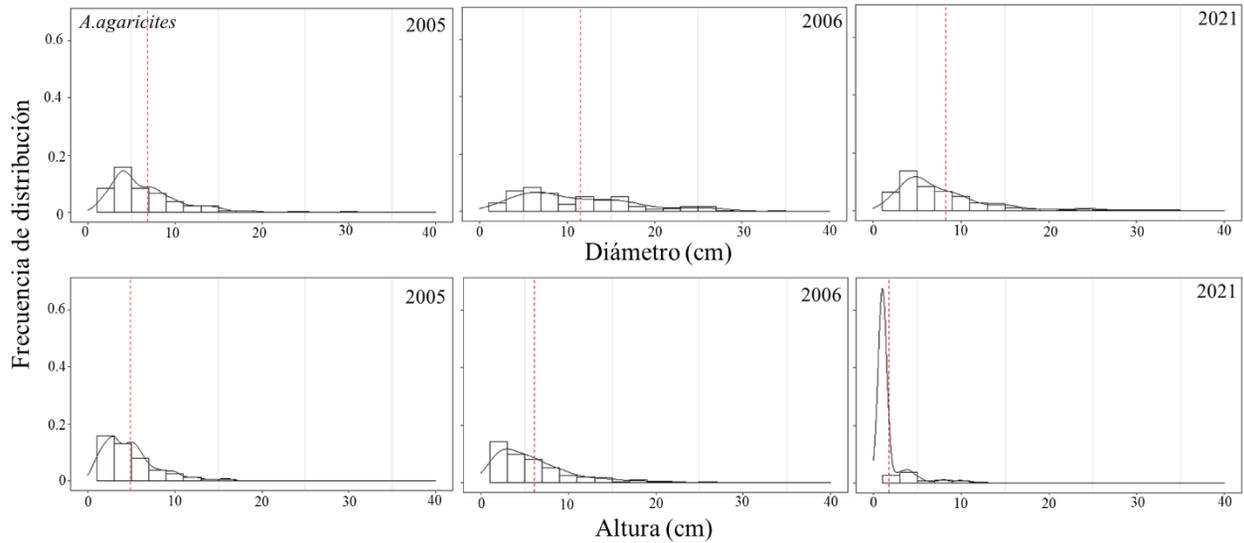


Figura 7. Frecuencia de distribución de tallas de las colonias de *A. agaricites* en Playa Baracoa durante el período de estudio. El intervalo de clase es de 2 cm en correspondencia con la tasa de crecimiento (cm/año) de la especie. La línea roja vertical representa la media estandarizada de la talla para cada año.

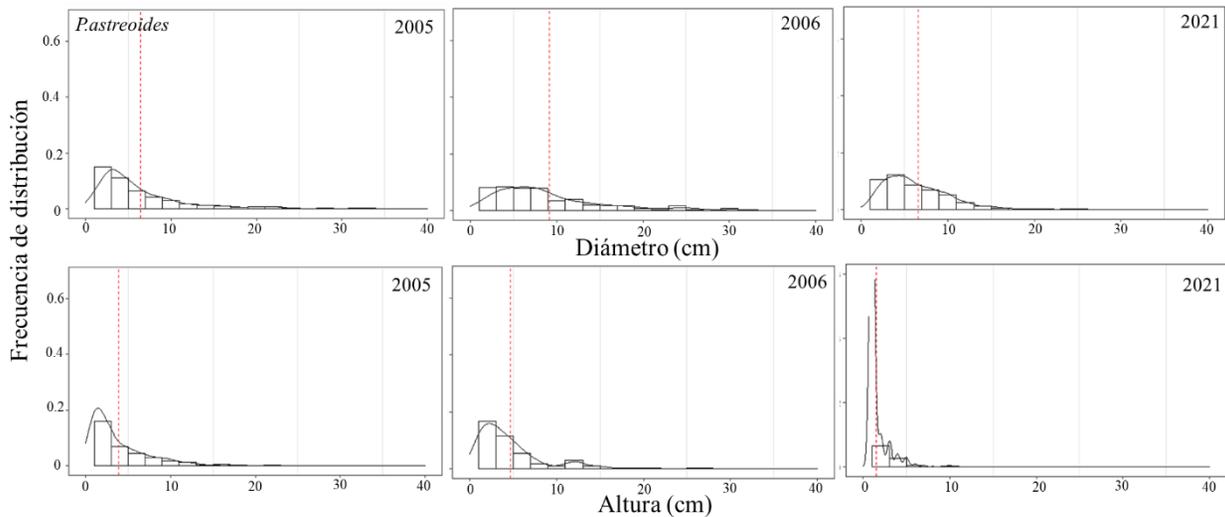


Figura 8. Frecuencia de distribución de tallas de las colonias de *P. astreoides* en Playa Baracoa durante el período de estudio. El intervalo de clase es de 2 cm en correspondencia con la tasa de crecimiento (cm/año) de la especie. La línea roja vertical representa la media estandarizada de la talla para cada año.

Tabla 6. Parámetros de distribución de tallas para cada año de estudio para las especies *A. agaricites* y *P. astreoides*. El sesgo y curtosis fueron analizados solamente para los datos del diámetro de las colonias.

Especie	Año	Sesgo	Curtosis
<i>A. agaricites</i>	2005	3.6	23.6
	2006	1.1	1.2
	2021	2.8	11.8
<i>P. astreoides</i>	2005	2.1	5.1
	2006	1.4	1.6
	2021	3.2	28

En 2005 la población de *A. agaricites* se caracterizó por presentar un número mayor de colonias juveniles. Los juveniles de talla mediana ($> 2 - \leq 5$ cm) representaron el 41 % y los de talla grande ($> 5 - \leq 10$ cm) el 35.3 %. Para 2006 los reclutas disminuyeron casi cinco veces respecto a 2005 y la abundancia de colonias adultas predominó con 46.3 % de las colonias. En 2021 las colonias juveniles fueron las que predominaron con más del 34 %. En el caso de *P. astreoides*, se observó un patrón similar al de *A. agaricites* en cuanto a la dinámica de sus poblaciones. En el 2005, la mayor abundancia de colonias fueron juveniles medianos (42.4 %) y grandes (25.9 %). Para el 2006 el reclutamiento disminuyó a la mitad respecto a 2005. En 2021 se evidenció un aumento del reclutamiento con 12 % colonias ≤ 2 cm de diámetro. Por otra parte, las colonias juveniles (medianos: 36.3 % y grandes: 38.7 %) fueron las predominantes este año. Mientras que el número de colonias adultas disminuyó respecto a 2006, representando el 13 % (Tabla 7).

Tabla 7. Abundancia relativa (%) por clases de tallas de acuerdo al diámetro (cm) de las colonias de *A. agaricites* y *P. astreoides* en Playa Baracoa.

Especie	Año	≤ 2	$> 2 \leq 5$	$> 5 \leq 10$	> 10
<i>A. agaricites</i>	2005	9.4	41	35.3	14.3
	2006	2	19	32.7	46.3
	2021	7	34.2	38.4	20.4
<i>P. astreoides</i>	2005	17	42.4	25.9	14.7
	2006	6.8	28	37.4	28
	2021	12	36.3	38.7	13

Tendencia en la cobertura de corales y algas

En ambos arrecifes, la cobertura coralina disminuyó casi a la mitad de 2015 a 2021, desde 15 % a 8.6 % en Playa Baracoa y de 27.5 % a 16.8 % en Rincón de Guanabo, con diferencias significativas entre

años (PB: $W = 2740.5$, RG: $W = 2737$, $p < 0.001$). Este último arrecife mantuvo durante los dos años de estudio valores superiores de cobertura coralina que el de Playa Baracoa. Al contrario de la cobertura de coral, la de algas aumentó desde 2015 a 2021 en los dos arrecifes. En Playa Baracoa aproximadamente el doble (44.5 % a 87.1%) y casi cuatro veces en Rincón de Guanabo (22.3 % a 77.2%) (Fig. 9), con diferencias significativas para cada arrecife (PB: $W = 43.5$, RG: $W = 47.5$, $p < 0.001$) entre años. En 2021 para Playa Baracoa se obtuvo que el sustrato estaba cubierto por: 14 % de algas rojas incrustantes, 8 % de calcáreas articuladas (principalmente *Amphiroa*, *Jania* y *Halimeda*), 7 % de *Dictyota*, 3 % de algas filamentosas, 16% de TAS, 14 % de turf y 20 % de otras macroalgas. En Rincón de Guanabo, el bento presentó un 33 % de algas rojas incrustantes, 6% de calcáreas articuladas, 17 % de *Dictyota*, 7 % de algas filamentosas, 9 % de TAS, 8% de turf y 5 % de otras macroalgas.

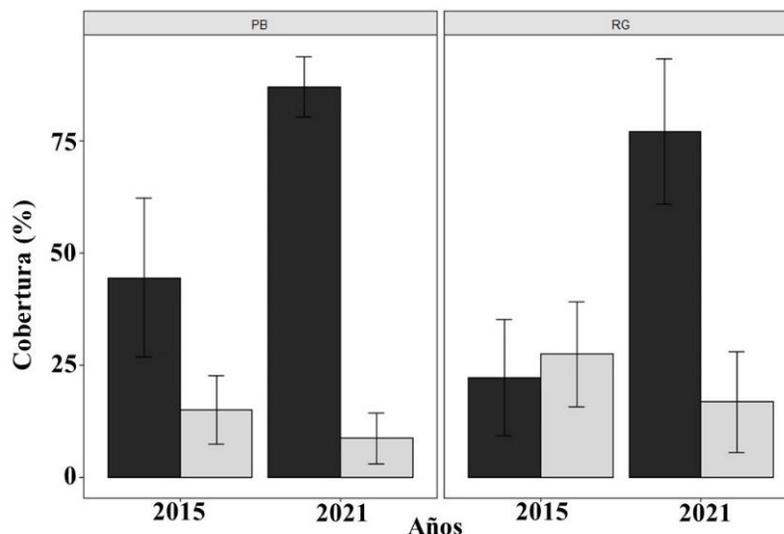


Figura 9. Cobertura de algas (gris oscuro) y corales (gris claro) para Playa Baracoa y Rincón de Guanabo. Se representa la media \pm DE.

Cambios en la densidad del erizo *D. antillarum*

La densidad de *D. antillarum* varió entre años para cada arrecife ($p < 0.001$). En Playa Baracoa, se registraron los valores mayores en 2005, con 2.8 ± 1.3 ind. m^{-2} . La densidad declinó 1.6 veces para el año 2008 (1.7 ± 0.7 ind. m^{-2}) y se mantuvo sin variaciones significativas ($p = 0.06$) hasta 2021 (1.9 ± 1.4 ind. m^{-2}). En Rincón de Guanabo los primeros registros de densidad de erizos fueron para el año 2008, con 0.1 ± 0.3 ind. m^{-2} . La densidad en este arrecife disminuyó ($p=0.01$) a 0.003 ± 0.02 ind. m^{-2} en 2015 y se observó una tendencia de recuperación para 2021 ($p=0.0001$) a 0.03 ± 0.07 ind. m^{-2} . Entre ambos arrecifes, se muestran diferencias significativas ($p < 0.001$, se incluyen los datos de los años 2008, 2015 y 2021),

con mayores valores medios en Playa Baracoa (1.7 ± 1.1 ind. m^{-2}) respecto a Rincón de Guanabo (0.06 ± 0.2 ind. m^{-2}) (Fig. 10). Para Playa Baracoa, no se encontró un efecto significativo ($p=0.5$) de *D. antillarum* sobre la cobertura de algas. Los resultados mostraron que tanto para densidades bajas o altas del erizo, la abundancia de macroalgas se mantuvo con valores $\geq 50\%$.

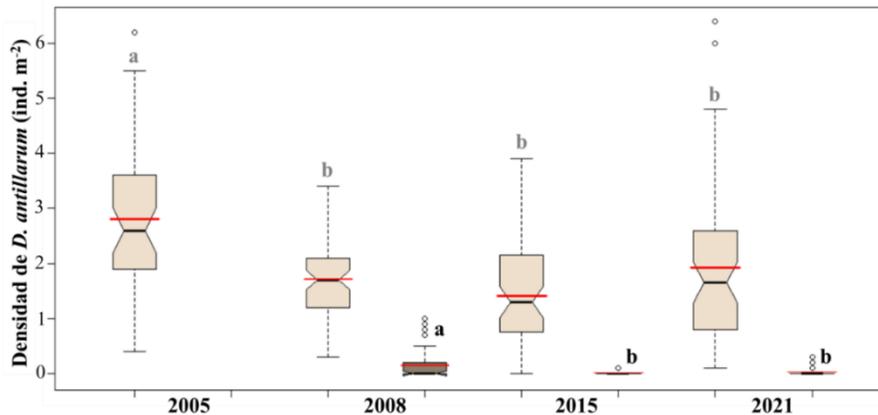


Figura 10. Densidad de *D. antillarum* en los arrecifes de Playa Baracoa (gris claro) y Rincón de Guanabo (gris oscuro) durante el período de estudio. La línea negra horizontal dentro de la caja representa la mediana y la línea roja el valor promedio. Las letras encima de las cajas indican similitudes y diferencias significativas (PB: prueba de Tukey y RG: prueba de Dunn) entre años para cada arrecife.

Desde 2012 hasta 2021, se registraron temperaturas altas en los arrecifes de Playa Baracoa y Rincón de Guanabo, con una media entre 28°C y 29°C. Para ambos arrecifes en 2016, se registró una temperatura máxima de 32 °C y la temperatura máxima más alta se documentó en 2018 con 35°C (Tabla 8).

Tabla 8. Temperatura media (\pm Desviación estándar (DE), valores mínimo y máximo) en los sitios de estudio (PB: Playa Baracoa y RG: Rincón de Guanabo).

Sitio	Año	Media \pm DE	Rango (min, max)
PB	2012	28.2 \pm 0.8	26.3, 29.6
	2313	27.7 \pm 1.4	20.1, 30
	2015	28.7 \pm 1.7	24.8, 31.8
	2016	28.1 \pm 1.7	23.9, 32.1
	2017	27.7 \pm 1.4	24.4, 31.6
	2018	27.5 \pm 1.7	22.7, 33.5
	2019	28.9 \pm 1.7	25, 33.2
	2020	27.7 \pm 1.2	24.6, 31.3
	2021	28.9 \pm 1.1	25.1, 35.4
RG	2015	29.1 \pm 1	26.4, 31.2
	2016	28 \pm 1.6	24.4, 31.5
	2017	28.3 \pm 1.3	24.5, 31.7
	2018	28.2 \pm 1.8	24, 35
	2019	27.9 \pm 2.2	24.8, 34.3
	2021	28 \pm 1.5	24.7, 30.9

2.4 Discusión

En esta investigación se evidenció que en las crestas de Playa Baracoa y Rincón de Guanabo, la densidad de las poblaciones de *A. palmata*, *A. agaricites*, *P. astreoides* y *D. antillarum* fluctuaron en el tiempo. Además, la cobertura de corales disminuyó y la de algas aumentó durante el período de 17 años. A pesar del declive de *A. palmata* en los sitios de estudio, las densidades registradas en ambos arrecifes fueron mayores que las encontradas para otras regiones del Caribe e incluso otras crestas de Cuba. Por ejemplo, en los cayos de la Florida los valores reportados han sido de 0.1 col. m⁻² (Miller *et al.*, 2008), en Veracruz y Banco Chinchorro, México de 0.3 y 0.4 col. m⁻², respectivamente (Vega-Zepeda *et al.*, 2007; Larson *et al.*, 2014), en St. John y St. Croix, US Islas Vírgenes de 0.04 y 0.02 col. m⁻², respectivamente (Mayor *et al.*, 2006; Muller *et al.* 2014) y en Los Roques, Venezuela hasta 0.1 col. 100 m⁻² (Croquer *et al.*, 2016). Aunque, la densidad de *A. palmata* registrada en 2008 en Playa Baracoa y hasta 2017 en Rincón de Guanabo fue similar a la del arrecife de Limones en México de 2.3 col. m⁻², el cual es considerado un sitio de referencia dentro del arrecife mesoamericano (Rodríguez-Martínez *et al.*, 2014). Para Cuba, de acuerdo con Caballero-Aragón *et al.* (2020) la densidad media de *A. palmata* es de 1 col. 10 m⁻¹, con sitios que presentan valores máximos de hasta 13 col. 10 m⁻¹. Estos autores no incluyeron las poblaciones de

Playa Baracoa ni de Rincón de Guanabo, pero es importante señalar que durante algunos años las densidades en los arrecifes de este estudio fueron casi el doble de las mayores reportadas por Caballero-Aragón *et al.* (2020).

La densidad de *A. palmata* en Playa Baracoa disminuyó dos veces durante el período de estudio, probablemente por el daño causado por huracanes. La primera disminución ocurrió entre 2008 y 2012 coincidiendo con los huracanes Gustav (categoría 4) e Ike (categoría 1) y las tormentas tropicales Dolly y Paula. La segunda disminución se registró entre 2017 y 2021. Durante este período hubo también un decremento en la densidad de *A. palmata* en Rincón de Guanabo, lo que coincide con el huracán Michael (categoría 1) y la tormenta tropical Irma y Alberto, que pasaron por las cercanías de la región noroccidental (Fig. 11). Los huracanes y tormentas han sido parte integral de la dinámica de los arrecifes (Connell, 1978). Sin embargo, estos fenómenos han incrementado en frecuencia e intensidad durante las últimas décadas (Bender *et al.*, 2010), lo cual ha provocado que los arrecifes sean menos resilientes (Gardner *et al.*, 2005; Cheal *et al.*, 2017). En Cuba, las tormentas tropicales y huracanes han incrementado su frecuencia desde 1980 a 2019 (Coll-Hidalgo & Perez-Alarcon, 2021) y la región noroccidental no ha estado exenta (<http://www.insmet.cu>, Fig. 11). Para este estudio no se tiene información directamente relacionada del efecto de los huracanes sobre ambas crestas. Sin embargo, las lluvias aunado a la descarga de sedimentos asociados a estos fenómenos naturales y el escurrimiento desde tierra, pudieron acarrear contaminantes y patógenos. De esta forma, las colonias de *A. palmata* expuestas a estos escenarios poco favorables se volvieron más vulnerables (Hughes & Conell, 1999), lo que pudo haber conducido al descenso en sus poblaciones. Los huracanes no han sido la causa principal del deterioro de *A. palmata*, sino la acción conjunta de varios estresores locales a los cuales están sometidos los arrecifes en cuestión (Fig. 12) (Duran *et al.*, 2018; Caballero-Aragón *et al.*, 2020; Rey-Villiers *et al.*, 2020; 2021).

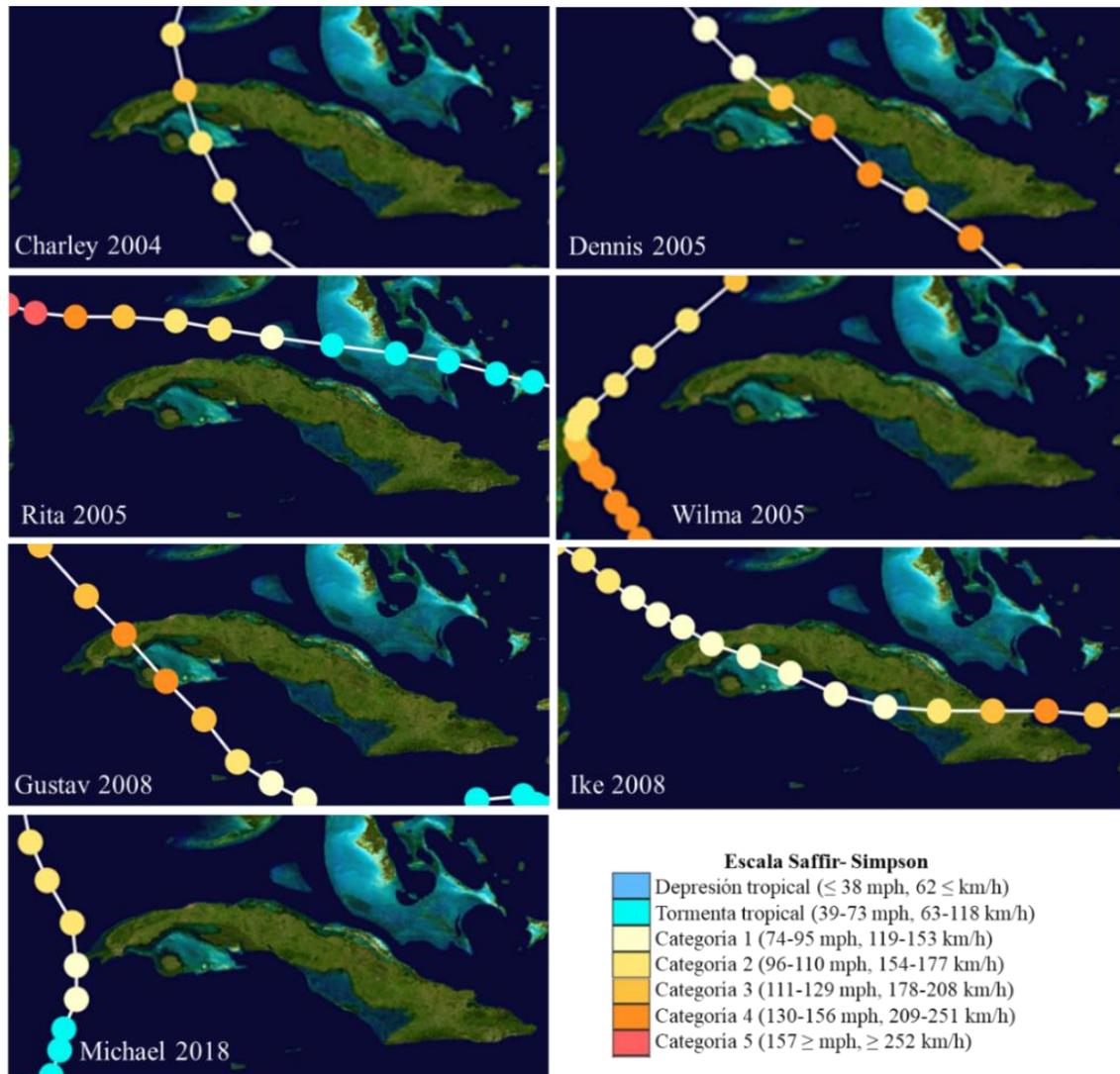


Figura 11. Trayectoria e intensidad de los huracanes que han pasado cerca de la región noroccidental de Cuba durante el período de estudio (<http://www.insmet.cu>). Imágenes tomadas y modificadas de Wikipedia.

De la misma manera que disminuyó el número de colonias de *A. palmata*, se evidenció una disminución en las tallas de estas poblaciones para ambos arrecifes, esta transición en el tiempo de colonias de mayor talla a un predominio de colonias pequeñas fue reportado por Vardi *et al.* (2012) para los cayos de Florida. La mayoría de las colonias presentaron entre 10 a 50 cm de diámetro, lo cual podría indicar una fragmentación alta debido al impacto por huracanes (Fong & Lirman, 1995) o podría ser por reclutamiento, que hace que la talla media disminuya y por tanto se evidenció un aumento en la clase de talla de 10 a 50 cm. En Playa Baracoa, la causa del decremento en la talla de 2012 a 2013 no es claro. Durante este tiempo no pasaron huracanes por la región y la mortalidad antigua no incrementó. Las tallas

pequeñas podrían ser un indicador de que las colonias están usando su energía para sobrevivir ante condiciones desfavorables debido a la contaminación, y no en crecer (Renegar & Riegl, 2005). La abundancia de reclutas (≤ 5 cm) aumentó para 2021 en Rincón de Guanabo y fue mayor que en Playa Baracoa, lo cual es un indicador de recuperación y resiliencia en este arrecife. Sin embargo, es difícil discernir si estas colonias son el resultado de la reproducción sexual o de fragmentos que sobrevivieron y se fijaron exitosamente. También, los valores altos de cobertura de algas rojas incrustantes registrados en 2021 en comparación a otros grupos morfofuncionales, podría ser un factor que facilitó el asentamiento larval.

La densidad de *A. palmata* en Playa Baracoa disminuyó primero que en Rincón de Guanabo, probablemente por la distancia del arrecife a la línea de costa. La cresta de Playa Baracoa está a 230 m aproximadamente de tierra y presenta mayor influencia antrópica debido a su cercanía con el poblado de pescadores. Dicho arrecife posiblemente esté afectado por escurrimiento terrestre, entrada de nutrientes, contaminantes y patógenos a través de la Escuela Latinoamericana de Medicina que vierte sus desechos al río Santa Ana y de ahí al arrecife. Al contrario, la cresta de Rincón de Guanabo está a 800 m de la costa, lo cual puede reducir la entrada de nutrientes desde tierra. El arrecife lo antecede una extensión de 55.9 ha de pastos marinos (Aguilera, 2017) y de 11.9 ha de manglar ubicado en frente (Roig-Villariño *et al.*, 2016). De acuerdo con González-Díaz *et al.* (2018) la conectividad ecológica entre los ecosistemas de manglar, pastos y arrecifes favorece la resiliencia arrecifal y quizás este escenario está favoreciendo la condición en Rincón de Guanabo. Sin embargo, esta cresta puede estar influenciada por contaminantes provenientes del área de perforación y extracción de petróleo de la Termoeléctrica Boca de Jaruco.

La calidad de agua para la región noroccidental ha sido determinada a partir de coliformes totales y fecales, estreptococos fecales y $\delta^{15}\text{N}$. Los estudios han encontrado un gradiente de contaminación, de mayor a menor, a medida que se aleja de los ríos Almendares, Cojímar y Quibú y de la bahía de La Habana (Duran *et al.*, 2018; Rey-Villiers *et al.*, 2020; 2021). De acuerdo con lo anterior, los arrecifes cercanos a Playa Baracoa están expuestos a mayor contaminación que aquellos cerca de Rincón de Guanabo. Además, las corrientes predominantes en esta región tienen una dirección paralela a la costa y hacia el este, pero hay una contracorriente más cercana a la costa hacia el oeste (González-Díaz *et al.*, 2023), la cual podría estar acarreado los contaminantes hacia Playa Baracoa.

De las colonias de *A. palmata* que se registraron cada año de estudio, alrededor del 70% presentaron un buen estado de salud y el porcentaje de enfermedades tales como puntos y banda blanca fue bajo, a diferencia de las colonias evaluadas en el Caribe, donde la prevalencia de manchas blancas ha

sido de 71.4% para los Cayos de Florida y la prevalencia de manchas y banda blanca en Akumal, México de 6 % y 4%, respectivamente (Sutherland *et al.*, 2016; Randazzo-Eisemann *et al.*, 2022). En Playa Baracoa, la mortalidad antigua fue la afectación dominante y su disminución de 2013 a 2015 probablemente está vinculado con el aumento de colonias recapando sobre los esqueletos de *A. palmata*. El recubrimiento es un mecanismo de recuperación importante y su forma rápida de crecimiento le confiere mayor supervivencia al coral, pero ha sido subestimado para *A. palmata*. También, algunas larvas se asientan y crecen sobre colonias muertas de *A. palmata* y recapan el esqueleto, en lugar de reclutar en sustratos donde la competencia con las algas o *M. complanata* es alta. Alternativamente, después de episodios de mortalidad parcial el tejido sano puede crecer horizontalmente recubriendo el esqueleto recientemente muerto (Jordan-Dahlgren, 1992). La presencia de organismos bioerosionadores fue la segunda afectación con mayor incidencia. Esto podría deberse a la entrada de nutrientes y a la influencia antrópica a las cuales están sometidas las crestas de estudio (Le Grand & Fabricius, 2011).

En ambos arrecifes la prevalencia de blanqueamiento fue más alta en 2016 y como consecuencia de esto, la mortalidad reciente incrementó en 2017, indicando que después del estrés térmico las colonias se volvieron más vulnerables, no recuperaron los simbiontes y murieron. El pico de blanqueamiento en este estudio coincide con el tercer evento global de blanqueamiento, que ocurrió desde 2014 a 2017, el cual provocó una mortalidad alta de coral en muchos arrecifes y un deterioro rápido de la estructura arrecifal (Eakin *et al.*, 2019). En 2016, en ambos arrecifes se registró un máximo de temperatura de 32 °C, lo que coincide con el pico de blanqueamiento de este estudio. Después de 2016 la prevalencia de colonias blanqueadas no incrementó, posiblemente debido a que las poblaciones de *A. palmata* eran más resistentes al estrés térmico.

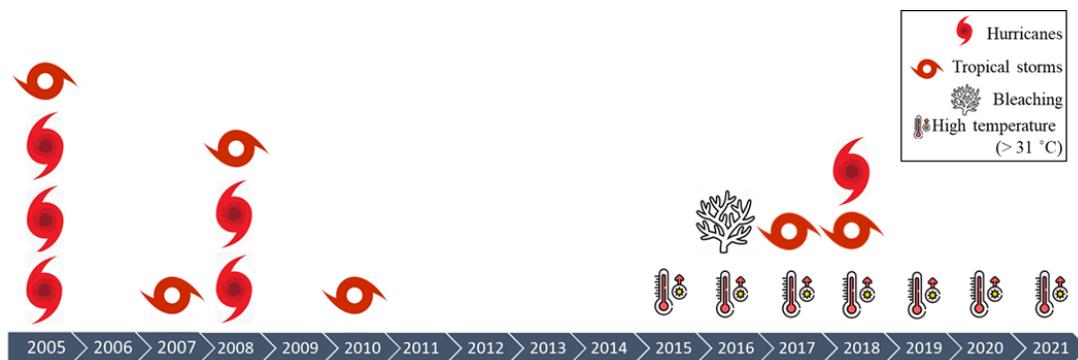


Figure 12. Serie de tiempo de impactos sobre los arrecifes de la región noroccidental de Cuban durante el período de estudio entre 2005 y 2021.

De acuerdo con Cramer *et al.* (2021) no solo las poblaciones de *A. palmata* han sufrido un declive, también lo hicieron las de *A. agaricites* y *P. astreoides* a partir de la década de 1980 (Hughes & Tanner, 2000). Para Playa Baracoa en el año 2006 se registró una disminución en la densidad de ambas especies, lo cual es un indicador de mortalidad en ambas poblaciones. Esto podría deberse al paso de los huracanes Dennis, Rita y Wilma y a la tormenta tropical Alberto (Fig. 11 y 12) y a las lluvias y escurrimientos terrestres asociados con estos fenómenos naturales. Para 2021 se registró una recuperación de estas especies, a diferencia de lo que ocurrió con *A. palmata*. Esto coincide con lo expuesto por otros autores, que han reportado una pérdida de especies ingenieras y una dominancia de especies generalistas (Hernández-Landa *et al.*, 2020; Edmunds *et al.*, 2021), con reclutamiento y crecimiento alto (Caswell, 1982; Darling *et al.*, 2012).

En el caso de *A. agaricites* los valores de densidad se mantuvieron más bajos que los de *P. astreoides*, lo que podría explicarse por ser más susceptible y menos tolerante al estrés térmico (Lasker, 1984; Gates, 1990). Además, la especie *A. agaricites* generalmente crece lentamente y de manera incrustante, lo que la convierte en un competidor débil, por ejemplo, al sobrecrecimiento por algas (Hughes, 1989). En el caso de *P. astreoides* se ha demostrado que es una especie resistente a condiciones adversas y su éxito se debe a que las colonias adultas son resilientes al estrés ambiental y a su estrategia de historia de vida que garantiza un reclutamiento elevado (Green *et al.*, 2008).

Para 2006 se registró una disminución del reclutamiento y un aumento en la abundancia de adultos, con respecto a 2005. Según Eagleson *et al.* (2021) el aumento en la talla poblacional de *P. astreoides* puede estar dado por procesos de fusión entre colonias más que por crecimiento, debido al corto período de tiempo en que se observa el cambio. Para el año 2021 se evidenciaron signos de recuperación en estas especies, con un aumento en la abundancia de reclutas y juveniles, asociado probablemente a procesos de historia de vida y eventos reproductivos. Estas especies se caracterizan por presentar tallas pequeñas, por lo que comienzan a reproducirse tempranamente (Soong, 1993). El modo reproductivo (incubadoras o “brooders” en inglés, Chornesky & Peters, 1987) de las especies en cuestión garantiza un mayor éxito en el proceso de supervivencia y reclutamiento, ya que liberan larvas plánulas que se asientan rápidamente (Smith *et al.*, 1992; Hernández-Landa *et al.*, 2020). De acuerdo con Meesters *et al.* (2001), las poblaciones de corales que se encuentren en arrecifes cercanos a áreas urbanizadas presentan colonias de tallas grandes, lo cual difiere de los resultados obtenidos en este estudio. Sin embargo, Soong (1993) reportó la distribución de tallas de diferentes especies, las cuales son muy similares a las encontradas en Playa Baracoa y Rincón de Guanabo. Durante los años de monitoreo, la distribución de tallas para ambas

especies mostró una abundancia baja de colonias con tallas > 20 cm, esto posiblemente es por su tasa baja de crecimiento (Soong, 1993).

Aunado al declive de corales, incrementó la cobertura algal para ambas crestas. La abundancia de algas está determinada principalmente por el control de arriba hacia abajo ejercido por herbívoros y de abajo hacia arriba influenciado por nutrientes (Smith *et al.*, 2010). Para la región noroccidental de Cuba se ha registrado una pérdida de peces herbívoros (Duran *et al.*, 2018) y de *D. antillarum* (Hernández-Delgado *et al.*, 2017) y la cresta de Rincón de Guanabo es un ejemplo de estos niveles bajos de herbivoría, lo cual podría estar contribuyendo a la cobertura elevada de algas en el sitio. En el caso de Playa Baracoa se registró una densidad alta de *D. antillarum* similar a las densidades reportadas para los arrecifes de Panamá antes del colapso de estas poblaciones (Lessios *et al.*, 1984). Sin embargo, la cobertura algal en este arrecife aumentó durante el período de estudio, probablemente indicando una influencia fuerte de nutrientes (Rey-Villiers *et al.*, 2020; 2021; Adam *et al.*, 2021). Para el año 2021, se registraron diferencias en la abundancia de los grupos de macroalgas en las dos crestas. El porcentaje menor de algas incrustantes y *Dictyota* en Playa Baracoa, constituye un indicador del efecto de pastoreo por *D. antillarum* (Maciá *et al.*, 2007; Williams, 2022). La cobertura de turf fue baja en ambos sitios, siendo mayor en Playa Baracoa que en Rincón de Guanabo, lo cual está en correspondencia con lo expuesto por Williams (2022) que, los sitios bajo presión de pastoreo presentan mayor cobertura de turf.

Las densidades de *D. antillarum* registradas para Playa Baracoa fueron superiores a la de otros arrecifes del Caribe, como por ejemplo en Honduras (0.2 ind. m⁻²) (Bodmer *et al.*, 2021), Puerto Rico (1.8 ind. m⁻²) (Tuohy *et al.*, 2020), St. Croix (1.2 ind. m⁻²) (Onufryk *et al.*, 2018), Panamá (0.1 ind. m⁻²) (Horstmann, 2019) y cayos de la Florida (0.01 ind. m⁻²) (Kobelt, 2019). Sin embargo, en Rincón de Guanabo los valores son inferiores a los mencionados anteriormente.

2.5 Conclusiones

En el presente capítulo se evidencia un decremento de *A. palmata* (densidad) y de la cobertura coralina, una recuperación de las especies *A. agaricites* y *P. astreoides*, un incremento de macroalgas y distintas densidades de *D. antillarum* en las dos crestas, durante los 17 años de estudio. El declive de coral parece haber sido una consecuencia del daño ocasionado por huracanes, además, de factores asociados a actividades antropogénicas. El incremento de algas de 2015 a 2021 en ambos arrecifes puede deberse a nutrientes y contaminantes provenientes de tierra, lo cual representa un detrimento para el arrecife. Sin embargo, no se puede estimar la magnitud del efecto de estas, por lo que sería necesario evaluar los grupos

morfofuncionales de algas, su abundancia y variación temporal. A pesar de esto, ambos arrecifes presentan mejor condición en cuanto a las densidades y salud de *A. palmata* y la abundancia de *D. antillarum* (en el caso de Playa Baracoa) con respecto a, otros arrecifes del Caribe.

De acuerdo con los resultados, se propone un plan de manejo con el objetivo de revertir la trayectoria descendente de las poblaciones de *A. palmata* en estas dos crestas. Para esto, se tendrían en cuenta tres componentes principales: (1) manejo de la calidad del agua a través de la reducción de fuentes locales de contaminación y aportes de nutrientes, (2) manejo de pesquerías y (3) implementación de un programa de restauración para trasplantar nuevas colonias de coral en ambos arrecifes e introducir *D. antillarum* en Rincón de Guanabo. Este plan de manejo podría mejorar la resiliencia de ambos arrecifes, al disminuir indirectamente la abundancia de macroalgas a partir de mejorar la calidad del agua, evitar la pesca de herbívoros e introducir *D. antillarum*. Prevenir la entrada de contaminantes al arrecife también podría contribuir a mejorar el estado y supervivencia de las colonias de coral. Por último, la siembra de fragmentos de coral podría mejorar la cobertura coralina y la diversidad en estos arrecifes.

Literatura citada

- Adam, T. C., Burkepile, D. E., Holbrook, S. J., Carpenter, R. C., Claudet, J., Loiseau, C., Thiault, L., Brooks, A. J., Washburn, L., Schmitt, R. J. (2021). Landscape-scale patterns of nutrient enrichment in a coral reef ecosystem: implications for coral to algae phase shifts. *Ecol. Appl.*, 31(1), e2227.
- Aguilera, L. (2017). Cartografía de la distribución espacial del pasto marino en el PNP “Rincon de Guanabo”, La Habana. Tesis de licenciatura, Facultad de Geografía, Universidad de La Habana. 48 pp.
- Alcolado, P. M. (2008). La Biodiversidad marina de Cuba. Diversidad, utilidad y estado de conservación de los biotopos marinos. Instituto de Oceanología, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, La Habana, Cuba, CD-ROM, ISBN: 978-959-298-001-478 3.
- Alvarez-Filip, L., Carricart-Ganivet, J. P., Horta-Puga, G., Iglesias-Prieto, R. (2013). Shifts in coral-assembly composition do not ensure persistence of reef functionality. *Sci. Rep.*, 3(1), 1-5.
- Armenteros, M., Perez-Angulo, A., Regadera, A. R., Beltran, J., Vincx, M., Decraemer, W. (2009). Effects of chronic and heavy pollution on macro- and microbenthos of Havana Bay, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 30(3), 203–214.
- Aronson, R. B., Precht, W. F. (2001). White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia*, 460, 25–38.
- Aronson, R., Bruckner, A., Moore, J., Precht, B., Weil, E. (2008). *Dendrogyra cylindrus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T133124A3582471.
- Bak, R.P.M., Nieuwland, G., Meesters, E.H. (2009). Coral growth rates revisited after 31 years: what is causing lower extension rates in *Acropora palmata*? *Bull. Mar. Sci.*, 84, 287–294.

- Bellwood, D. R., Pratchett, M. S., Morrison, T. H., Gurney, G. C., Hughes, T. P., Alvarez-Romero, J. G., Daya, J.C., Granthama, R., Grecha, A., Hoeya, A.S., Jonesa, G.P., Pandolfic, J. M., Tebbetta, S.B., Techerad, E., Weeksa, R., Cumminga, G.S. (2019). Coral reef conservation in the Anthropocene: confronting spatial mismatches and prioritizing functions. *Biol. Conserve.*, 236, 604-615.
- Bodmer, M. D. V., Wheeler, P. M., Anand, P., Cameron, S. E., Hintikka, S., Cai, W., Borcsok, A. O., Exton, D. A. (2021). The ecological importance of habitat complexity to the Caribbean coral reef herbivore *Diadema antillarum*: three lines of evidence. *Sci. Rep.*, 11(1), 1-13.
- Bruno, J.F., Valdivia, A. (2016). Coral reef degradation is not correlated with local human population density. *Sci.Rep.*, 6(1), 1-8. <https://doi.org/10.1038/srep29778> PMID: 27435659.
- Caballero Aragón, H., Armenteros, M., Perera Valderrama, S., Rey Villiers, N., Cobián Rojas, D., Campos Verdecia, K., Alcolado Menéndez, P. M. (2019). Ecological condition of coral reef assemblages in the Cuban Archipelago. *Mar. Biol. Res.*, 15(1), 61-73.
- Caballero-Aragón, H., Perera-Valderrama, S., Rey-Villiers, N., González-Méndez, J., Armenteros, M. (2020). Population status of *Acropora palmata* (Lamarck, 1816) in Cuban coral reefs. *Reg. Stud. Mar. Sci.*, 34, 101029.
- Caswell, H. (1982). Life history theory and the equilibrium status of populations. *Am. Nat.*, 120: 317–339.
- Cheal, A. J., MacNeil, M. A., Emslie, M. J., Sweatman, H. (2017). The threat to coral reefs from more intense cyclones under climate change. *Glob. Change Biol.*, 23(4), 1511-1524.
- Chornesky, E. A. and E. C. Peters. (1987). Sexual reproduction and colony growth in the scleractinian coral *Porites astreoides*. *Biol. Bull.*, 172,161- 477.
- Chornesky, E. A., Peters, E. C. (1987). Sexual reproduction and colony growth in the scleractinian coral *Porites astreoides*. *The Biol. Bull.*, 172(2), 161-177.
- Claro, R., Cantelar, K., Amargós, F. P., García-Arteaga, J. P. (2007). Changes in fish communities of coral reefs at Sabana-Camagüey Archipelago, Cuba. *Rev. Biol. Trop.*, 55(2), 537-547.
- Coll-Hidalgo, P. and Pérez-Alarcón, A. (2021). Climatology of landfalling tropical cyclones in Cuba from 1980 to 2019. *Revista Cubana Meteorologica.*, 27(4), 1-11.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(4335), 1302-1310.
- Cramer, K. L., Jackson, J. B. C., Donovan, M. K., Greenstein, B. J., Korpanty, C. A., Cook, G. M., Pandolfi, J. M. (2020). Widespread loss of Caribbean acroporid corals was underway before coral bleaching and disease outbreaks. *Sci. Adv.*, 6: eaax9395.
- Cramer, K. L., Donovan, M. K., Jackson, J. B., Greenstein, B. J., Korpanty, C. A., Cook, G. M., Pandolfi, J. M. (2021). The transformation of Caribbean coral communities since humans. *Ecol. Evol.*, 11(15), 10098-10118.
- Croquer, A., Cavada-Blanco, F., Zubillaga, A. L., Agudo-Adriani, E. A., Sweet, M. (2016). Is *Acropora palmata* recovering? a case study in Los Roques national Park, Venezuela. *PeerJ*, 4, e1539.
- Cyronak, T., Takeshita, Y., Courtney, T. A., DeCarlo, E. H., Eyre, B. D., Kline, D. I., Andersson, A. J. (2020). Diel temperature and pH variability scale with depth across diverse coral reef habitats. *Limnol. Oceanogr. Lett.*, 5(2), 193-203.

- 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. *Ecol. Lett.*, 15,1378–1386.
- Duran, A., Shantz, A. A., Burkepile, D. E., Collado-Vides, L., Ferrer, V. M., Palma, L., Ramos, A., González-Díaz, P. (2018). Fishing, pollution, climate change, and the long-term decline of coral reefs off Havana, Cuba. *Bull. Mar. Sci.*, 94(2), 213-228.
- Dutra, L.X., Haywood, M.D., Singh, S., Ferreira, M., Johnson, J.E., Veitayaki, J., Kininmonth, S., Morris, C.W., Piovano, S. (2021). Synergies between local and climate-driven impacts on coral reefs in the Tropical Pacific: A review of issues and adaptation opportunities. *Mar. Poll. Bull.*, 111922.
- Eagleson, R. G., Lumsden, J. S., Álvarez-Filip, L., Herbinger, C. M., Horricks, R. A. (2021). Coverage increases of *Porites astreoides* in Grenada determined by shifts in size-frequency distribution. *Diversity*,13(7), 288. <https://doi.org/10.3390/d13070288>
- Eakin, C. M., Sweatman, H. P. A., Brainard, R. E. (2019). The 2014–2017 global-scale coral bleaching event: insights and impacts. *Coral Reefs*, 38, 539–545. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01844-2>.
- Edmunds, P. J., Didden, C., Frank, K. (2021). Over three decades, a classic winner starts to lose in a Caribbean coral community. *Ecosphere*, 12(5), e03517.
- Edwards, A.J. (ed.) (2010). Reef Rehabilitation Manual, Vol. ii. St. Lucia, QLD: Coral Reef Targeted Research & Capacity Building for Management Program, 166.
- Estrada-Saldívar, N., Jordán-Dalhgren, E., Rodríguez-Martínez, R. E., Perry, C., Alvarez-Filip, L. (2019). Functional consequences of the long-term decline of reef-building corals in the Caribbean: evidence of across-reef functional convergence. *R. Soc. Open Sci.*, 6(10), 190298.
- Fong, P., Lirman, D. (1995). Hurricanes cause population expansion of the branching coral *Acropora palmata* (Scleractinia): wound healing and growth patterns of asexual recruits. *Mar. Ecol.*, 16(4), 317-335.
- Galford, G. L., Fernandez, M., Roman, J., Monasterolo, I., Ahamed, S., Fiske, G., González-Díaz, P., Kaufman, L. (2018). Cuban land use and conservation, from rainforests to coral reefs. *Bull. Mar. Sci.*, 94(2), 171–191. DOI.org/10.5343/bms.2017.1026.
- 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, 958-960.
- Gardner, T. A., Côté, I. M., Gill, J. A., Grant, A., Watkinson, A. R. (2005). Hurricanes and Caribbean coral reefs: impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. *Ecology*, 86(1), 174-184.
- Gates, R. T. (1990). Seawater temperature and sublethal coral bleaching in Jamaica. *Coral Reefs*, 8, 193-197.
- González-Barrios, F. J., Álvarez-Filip, L. (2018). A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Eco. Indic.*, 95, 877-886.
- González-Díaz, P., De la Guardia, E., González-Sansón, G. (2003). Efecto de efluentes terrestres sobre las comunidades bentónicas de arrecifes coralinos de Ciudad de la Habana, Cuba. *Rev Invest. Mar.*, 24(3):193–204.
- González-Díaz, P., González-Sansón, G., Aguilar Betancourt, C., Álvarez, S., Perera, O., Hernández, L., Ferrer, V. M., Cabrales, Y., Armenteros, M., de la Guardia, E. (2018). Status of Cuban coral

- reefs. *Bull. Mar. Sci.*, 94(2), 229–247. DOI.org/10.5343/bms.2017.1035.
- González-Díaz, P., González-Sansón, G., Aguilar-Betancourt, C., Rey-Villiers, N., Duran, A., Perera, O., Álvarez, S. (2023). Multiple Cumulative Effects on Coral Reefs of the Northwestern Cuban Region. In: Zlatarski, V.N., Reed, J.K., Pomponi, S.A., Brooke, S., Farrington, S. (eds) Coral Reefs of Cuba. Coral Reefs of the World, vol 18. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-031-36719-9_17
- Goreau, T. J., Cervino, J., Goreau, M., Hayes, R., Hayes, M., Richardson, L., Porter, K. (1998). Rapid spread of diseases in Caribbean coral reefs. *Rev. Biol. Trop.*, 46(S5), 157-171.
- Graham, D. W., Olivares-Riemont, S., Knapp, C. W., Lima, L., Werner, D., Bowen, E. (2011). Antibiotic resistance gene abundance associated with waste discharges to the Almendares River near Havana, Cuba. *Environ. Sci. Technol.*, 45, 418–424. <https://doi.org/10.1021/es102473z>.
- 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. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 359, 1-10.
- Gross, J., Ligges, U. (2015). nortest: Tests for Normality. R package version, 1(4).
- Grün, B., Kosmidis, I, Zeileis, A. (2012). “Extended Beta Regression in R: Shaken, Stirred, Mixed, and Partitioned.” *J. Stat. Softw.*, 48(11), 1-25.
- Guan, Y., Hohn, S., Wild, C., Merico, A. (2020). Vulnerability of global coral reef habitat suitability to ocean warming, acidification and eutrophication. *Global Change Biol.*, 26(10), 5646-5660.
- Guerra, D. C., Monteagudo, P. P. C., Rojas, D. C., Osoria, R. A. F., Aragón, H. C. (2019). Variación espacio-temporal de los peces herbívoros (Acanthuridae y Scaridae) en dos localidades arrecifales de Cuba con diferentes niveles de conservación. *Rev. Invest. Mar.*, 38(2), 67-82.
- Hein, M. Y., Vardi, T., Shaver, E. C., Pioch, S., Boström-Einarsson, L., Ahmed, M., Grimsditch, G., McLeod, I. M. (2021). Perspectives on the use of coral reef restoration as a strategy to support and improve reef ecosystem services. *Front. Mar. Sci.*, 8, 299.
- Hernández-Delgado, F., González-Díaz, S. P., Ferrer Rodríguez, V. M. (2017). Evaluación de *Acropora palmata* (Lamarck, 1816) y *Diadema antillarum* Philippi y Agassiz, 1863 en las crestas arrecifales de playa Baracoa (Provincia Artemisa) y Rincón de Guanabo (Provincia La Habana), Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 37(2), 80-99.
- Hernández-Fernández, L., López, C. B., Sotolongo, L. B. D. (2016). Estado de crestas de arrecifes en el Parque Nacional Jardines de la Reina, Cuba/Status of coral reef crests at the Jardines de la Reina National Park, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 36(1), 79-91.
- Hernández-Fernández, L., González, R., Olivera, Y., Pina, F., Bustamante, C., Dulce, L., Bretos, F., Figueredo, T., Lladó, D., Salmón, F. (2019). Distribution and status of living colonies of *Acropora* ssp. in the reef crests of a protected marine area of the Caribbean (Jardines de la Reina National Park, Cuba). *PeerJ*. DOI.org/10.7287/peerj.preprints.27493v1.
- Hernández-Fernández, L., Bustamante, C. (2020). Reclutas de corales en el Parque Nacional Jardines de la Reina, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 39(2), 95-104.
- Hernández-Landa RC, Barrera-Falcon E, Rioja-Nieto R. (2020). Size-frequency distribution of coral assemblages in insular shallow reefs of the Mexican Caribbean using underwater

- photogrammetry. *PeerJ*, 8: e8957 <https://doi.org/10.7717/peerj.8957>.
- 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.
- Hogarth, W.T. (2006). Endangered and threatened species: final listing determinations for elkhorn coral and staghorn coral. *Fed. Register*, 71(89), 26852–26861.
- Horstmann, B. (2019). 36 years after the species' mass-mortality: *Diadema antillarum* test sizes, population densities, and substrate preferences in three Guna Yala reefs near Wichub Wala Island. Independent Study Project (ISP) Collection. 3260. https://digitalcollections.sit.edu/isp_collection/3260.
- Hughes, T. P. (1989). Community structure and diversity of coral reefs: the role of history. *Ecology*, 70(1), 275-279.
- Hughes, T. P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265(5178), 1547-1551.
- Hughes, T. P., Connell, J. H. (1999). Multiple stressors on coral reefs: A long-term perspective. *Limnol. Oceanogr.*, 44 (3, part 2), 932-940.
- Hughes, T. P., Tanner, J. E. (2000). Recruitment failure, life histories, and long-term decline of Caribbean corals. *Ecology*, 81(8), 2250-2263.
- Jackson, J. B. C., Donovan, M. K., Cramer, K. L., Lam, V. V. (2014). Status and Trends of Caribbean Coral Reefs: 1970-2012. Gland, Switzerland: Global Coral Reef Monitoring Network; International Union for the Conservation of Nature (IUCN).
- Jordan-Dahlgren, E. (1992). Recolonization patterns of *Acropora palmata* in a marginal environment. *Bull. Mar. Sci.*, 51(1), 104-117.
- Kleypas, J.A., McManus, J.W., Menez, L.A. (1999). Environmental limits to coral reef development: where do we draw the line? *Am. Zool.*, 39(1), 146-159.
- Kobelt, J. N. (2019). Impacts of a Natural Disturbance on Coral Reefs in the Florida Keys and Subsequent Recovery Potential of the Sea Urchin *Diadema antillarum*. Theses, Dissertations and Culminating Projects.311 <https://digitalcommons.montclair.edu/etd/311>.
- Lange, I. D., Molina-Hernández, A., Medellín-Maldonado, F., Perry, C. T., Álvarez-Filip, L. (2022). Structure-from-motion photogrammetry demonstrates variability in coral growth within colonies and across habitats. *Plos one*, 17(11), e0277546.
- Larson, E. A., Gilliam, D. S., López Padierna, M., Walker, B. K. (2014). Possible recovery of *Acropora palmata* (Scleractinia: Acroporidae) within the Veracruz Reef System, Gulf of Mexico: a survey of 24 reefs to assess the benthic communities. *Rev. Biol. Trop.*, 62, 299-308.
- Lasker, H. R., Peters, E. C., Coffroth, M. A. (1984). Bleaching of reef coelenterates in the San Blas Islands, Panama. *Coral Reefs*, 3:183-190.
- Le Grand, H. M., Fabricius, K. E. (2011). Relationship of internal macrobioeroder densities in living massive Porites to turbidity and chlorophyll on the Australian Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 30, 97-107.

- Lessios, H. A., Cubit, J. D., Robertson, D. R., Shulman, M. J., Parker, M. R., Garrity, S. D., Levings, S. C. (1984). Mass mortality of *Diadema antillarum* on the Caribbean coast of Panama. *Coral Reefs*, 3(4), 173-182.
- Lester, S. E., Rassweiler, A., McCoy, S. J., Dubel, A. K., Donovan, M. K., Miller, M. W., Miller, S.D., Ruttenberg, B. I., Hay, M. E. (2020). Caribbean reefs of the Anthropocene: Variance in ecosystem metrics indicates bright spots on coral depauperate reefs. *Global Change Biol.*, 26(9), 4785-4799.
- Levitan, D. R. (1991). Influence of body size and population density on fertilization success and reproductive output in a free-spawning invertebrate. *Biol. Bull.*, 181, 261–268.
- Littler, M. M., Littler, D. S., Taylor, P. R. (1983). Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional-form groups of marine macroalgae 1. *J. Phycol.*, 19(2), 229-237.
- Loya, Y. (1972). Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea. *Mar. Biol.*, 13(2), 100-123.
- Maciá, S., Robinson, M. P., Nalevanko, A. (2007). Experimental dispersal of recovering *Diadema antillarum* increases grazing intensity and reduces macroalgal abundance on a coral reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 348, 173-182.
- Manzello, D. P., Enochs, I. C., Kolodziej, G., Carlton, R. (2015). Coral growth patterns of *Montastraea cavernosa* and *Porites astreoides* in the Florida Keys: the importance of thermal stress and inimical waters. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 471, 198-207.
- Mayor, P. A., Rogers, C. S., Hillis-Starr, Z. M. (2006). Distribution and abundance of elkhorn coral, *Acropora palmata*, and prevalence of white-band disease at Buck Island Reef National Monument, St. Croix, US Virgin Islands. *Coral Reefs*, 25(2), 239-242.
- Meesters, E. H., Hilterman, M., Kardinaal, E., Keetman, M., DeVries, M., Bak, R. P. M. (2001). Colony size-frequency distributions of scleractinian coral populations: spatial and interspecific variation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 209, 43-54.
- Miller, S., Chiappone, M., Rutten, L. M., Swanson, D. W. (2008). Population status of *Acropora* corals in the Florida Keys. Marine & Environmental Sciences Faculty Proceedings, Presentations, Speeches, Lectures. 486. https://nsuworks.nova.edu/occ_facpresentations/486.
- Morais, R. A., Depczynski, M., Fulton, C., Marnane, M., Narvaez, P., Huertas, V., Brandl, S. J., Bellwood, D. R. (2020). Severe coral loss shifts energetic dynamics on a coral reef. *Funct. Ecol.*, 34(7), 1507-1518.
- Moulding, A. L. (2005). Coral recruitment patterns in the Florida Keys. *Rev. Biol. Trop.*, 53, 75-82.
- Muller EM, Rogers CS, vanWoesik R. (2014). Early signs of recovery of *Acropora palmata* in St. John, US Virgin Islands. *Mar. Biol.*, 161:359–365. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-013-2341-2>.
- Onufryk, J. I., Ebersole, J. P., DeFilippo, J., Beck, G. (2018). Focus: Ecology and Evolution: *Diadema antillarum* on St. Croix, USVI: Current Status and Interactions with Herbivorous Fishes. *Yale J. Biol. Med.*, 91(4), 391.
- Pennington, J. T. (1985). The ecology of fertilization of echinoid eggs: the consequences of sperm dilution, adult aggregation, and synchronous spawning. *Biol. Bull.*, 169, 417–430.
- Perera-Pérez, O., González-Díaz, S. P., Álvarez Fernández, S., & González-Sanson, G. (2012). Estructura poblacional de *Porites astreoides*, *Agaricia agaricites* y *Acropora palmata* (Cnidaria:

- Scleractinia) en crestas arrecifales de la región noroccidental de Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 32 (1), 62-73.
- Pohlert, T. (2014). The pairwise multiple comparison of mean ranks package (PMCMR). R package, 27(2019), 9.
- R Core Team (2016) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Randazzo-Eisemann, Á., Garza-Pérez, J. R., Figueroa-Zavala, B. (2022). The role of coral diseases in the flattening of a Caribbean Coral Reef over 23 years. *Mar. Poll. Bull.*, 181, 113855.
- Renegar, D. A., Riegl, B. M. (2005). Effect of nutrient enrichment and elevated CO₂ partial pressure on growth rate of Atlantic scleractinian coral *Acropora cervicornis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 293, 69-76.
- Rey-Villiers, N., Sánchez, A., Caballero-Aragón, H., González-Díaz, P. (2020). Spatio temporal variation in octocoral assemblages along a water quality gradient in the northwestern region of Cuba. *Mar. Poll. Bull.*, 153, 110981.
- Rey-Villiers, N., Sánchez, A., González-Díaz, P. (2021). Stable nitrogen isotopes in octocorals as an indicator of water quality decline from the northwestern region of Cuba. *Environ. Sci. Poll. Res.*, 28(15), 18457-18470.
- Rodríguez-Martínez, R. E., Banaszak, A. T., McField, M. D., Beltran-Torres, A. U., Alvarez-Filip, L. (2014). Assessment of *Acropora palmata* in the mesoamerican reef system. *Plos one*, 9(4), e96140.
- Roig-Villariño, E., Capote-Fuentes, R. T., Garcel, G., Capote, R. P. (2016). Resilience of mangroves in the natural protected landscapes Rincon of Guanabo and Laguna Cobre-Itabo, Havana, Cuba. *Acta Botánica Cubana*, 215(1), 61-74.
- Ruiz-Zárate, M. A., Arias-González, J. E. (2004). Spatial study of juvenile corals in the Northern region of the Mesoamerican Barrier Reef System (MBRS). *Coral Reefs*, 23(4), 584-594.
- Setter, R. O., Franklin, E. C., Mora, C. (2022). Co-occurring anthropogenic stressors reduce the timeframe of environmental viability for the world's coral reefs. *PLoS Biol.*, 20(10): e3001821.
- Shaver, E., Courtney, C., West, J., Maynard, J., Hein, M., Wagner, C. (2020). A Manager's Guide to Coral Reef Restoration Planning and Design. Silver Spring, MD: NOAA Coral Reef Conservation Program. Technical Memorandum CRCP 33. 120.
- Signorell, A., Aho, K., Alfons, A., Anderegg, N., Aragon, T., Arppe, A., Borchers, H. W. (2019). DescTools: Tools for descriptive statistics. R package version 0.99, 28, 17.
- Smith L.D., Devlin, M., Haynes, D., Gilmour, J.P. (2005), A demographic approach to monitoring the health of coral reefs. *Mar. Pol. Bull.*, 51, 399–407.
- Smith, J. E., Hunter, C. L., Smith, C. M. (2010). The effects of top–down versus bottom–up control on benthic coral reef community structure. *Oecologia*, 163(2), 497-507.
- Smith, S. R. (1992). Patterns of Coral Recruitment and Post-settlement Mortality on Bermuda's Reefs: Comparisons to Caribbean and Pacific Reefs. *Am. Zool.*, 32 (6), 663–673. <https://doi.org/10.1093/icb/32.6.663>.
- Soong, K. (1993). Colony size as a species character in massive reef corals. *Coral Reefs*, 12, 77-83.
- Sutherland K. P., Berry, B., Park, A., Kemp, D. W., Kemp, K. M., Lipp, E. K., Porter, J. W. (2016). Shifting white pox aetiologies affecting *Acropora palmata* in the Florida Keys, 1994–2014. *Phil.*

Trans. R. Soc. B, 371:20150205.<http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0205>.

- Tuohy, E., Wade, C., Weil, E. (2020). Lack of recovery of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* Philippi in Puerto Rico 30 years after the Caribbean-wide mass mortality. *PeerJ*, 8, e8428.
- United Nations Environment Assembly (UNEA) (2019). Report of the United Nations Environment Assembly of the United Nations Environment Programme. Fourth Session (Nairobi, 11-15 March 2019). Available online at: <http://undocs.org/pdf?symbol=en/A/74/25> (accessed September 7, 2020).
- Vardi, T., Williams, D. E., Sandin, S. A. (2012). Population dynamics of threatened elkhorn coral in the northern Florida Keys, USA. *Endangered Species Research*, 19(2), 157-169.
- Vega-Zepeda, A., Hernández-Arana, H., Carricart-Ganivet, J. P. (2007). Spatial and size-frequency distribution of *Acropora* (Cnidaria: Scleractinia) species in Chinchorro Bank, Mexican Caribbean: implications for management. *Coral Reefs*, 26(3), 671-676.
- Vermeij, M. J. A., Sampayo, K., Broker, R. P., Bak, M. (2004). The reproductive biology of closely related coral species: gametogenesis in *Madracis* from the southern Caribbean. *Coral Reefs*, 23, 206–214. DOI 10.1007/s00338-004-0368-z.
- Williams, S. M. (2022). The reduction of harmful algae on Caribbean coral reefs through the reintroduction of a keystone herbivore, the long-spined sea urchin *Diadema antillarum*. *Restor. Ecol.*, 30(1), e13475.

CAPÍTULO 3 EFECTO DE ORGANISMOS BENTÓNICOS EN EL ÉXITO DE LA RESTAURACIÓN DE *ACROPORA PALMATA*

3.1 Introducción

La especie *Acropora palmata* (Lamarck, 1816) se encuentra entre las más afectadas en la región del Caribe. Actualmente, se considera que la mayoría de sus poblaciones no son lo suficientemente resilientes como para recuperarse de manera natural, a causa del impacto de factores antrópicos. Por tanto, se ha implementado la restauración como una estrategia para mitigar la disminución de la cobertura coralina y apoyar la resiliencia de los corales (Asamblea de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (UNEA), 2019). En el Caribe, la mayoría de los programas de restauración están enfocados en la recuperación del género *Acropora* (Ladd *et al.*, 2018; Boström-Einarsson *et al.*, 2020). De forma general, las investigaciones dirigidas a la restauración se han centrado en la siembra y seguimiento de corales en arrecifes degradados, y se le ha dado menor importancia al estudio de como los procesos ecológicos podrían influir en el éxito de la restauración (Ladd *et al.*, 2019).

Las interacciones entre los organismos del arrecife pueden ser clave en la restauración de corales (Ladd *et al.*, 2019), y estas pueden cambiar bajo diferentes condiciones ambientales (Huot *et al.*, 2014). Las interacciones entre los organismos del arrecife están influenciadas por luz, temperatura, corrientes, nivel de mareas, vientos y concentración de nutrientes e incluso por influencias antrópicas. Además, por la condición genética de los organismos involucrados y sus patrones reproductivos (Hutchinson, 1953; MacArthur, 1970; Dana, 1976). Dichas interacciones entre organismos bentónicos determinan la estructura de los arrecifes de coral, desde un nivel de microescala hasta comunidad (Connell, 1961; Lang & Chornesky, 1990). La mayoría de los estudios de interacciones se han enfocado en nidarios y/o corales-algas (McCook *et al.*, 2001; Chadwick & Morrow, 2011). Sin embargo, invertebrados sésiles como esponjas, zoantidos e hidrozoos pueden competir con corales a través de mecanismos físicos y químicos, que afectan todas las etapas del ciclo de vida de un coral (Connell *et al.*, 2004; Chadwick & Morrow, 2011).

Entre los principales competidores de los corales se encuentran las macroalgas (McCook *et al.*, 2001), especialmente donde la herbivoría es escasa y los aportes de nutrientes son elevados (Adam *et al.*, 2021). Las algas pueden competir por el espacio e impedir el asentamiento y disminuir la supervivencia de larvas y juveniles de coral (Birrell *et al.*, 2005; Mumby, 2006). Otro competidor

exitoso con corales es el zoantideo *Palythoa caribaeorum* (Bastidas & Bone, 1996). Esta especie tiene un crecimiento rápido y puede sobrecrecer sobre el esqueleto y tejido vivo de corales como *Acropora* spp., *Porites* spp y *Siderastrea* spp. (Suchanek & Green, 1981; Cruz *et al.*, 2016; Guppy *et al.*, 2019).

Especies de corales generalistas y el hidrozoo *Millepora* spp. han aumentado su prevalencia desde principios de los años 1960 y 1980 (Cramer *et al.*, 2021). En especial estas últimas han aumentado significativamente desde finales de la década de 1990 en las crestas arrecifales (Cramer *et al.*, 2021), debido a la fragmentación y rápido crecimiento tienen la capacidad de ocupar espacio libre en el arrecife (Lewis, 2006). Por otro lado, *P. astreoides* es considerado una especie generalista por su rápida tasa de crecimiento y elevado reclutamiento sexual (Caswell, 1982; Darling *et al.*, 2012). Hasta el momento, las interacciones de *P. astreoides* y *Millepora* spp. con *A. palmata* no han sido documentadas, pero los procesos de competencia podrían ocurrir por: disponibilidad de espacio, agresión directa entre colonias cercanas, sobrecrecimiento, ataques con filamentos o tentáculos digestivos y sustancias aleloquímicas que pueden resultar en la muerte parcial o total del coral (Lang & Chornesky, 1990; Connell *et al.*, 2004). *M. alcicornis* se encuentra entre los competidores superiores del arrecife y se ha registrado sobrecreciendo en *Erythropodium caribaeorum* (Duchassaing & Michelotti, 1860), *A. cervicornis* y *S. siderea*. Sin embargo, especies como *A. cervicornis* y *P. caribaeorum* son competidores más fuertes (Ladd *et al.*, 2019). Es probable que estos grupos puedan ocupar el espacio que serviría como sustrato para otros corales (Connell, 1976; Hastings, 1980; Chadwick & Morrow, 2011) de modo que, los fragmentos trasplantados podrían ser afectados y también el éxito de las acciones de restauración. Por tales razones, investigar cómo organismos bentónicos pueden influir positiva o negativamente en la supervivencia y el crecimiento de corales trasplantados, es un elemento clave en los esfuerzos de rehabilitación del arrecife (Ladd *et al.*, 2019); además, ello hace más efectivas las decisiones de manejo y conservación para preservar especies de coral claves.

Debido a lo planteado anteriormente se tiene la hipótesis de que los fragmentos trasplantados pueden tener una interacción positiva (mutualismo, comensalismo) con *P. astreoides* por ser considerado un competidor débil, donde ambos o al menos el crecimiento y/o la supervivencia de *A. palmata* se beneficiará. Por otra parte, la interacción con macroalgas, *M. complanata* y *P. caribaeorum* puede ser negativa (competencia interespecífica), al limitar el crecimiento u ocasionar la muerte del fragmento. Por tal motivo, esta investigación tiene como objetivo: evaluar los efectos de los organismos bentónicos sobre el crecimiento y supervivencia de fragmentos de *A. palmata*, en tres crestas con diferentes

características ecológicas, estados de degradación y niveles de manejo.

3.2 Materiales y Métodos

Área de estudio

El experimento se estableció en tres crestas, ubicadas tanto al norte como al sur de Cuba (Fig.1). Dos de estas crestas están situados en la región noroccidental, en Playa Baracoa (23°03'20" N y 82°33'10" O) y en Rincón de Guanabo (23°10'23.63" N y 82°05'57.46" O). El tercer arrecife La Puntica, se encuentra al sur de la región central de Cuba, en el Parque Nacional Jardines de la Reina (20°49'52.69"N y 78°58'44.62"W).



Figura 1. Ubicación de los arrecifes Playa Baracoa, Rincón de Guanabo y La Puntica, donde se establecieron los experimentos.

Diseño experimental

Para analizar la interacción entre fragmentos de *A. palmata* y otros organismos bentónicos, se llevó a cabo un experimento de campo. Los fragmentos fueron colectados (con una pinza de corte) de colonias sanas y adultas que se encontraban en el mismo sitio donde se estableció el experimento. La talla de estos fue > 1 y hasta 5 cm diámetro/altura. Los fragmentos fueron cortados *in situ* y sembrados inmediatamente, por lo que había cierta variabilidad en las tallas.

Por sitio, se estableció un control y tratamientos, cada uno con siete réplicas (siete fragmentos para el control y cada tratamiento) (Fig. 2). El control consistió en ubicar el fragmento en un sustrato desnudo en el arrecife, sin contacto directo con ningún otro organismo bentónico. Los tratamientos dependieron de los organismos más abundantes en cada uno de los arrecifes. En Playa Baracoa, se establecieron cuatro tratamientos que consistieron en colocar cada fragmento en contacto directo con: (1) *Sargassum*

polyceratium (Montagne, 1837), (2) *Cladophora* sp., (3) *P. astreoides* y (4) *M. complanata*. En el Rincón de Guanabo se establecieron cinco tratamientos, estos fueron con: (1) *Dictyota* sp., (2) *Styopodium zonale* (J.V.Lamouroux) Papenfuss 1940, (3) *Cladophora* sp., (4) *P. astreoides* y (5) *M. complanata* (Fig. 3). En La Puntica se ubicaron tres tratamientos con: (1) *P. astreoides*, (2) *M. complanata* y (3) *P. caribaeorum* (Fig. 3). Los tres arrecifes compartieron los tratamientos *P. astreoides* y *M. complanata*. Las algas solo estuvieron en contacto con un lado del fragmento (Fig. 3 C, D, E) al igual que el resto de los organismos involucrados. Los fragmentos fueron fijados al sustrato con epoxi en un área aproximada de 100 m² y a cada uno se le colocó una etiqueta para poder darle seguimiento en el tiempo. Se ubicaron a una distancia ≤ 1 cm de los organismos bentónicos de los tratamientos, como fue considerado por Ladd *et al.* (2019). El fragmento se colocó al lado del organismo deseado y se removieron las algas que estaban dentro de un radio de 25 cm, así evitar otras posibles interacciones.

El mismo día cuando se estableció el experimento se midió el diámetro y la altura de cada fragmento. En Playa Baracoa el experimento se estableció en febrero de 2021 y los fragmentos fueron revisados a los 90, 180 y 370 días. En Rincón de Guanabo el experimento empezó en marzo de 2021 y los fragmentos se monitorearon a los 80, 170 y 320 días. En La Puntica el experimento comenzó en febrero de 2022 y los fragmentos se midieron a los 50, 170, 292 y 423 días. En cada monitoreo se midió el diámetro y la altura de cada fragmento. El número de fragmentos medidos varió en cada período, debido a que se murieron, se desprendieron del sustrato o no se encontró en el arrecife, por error humano, y en el siguiente monitoreo si se pudieron localizar.

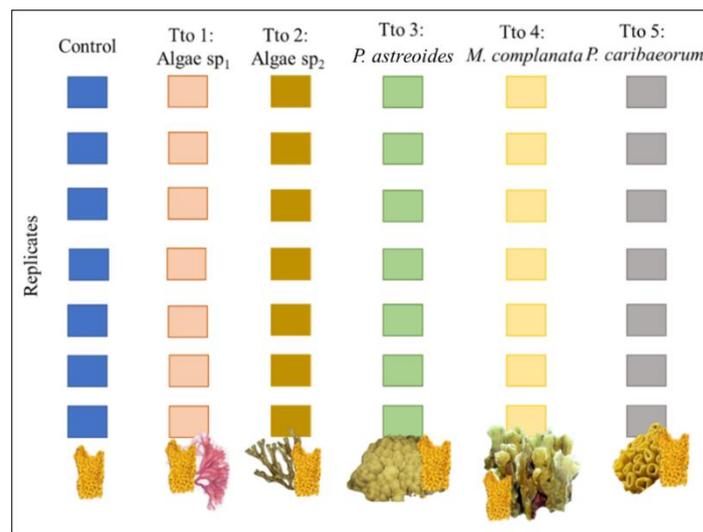


Figura 2. Esquema del experimento de campo. Se muestra el control y los distintos tratamientos con sus respectivas réplicas.



Figura 3 Fragmentos de *A. palmata* trasplantados. (A) muestra el control, donde el fragmento no está en contacto con ningún organismo bentónico y los tratamientos, donde los fragmentos están en contacto con: (B) *M. complanata*, (C) *S. zonale*, (D) *Cladophora* sp., (E) *S. polyceratium* y (F) *P. astreoides*.

La temperatura se registró cada 30 minutos con un sensor (HOBO), que se dejó en el arrecife durante el tiempo que se monitoreó el experimento.

Análisis de datos

El análisis de los datos se realizó con el programa R, creado por el R Core Team (2016, versión 4.0.5). Para la talla inicial de los fragmentos se comprobó si existían diferencias significativas entre el control y los tratamientos por cada sitio y entre sitios, mediante el análisis de varianza (ANOVA, paramétrica) o la prueba Kruskal-Wallis (no paramétrica) de acuerdo con la distribución de los datos. El modelo de regresión de Cox, $\text{coxph}(\text{Surv}(\text{tiempo de supervivencia}, \text{Supervivencia}) \sim \text{altura} + \text{diámetro}, \text{data} = \text{datos})$ se empleó para comprobar si la talla inicial de los fragmentos influyó en la supervivencia, mediante el uso del paquete survival (Therneau & Grambsch, 2000).

La probabilidad de supervivencia (p_s) de los fragmentos del control y de cada tratamiento se evaluó mediante el estimador no paramétrico Kaplan-Meier. Las diferencias entre las distribuciones de supervivencia entre sitios y/o tratamientos se analizó mediante la prueba del Log-Rank (no paramétrica), con el uso de los paquetes survival (Therneau & Grambsch, 2000) y survminer (Kassambara *et al.*, 2021).

El modelo de regresión de Cox se utilizó para estimar (1) el efecto de los sitios y los tratamientos (coxph (sobrevivencia ~ sitio + tratamiento, data=datos)) y (2) el efecto de interacción sitio-tratamiento (coxph (sobrevivencia ~ sitio * tratamiento, data=datos)) sobre la supervivencia de los fragmentos.

La tasa de crecimiento de los fragmentos se determinó como la diferencia del diámetro y altura durante cada período de estudio, mediante la fórmula empleada por Mercado-Molina *et al.* (2014):

$$\text{Tasa de crecimiento} = \frac{(\text{talla final} - \text{talla inicial})}{\text{tiempo}}$$

Donde:

talla final: altura y/o diámetro (cm) alcanzado por los fragmentos al final de cada período.

talla inicial: altura y/o diámetro (cm) del fragmento al inicio de cada período.

tiempo: número de días que comprende cada período de estudio.

Se utilizó un modelo linear mixto para evaluar el efecto del sitio (tasa de crecimiento ~ Sitio + Período + (1 | Fragmento) + offset (log (Fragmento)), data = Datos) y de los tratamientos (tasa de crecimiento ~ Tratamiento + Período + (1 | Fragmento) + offset (log (Fragmento)), data = Datos) para cada período de estudio sobre el crecimiento de los fragmentos, con el uso del paquete lme4 (Douglas *et al.*, 2015).

Además, se calculó la temperatura media mensual.

3.3 Resultados

Talla inicial de los fragmentos

La talla media inicial de los fragmentos fue similar entre los controles y los tratamientos para cada sitio (Tabla 1). En el análisis de las tallas entre controles y tratamientos entre sitios (Tabla 2) se encontraron diferencias significativas (ANOVA, $p = 0.02$) en el diámetro, donde los fragmentos del control de la región noroccidental tuvieron un diámetro mayor (PB: 3.3 ± 0.7 cm, RG: 3.2 ± 0.7 cm) que los de La Puntica (2.3 ± 0.8 cm). El modelo de regresión de cox no mostró un efecto de la talla inicial de los fragmentos sobre su supervivencia en ninguna de las tres crestas.

Tabla 1. Talla promedio inicial (\pm DE) de los fragmentos de *A. palmata* trasplantados para el control y los diferentes tratamientos en el arrecife de Playa Baracoa (PB), Rincón de Guanabo (RG) y La Puntica (LP). CLAD: *Cladophora*, SAR: *Sargassum*, MCOM: *M. complanata*, PAST: *P. astreoides*, DICT: *Dictyora*, STYP: *S. zonale*, PCAR: *P. caribaeorum*.

Sitio	Tratamiento	Altura (cm) (media \pm DE)	Diámetro (cm) (media \pm DE)
PB	Control	3.2 \pm 0.9	3.3 \pm 0.7
	CLAD	3.3 \pm 0.9	2.9 \pm 0.5
	SAR	2.9 \pm 0.9	3.3 \pm 1
	MCOM	2.5 \pm 0.7	2.9 \pm 1.7
	PAST	2.8 \pm 0.8	3.1 \pm 1.3
valor-p		K-W, $X^2= 3.3$, df = 4, p = 0.5	K-W, $X^2= 3$, df = 4, p= 0.6
RG	Control	2.7 \pm 0.9	3.2 \pm 0.7
	CLAD	2.5 \pm 1.2	2.1 \pm 0.8
	DICT	2.9 \pm 1.3	3.3 \pm 1.2
	STYP	3.1 \pm 1	2.7 \pm 0.6
	MCOM	2 \pm 0.5	2.3 \pm 0.8
PAST	2.5 \pm 0.7	2.8 \pm 1.1	
valor-p		K-W, $X^2 = 7.3$, df = 5, p = 0.2	ANOVA, F=1.9, p = 0.1
LP	Control	3.5 \pm 0.9	2.3 \pm 0.8
	MCOM	3.5 \pm 1.5	2.3 \pm 0.4
	PAST	3.2 \pm 1.1	2.3 \pm 0.6
	PCAR	2.6 \pm 0.6	2.3 \pm 0.3
valor-p		ANOVA, F= 0.9, p = 0.4	ANOVA, F= 0.004, p = 1

Tabla 2. Valor de significación ($p \leq 0.05$) de la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis (K-W) y el análisis de varianza (ANOVA) para las tallas iniciales (diámetro y altura) de los fragmentos del control y los tratamientos con *P. astreoides*, *M. complanata* y algas, entre las crestas Playa Baracoa (PB), Rincón de Guanabo (RG) y La Puntica (LP). En el caso del diámetro de los fragmentos del control se realizó la prueba post hoc de Dunn. PAST: *P. astreoides*, MCOM: *M. complanata*.

Tratamiento	valor-p	
	Diámetro	Altura
Control	ANOVA, p = 0.02	ANOVA, p= 0.2
	PB-LP, p = 0.04	
	RG-LP, p = 0.04	
PAST	ANOVA, p= 0.3	ANOVA, p= 0.4
MCOM	K-W, p = 0.8	K-W, p = 0.1
Algas	ANOVA, p= 0.4	ANOVA, p= 0.6

Supervivencia

Los fragmentos que sobrevivieron al primer período de estudio no mostraron signos de enfermedad u otra afectación, y se evidenció crecimiento hacia el epoxi. La supervivencia de los fragmentos del control no difirió significativamente ($p=0.2$) entre sitios (Fig. 4A). En La Puntica, la mitad de los fragmentos del control murieron ($p_s=0.5$) a los 25 días, lo que constituyó la mayor mortalidad en el menor tiempo, en comparación con los otros dos sitios. En Rincón de Guanabo se registró una supervivencia elevada ($p_s=0.8$) hasta los 125 días, después de este tiempo no se encontraron los fragmentos, probablemente porque se desprendieron del sustrato. La supervivencia de los fragmentos en contacto con *P. astreoides* fue similar ($p=0.1$) en los tres sitios (Fig. 4B). Para dicho tratamiento, en Rincón de Guanabo se registró en el último período de estudio la menor supervivencia de 0.4; mientras que en La Puntica la mayor, de 0.9 a los 358 días. La supervivencia de los fragmentos en contacto con *M. complanata* tampoco varió significativamente ($p=0.06$) entre sitios (Fig. 4C). En Playa Baraca y Rincón de Guanabo a los 275 y 245 días respectivamente, todos los fragmentos estaban muertos. Por otra parte, en La Puntica a los 358 días la mitad de los fragmentos se mantenían vivos (Tabla 3).

El modelo de regresión de Cox demostró que *P. astreoides* ($p=0.02$) tuvo un efecto positivo y *M. complanata* ($p=0.04$) negativo en la supervivencia de los fragmentos en los tres sitios de estudio. La cresta de Rincón de Guanabo presentó un efecto negativo ($p=0.01$) sobre la supervivencia de los fragmentos. Mientras que, la cresta La Puntica tuvo un efecto positivo en la supervivencia de los tratamientos con *P. astreoides* ($p=0.04$) y *M. complanata* ($p=0.01$).

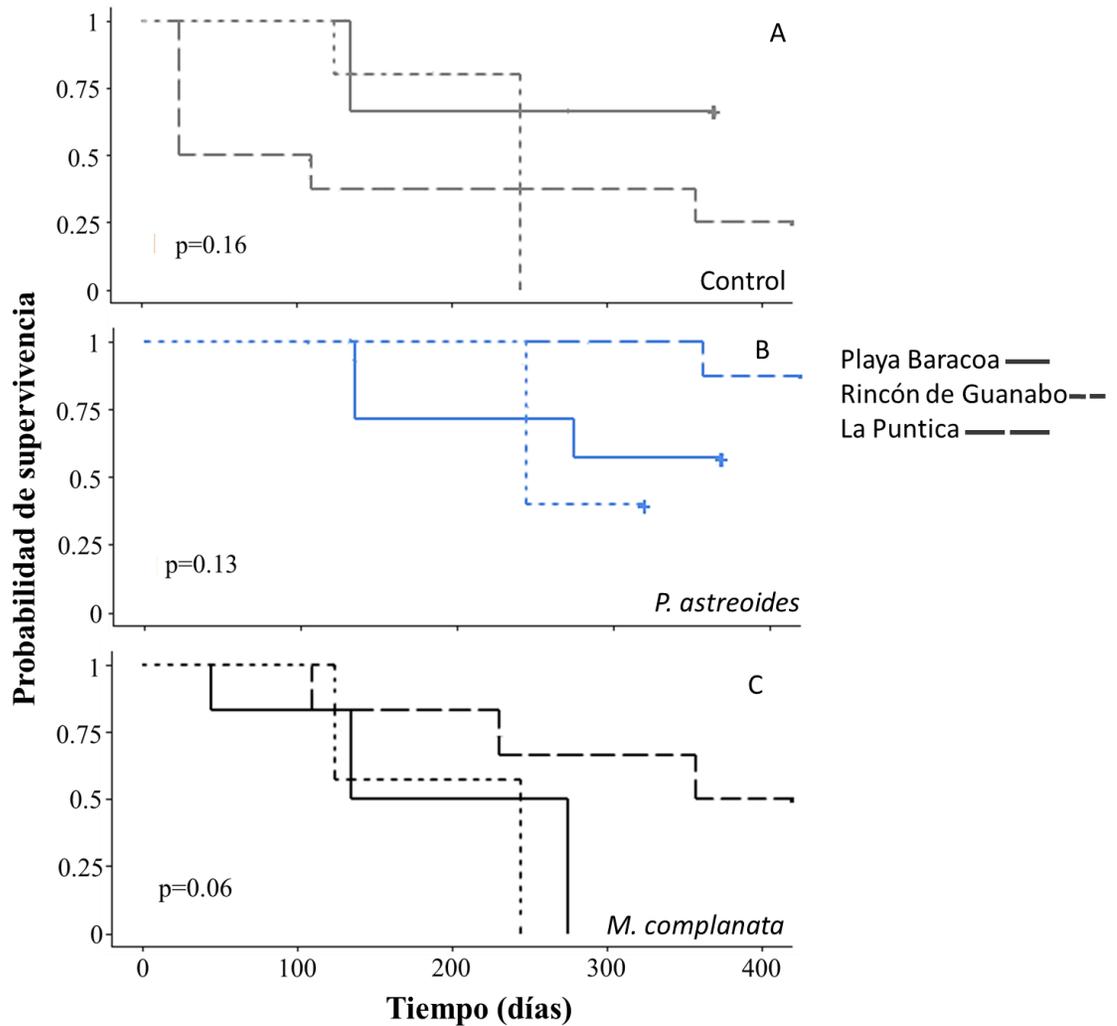


Figura 4 Curvas de supervivencia acumulada calculadas a partir del método de Kaplan-Meier, para los fragmentos (A) del control, (B) el tratamiento con *P. astreoides* y (C) el tratamiento con *M. complanata*, en las crestas de Playa Baracoa, Rincón de Guanabo y La Puntica. El valor de $p \leq 0.05$ indica diferencias significativas entre sitios para el control y tratamientos.

La sobrevivencia de los fragmentos varió significativamente ($p = 0.007$) según la especie de alga (Fig. 5). Los tratamientos con *Cladophora* ($p = 0.01$) y *Dictyota* ($p = 0.02$) en Rincón de Guanabo presentaron un efecto negativo en la supervivencia de los fragmentos. Por otra parte, el modelo de regresión de cox no detectó un efecto significativo por las otras especies de algas sobre la supervivencia de los fragmentos. Los fragmentos en interacción con *Cladophora* sp. mostraron diferencias marcadas ($p = 0.03$) de supervivencia entre sitios, siendo mayor en Playa Baracoa. Para este tratamiento, la tendencia fue a disminuir en el tiempo, y para el último período de estudio se evidenció una probabilidad de supervivencia baja, de 0.2 en Playa Baracoa y 0.1 en Rincón de Guanabo. Los fragmentos en

interacción con *Dictyota* mantuvieron una supervivencia elevada ($p_s= 0.9$) hasta los 125 días, después de este tiempo no se encontraron los fragmentos. La supervivencia de los fragmentos en contacto con *Dictyota* difirió con el tratamiento de *Cladophora* ($p=0.02$) en Playa Baracoa y con el tratamiento de *Sargassum* ($p= 0.002$). Los fragmentos con *Sargassum* mantuvieron una supervivencia elevada ($p_s=0.8$) hasta los 275 días, y fue aproximadamente ocho veces mayor y diferente ($p= 0.01$) a los fragmentos con *Cladophora* (Tabla 3).

Por último, el tratamiento con *P. caribaeorum* en La Puntica no mostró un efecto significativo en la supervivencia de los fragmentos y a los 231 días la supervivencia se mantenía alta ($p_s =0.8$) (Tabla 2).

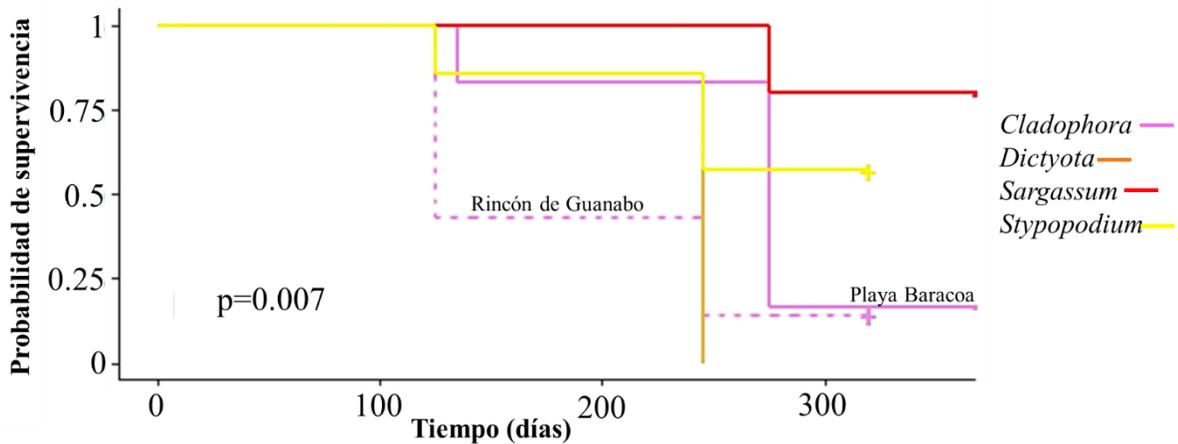


Figura 5 Curvas de supervivencia acumulada calculadas a partir del método de Kaplan-Meier, para los tratamientos con algas, en las crestas de Playa Baracoa (*Cladophora* y *Sargassum*) y Rincón de Guanabo (*Cladophora*, *Dictyota* y *Stypopodium*). El valor de $p \leq 0.05$ indica diferencias significativas entre los tratamientos.

Tabla 3 Variación temporal en la probabilidad de supervivencia (p_s) de los fragmentos de *Acropora palmata* para el control y los tratamientos en las crestas de Playa Baracoa (PB), Rincón de Guanabo (RG) y La Puntica (LP).

Sitio	Tratamiento	Tiempo (días)	p_s
PB	Control	135	0.7
	<i>Porites astreoides</i>	135	0.7
		275	0.6
	<i>Millepora complanata</i>	45	0.8
		135	0.5
		275	0
	<i>Cladophora</i>	135	0.8
		275	0.2
	<i>Sargassum</i>	275	0.8
	RG	Control	125
<i>Porites astreoides</i>		245	0
		245	0.4
<i>Millepora complanata</i>		125	0.6
		245	0
<i>Cladophora</i>		125	0.4
		245	0.1
<i>Dictyota</i>		125	0.9
		245	0
<i>Styopodium zonale</i>		125	0.9
	245	0.6	
LP	Control	25	0.5
	<i>Porites astreoides</i>	110	0.4
		358	0.3
		358	0.9
	<i>Millepora complanata</i>	110	0.8
		231	0.7
	358	0.5	
<i>Palythoa caribaerum</i>	231	0.8	

Tasa de crecimiento

El análisis del modelo lineal mixto demostró que la tasa de crecimiento del diámetro y altura de los fragmentos del control estuvo influenciada negativamente por las crestas de estudio (PB: $p < 0.001$; RG: $p < 0.001$, LP: $p = 0.002$). La tasa de crecimiento incrementó en diámetro ($p = 0.006$) del primer al segundo período. En Playa Baracoa aumentó 3.3 veces de 0.003 a 0.01 cm día^{-1} . En Rincón de Guanabo pasó de tener valores negativos en el primer período de estudio a 0.02 cm día^{-1} . En La Puntica aumentó

a $0.003 \text{ cm día}^{-1}$ para el segundo período. La altura también aumentó en las crestas de la región noroccidental (PB: 0.01 a 0.03 cm día^{-1} , RG: -0.01 a 0.03 cm día^{-1}) para el segundo período, sin embargo, en La Puntica disminuyó de 0.002 a $-0.009 \text{ cm día}^{-1}$. En Playa Baracoa la tasa de crecimiento de los fragmentos del control y tratamientos disminuyó significativamente ($p= 0.02$) en el último período de estudio (Tabla 4, Fig. 6).

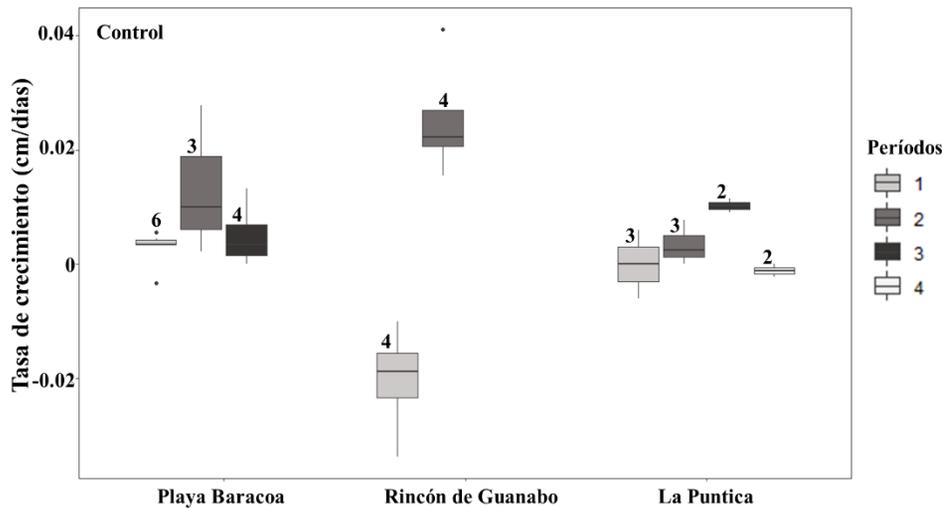


Figura 6 Tasa de crecimiento de los fragmentos del control para cada período de estudio en las tres crestas. Los números encima de las barras indican el total de fragmentos medidos para cada tiempo por tratamiento.

La tasa de crecimiento media de los fragmentos en el tratamiento con *P. astreoides* disminuyó de forma significativa ($p= 0.005$) de 0.01 a $-0.0005 \text{ cm día}^{-1}$ en diámetro y de 0.005 a $0.001 \text{ cm día}^{-1}$ en altura, del primer al tercer período en Playa Baracoa. En La Puntica, aumentó 2.5 veces en diámetro (0.002 a $0.005 \text{ cm día}^{-1}$, $p= 0.001$) y 1.5 veces en altura (0.002 a $0.003 \text{ cm día}^{-1}$, $p= 0.001$) del primer al cuarto período (Tabla 4, Fig. 7).

El tratamiento con *M. complanata* no mostró efecto significativo en el crecimiento de los fragmentos. En Playa Baracoa la tasa de crecimiento media se pudo registrar para el primer período de estudio y fue de $-0.001 \text{ cm día}^{-1}$ para el diámetro y de $0.002 \text{ cm día}^{-1}$ para la altura. En Rincón de Guanabo, ocurrió un aumento de -0.01 a $0.008 \text{ cm día}^{-1}$ en diámetro y de -0.004 a $0.006 \text{ cm día}^{-1}$ en altura del primer al segundo período. En la Puntica, la tasa de crecimiento media osciló entre 0.0006 a $0.007 \text{ cm día}^{-1}$ durante los cuatro períodos de estudio (Tabla 4, Fig. 8).

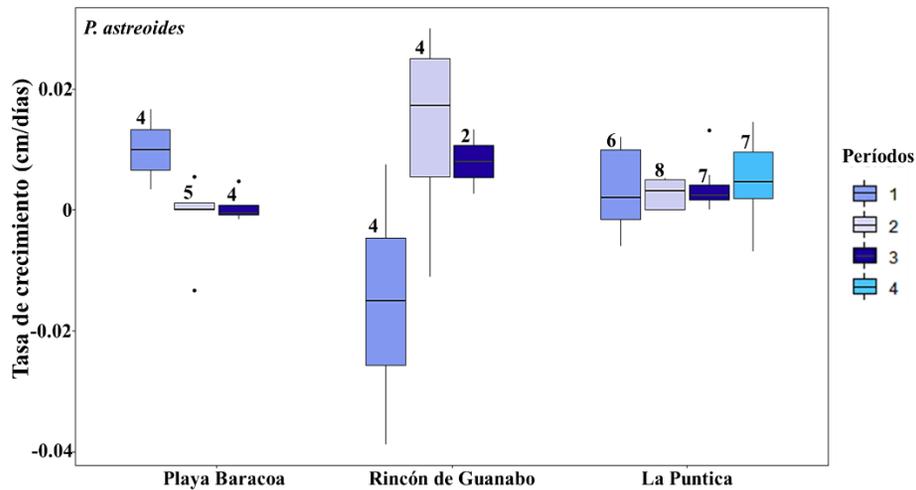


Figura 7 Tasa de crecimiento de los fragmentos del tratamiento con *Porites astreoides* para cada período de estudio en las tres crestas. Los números encima de las barras indican el total de fragmentos medidos para cada tiempo por tratamiento.

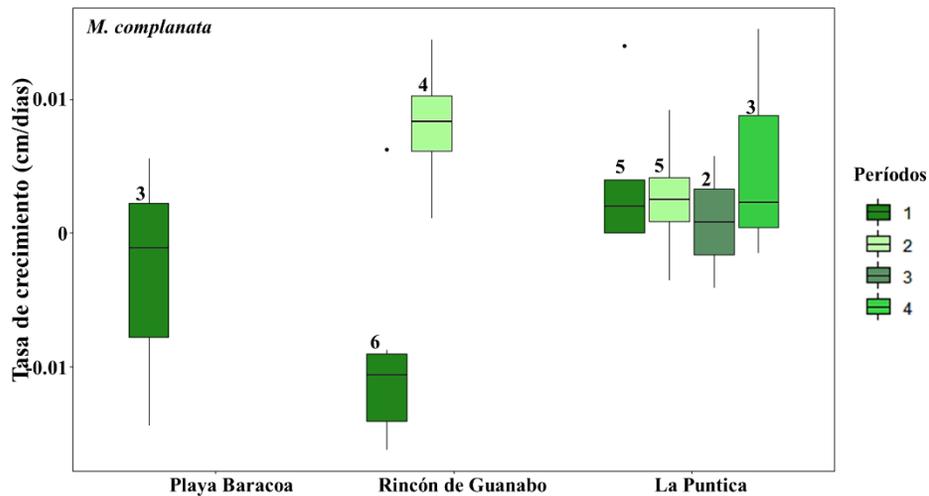


Figura 8 Tasa de crecimiento de los fragmentos del tratamiento con *Millepora complanata* para cada período de estudio en las tres crestas. Los números encima de las barras indican el total de fragmentos medidos para cada tiempo por tratamiento.

El tratamiento con *Cladophora* establecido tanto en Playa Baracoa como en Rincón de Guanabo, no mostró tener efecto significativo en el crecimiento de los fragmentos. La interacción con *Dictyota* tuvo un efecto positivo ($p = 0.0002$) en la tasa de crecimiento de los fragmentos, con un aumento en el diámetro de 0.001 a 0.03 cm día⁻¹ y en la altura de 0.009 a 0.02 cm día⁻¹ desde el primer al segundo período de estudio, en Rincón de Guanabo. Los fragmentos con *Sargassum* disminuyeron su crecimiento en el tiempo de 0.02 a 0.0005 cm día⁻¹ en diámetro y hasta -0.003 cm día⁻¹ en altura. La tasa de crecimiento de los fragmentos en interacción con *Styopodium* aumentó ($p < 0.001$) de -0.01 a 0.006

cm día⁻¹ en altura. Mientras que el diámetro presentó fluctuaciones en el tiempo, con el mayor crecimiento de 0.02 cm día⁻¹ en el segundo período de estudio (Fig. 9).

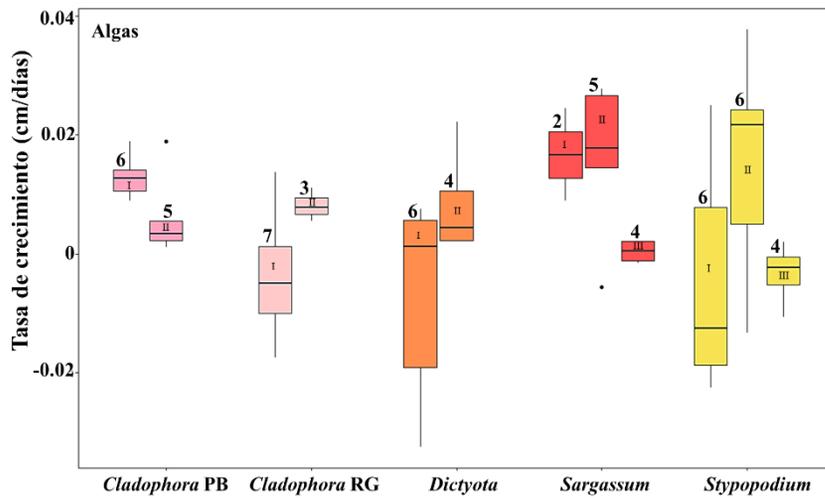


Figura 9 Tasa de crecimiento de los fragmentos para los tratamientos con las especies de algas *Cladophora sp.*, *Dictyota*, *Sargassum polyceratum* y *Stypopodium zonale* para cada período de estudio en las tres crestas. Los números encima de las barras indican el total de fragmentos medidos para cada tiempo por tratamiento. El número romano indica el período de estudio en cada tratamiento con algas.

El tratamiento con *Palythoa* en la cresta la Puntica, tuvo efecto significativo en el crecimiento de los fragmentos ($p= 0.008$). La tasa de crecimiento media para el diámetro aumentó de 0.001 a 0.005 cm día⁻¹ y la altura de -0.002 a 0.009 cm día⁻¹, desde el primer al cuarto período de estudio (Tabla 4).

Tabla 4 Tasa de crecimiento de los fragmentos del control y los tratamientos para cada tiempo de estudio en Playa Baracoa (PB), Rincón de Guanabo (RG) y La Puntica (LP). Se muestra la mediana y los rangos (mínimo y máximo). Cuando el valor es cero, es que no se detectó crecimiento y si es negativo, hubo una disminución en la talla. El valor de N representa el número de fragmentos medidos en cada período.

Sitio	Tratamientos	Tiempo (días)	N	Diámetro (cm día ⁻¹)	Rangos (mín, máx)	Altura (cm día ⁻¹)	Rangos (mín, máx)
PB	Control	90	6	0.003	-0.003, 0.006	0.01	0.001, 0.02
		180	3	0.01	0.002, 0.03	0.03	0, 0.03
		370	4	0.003	0, 0.01	0.007	-0.005, 0.02
	<i>P. astreoides</i>	90	4	0.01	0.003, 0.017	0.005	0.002, 0.016
		180	5	-0.001	-0.01, 0.006	0.004	-0.02, 0.02
		370	4	-0.0005	-0.0016, 0.005	0.001	-0.005, 0.008
	<i>M. complanata</i>	90	3	-0.001	-0.014, 0.006	0.002	0.01, 0.009
		180	0	-	-	-	-
		370	0	-	-	-	-
	<i>Sargassum</i>	90	2	0.02	0.009, 0.02	0.02	0.01, 0.02
		180	5	0.02	-0.006, 0.03	0.02	0.01, 0.04
		370	4	0.0005	-0.002, 0.002	-0.003	-0.02, 0.007
	<i>Cladophora</i>	90	6	0.01	0.009, 0.02	0.01	0.01, 0.03
		180	5	0.003	0.001, 0.02	0.01	0, 0.03
		370	1	0.007	-	0.007	-
RG	Control	80	4	-0.02	-0.03, -0.01	-0.01	-0.02, 0.05
		170	4	0.02	0.01, 0.04	0.03	0.001, 0.03
		320	0	-	-	-	-
	<i>P. astreoides</i>	80	4	-0.02	-0.04, 0.008	0.0006	-0.01, 0.02
		170	4	0.02	-0.01, 0.03	-0.003	-0.01, 0.03
		320	2	0.008	0.003, 0.01	0.02	0.02
	<i>M. complanata</i>	80	6	-0.01	-0.02, 0.006	-0.004	-0.03, 0.03
		170	4	0.008	0.001, 0.01	0.006	0, 0.01
		320	0	-	-	-	-
	<i>Dictyota</i>	80	6	0.001	-0.03, 0.008	0.009	-0.02, 0.02
		170	4	0.03	0.002, 0.02	0.02	-0.004, 0.04
		320	0	-	-	-	-
	<i>Styopodium</i>	80	6	-0.01	-0.02, 0.03	-0.01	-0.03, 0.04
		170	6	0.02	0, 0.04	0.002	-0.03, 0.04
		320	4	-0.002	-0.01, 0.002	0.006	0.002, 0.007
<i>Cladophora</i>	80	7	-0.005	-0.02, 0.01	-0.01	-0.04, 0.01	
	170	3	0.008	0.006, 0.01	0.01	0.01, 0.02	
	320	0	-	-	-	-	
LP	Control	50	3	0	-0.006, 0.006	0.002	0.002
		170	3	0.003	0, 0.008	-0.009	-0.01, 0.008
		292	2	0.01	0.009, 0.01	0.02	0.009, 0.03
		423	2	-0.001	-0.002, 0	0.003	0.002, 0.005
	<i>P. astreoides</i>	50	6	0.002	-0.006, 0.01	0.002	-0.004, 0.01
		170	8	0.003	0, 0.005	0.003	-0.02, 0.009
		292	7	0.003	0, 0.01	0.003	-0.005, 0.01
		423	7	0.005	-0.007, 0.01	0.003	-0.01, 0.02
	<i>M. complanata</i>	50	5	0.002	0, 0.01	0.002	-0.002, 0.004
		170	5	0.003	-0.004, 0.009	0.0006	-0.01, 0.01
		292	2	0.0008	-0.004, 0.006	0.007	0.004, 0.01
		423	3	0.002	-0.002, 0.02	0.004	-0.007, 0.05
	<i>Palythoa</i>	50	5	0.001	-0.004, 0.008	-0.002	-0.002, 0.002
		170	5	0.002	-0.003, 0.008	0.003	-0.01, 0.01
		292	2	0.004	0.002, 0.006	-0.0004	-0.0008, 0
423		4	0.005	-0.0008, 0.009	0.009	-0.0008, 0.03	

Variación de la temperatura

La temperatura media en las dos crestas de la región noroccidental mostró un patrón similar (Tabla 5). En el primer período, correspondiente a los meses de marzo, abril y mayo de 2021, el rango de temperatura mínima y máxima estuvo entre 24.9 a 30.2 °C. En el mes de marzo se presentó la menor temperatura media de 27.1 ± 0.7 °C y en mayo se mostró un aumento a 29.4 ± 0.4 °C. El segundo período abarcó los meses de junio, julio y agosto de 2021, donde se registró un mínimo de 27.3 °C y un máximo de 31.7 °C. La temperatura media aumentó durante estos tres meses desde 28.4 ± 0.4 °C en junio, hasta 30.5 ± 0.6 °C en agosto. El tercer período empezó de septiembre hasta enero de 2022, y se evidenció una disminución de la temperatura media desde 30 a 26.1 °C. La temperatura mínima registrada fue de 25 °C y la máxima de 31 °C.

Tabla 5 Temperatura media mensual (\pm desviación estándar, DE) y valores mínimos (mín) y máximos (máx) registrados en la cresta de Playa Baracoa (PB) y Rincón de Guanabo (RG) durante los períodos de estudio.

Año	Período	Mes	PB		RG		
			Temperatura	mín-máx	Temperatura	mín-máx	
2021	1 ^{er}	Marzo	27.1 ± 0.7	25.1 - 29.5	26.3 ± 0.4	24.9 - 27.3	
		Abril	28.9 ± 0.7	26.8 - 30.3	-	-	
		Mayo	29.4 ± 0.4	28.1 - 30.3	-	-	
	2 ^{do}	Junio	28.6 ± 0.6	27.3 - 30.5	28.4 ± 0.4	27.4 - 29.7	
		Julio	29.4 ± 0.8	27.8 - 31.5	29 ± 0.7	27.8 - 30.8	
		Agosto	30.5 ± 0.6	29.4 - 31.7	30.1 ± 0.4	29.4 - 30.9	
	3 ^{er}	Septiembre	29.9 ± 0.5	28.9 - 31.1	29.8 ± 0.3	29.3 - 30.5	
		Octubre	29.4 ± 0.5	28.4 - 30.7	29.3 ± 0.4	28.4 - 30.2	
		Noviembre	27.9 ± 0.7	26.1 - 29.3	27.8 ± 0.6	26.5 - 29.3	
		Diciembre	-	-	-	-	
	2022		Enero	-	-	26.1 ± 0.4	25 - 26.9

Para los arrecifes dentro del Parque Nacional Jardines de la Reina, no se pudieron registrar las temperaturas durante el primer período, ni parte del segundo. A partir del tercer período, que correspondió de agosto a noviembre de 2022 se evidenció una disminución de la temperatura media en el tiempo, desde 31 ± 0.3 °C en agosto a 29.2 ± 0.3 °C en noviembre. Aunque, en los meses de septiembre y noviembre se registraron máximos de 32 °C. El cuarto y último período abarcó de diciembre de 2022 a abril de 2023, durante este tiempo las temperaturas medias se mantuvieron entre 27.2 °C y 28.6 °C (Tabla 6).

Tabla 6 Temperatura media mensual (\pm desviación estándar, DE) registrada en Jardines de la Reina (JR) durante los períodos de estudio.

Año	Período	Mes	Temperatura	mín-máx
2022	1 ^{er}	Marzo	-	-
		Abril	-	-
	2 ^{do}	Mayo	-	-
		Junio	-	-
		Julio	30.5 \pm 0.4	30.3 – 32.7
	3 ^{er}	Agosto	31 \pm 0.3	31 – 31.6
		Septiembre	30.8 \pm 0.4	30.1 – 31.7
		Octubre	30.2 \pm 0.4	30.4 – 30.9
		Noviembre	29.2 \pm 0.3	28.6 – 31.8
		Diciembre	28.5 \pm 0.5	26.3 - 32
		Enero	27.5 \pm 0.3	26.6 – 27.9
	2023	4 ^{to}	Febrero	27.2 \pm 0.3
Marzo			27.3 \pm 0.3	26 - 28
Abril		28.6 \pm 0.5	27.2 – 30.1	

3.4 Discusión

Los fragmentos utilizados en el experimento presentaron un tamaño inicial entre >1 y 5 cm (diámetro/altura) y se comprobó que esa talla no afectó la supervivencia. La talla inicial con la que se siembran los fragmentos constituye un indicador clave en el crecimiento, reproducción y supervivencia (Mumby & Harborne, 2010; Ferrari *et al.*, 2012). Además, los fragmentos pueden ser más resistentes ante enfermedades y depredación, ya que tienen más reservas de energía para invertir en la competencia (Box & Mumby, 2007; Birrell *et al.*, 2008). Los fragmentos de *A. palmata* en el experimento crecieron sobre las colonias de *P. astreoides* demostrando ser un competidor superior, al contrario de lo que se observó con el hidrozoo *M. complanata*, el cual creció sobre los fragmentos ocasionando la muerte de estos.

En general, la tasa de crecimiento de los fragmentos en el presente estudio fue similar y en ocasiones menor a la expuesta por Lirman (2000) para fragmentos de *A. palmata* que fueron el resultado de huracanes que afectaron a Florida durante 1992 y 1994. Dicho autor demostró que estos fragmentos producto de huracanes presentaron una tasa de crecimiento lenta durante el primer año, de 0.005 cm/día (= 1.7 cm/año) y aumentó exponencialmente con los años. La tasa de crecimiento de fragmentos resultado de huracanes podría usarse como referencia para fragmentos que han sufrido algún tipo de estrés. Los fragmentos en este experimento sufrieron estrés por manipulación, conocido como shock

inicial de trasplante (Forrester *et al.*, 2012), además del estrés adicional provocado por la interacción, lo que pudiera explicar la tasa baja de crecimiento. También, en algunos períodos de tiempo se evidenció un crecimiento negativo, lo que pudo estar dado por coralivoría o mordidas de peces herbívoros.

La probabilidad de supervivencia de los fragmentos del control fue similar en los tres sitios, mientras que la tasa de crecimiento fue diferente entre sitios, lo que indica que hay factores bióticos y/o abióticos que influyeron en el crecimiento de *A. palmata*. Las tasas de crecimiento de los fragmentos de los controles en los tres sitios fueron mayores durante los meses más cálidos. De acuerdo con Gladfelter *et al.* (1978), *A. palmata* tiene tasas de crecimiento de 0.01 y 0.03 cm día⁻¹ (= 5 a 10 cm año⁻¹), que es mayor cuando las temperaturas son cercanas a los 29 °C y menor a partir de los 26 °C. En Playa Baracoa, de septiembre a enero (último período de estudio) se evidenció un decremento en la tasa de crecimiento de los fragmentos del control y de los tratamientos, probablemente por una disminución en las temperaturas, debido al paso de frentes fríos por la región noroccidental durante este período.

La supervivencia de los fragmentos en interacción con *P. astreoides* fue elevada y similar en las tres crestas durante todo el experimento. En La Puntica se detectó un efecto marcado del sitio sobre este tratamiento. Ladd *et al.* (2019) sugirieron que *Porites* es una de las especies menos agresivas del arrecife. La interacción de competencia entre *A. palmata* y *P. astreoides* probablemente ocurrió mediante tentáculos “sweeper”, filamentos mesentéricos y/o metabolitos secundarios (Chornesky, 1983; Pineda-Munive & Garcia-Uruena, 2022). También, *P. astreoides* pudo haber favorecido la supervivencia y/o crecimiento de los fragmentos debido a una asociación de susceptibilidad. Este tipo de interacción tiene lugar cuando dos especies pueden o no competir directamente por el mismo recurso, además de interactuar indirectamente al compartir el mismo depredador (Johnston & Miller, 2014; Rivas *et al.*, 2021) como, *C. erosa*, peces loros de la familia Scaridae (Rotjan & Lewis, 2005; Mumby 2009) y *Stegastes planifrons* (Cuvier, 1830) (Forrester *et al.*, 2012).

M. complanata tuvo un efecto negativo en la supervivencia de los fragmentos en los tres sitios, pero no influyó en el crecimiento de los fragmentos que sobrevivieron. El hidrozooario provocó una mortalidad elevada, e incluso se encontró compitiendo exitosamente al sobrecrecer los fragmentos, del mismo modo que fue observado por Ladd *et al.* (2019). En Playa Baracoa y Rincón de Guanabo a partir de los 200 días de interacción, todos los fragmentos murieron. Sin embargo, en La Puntica se presenciaron una mayor resistencia por parte de los fragmentos ante el contacto con *M. complanata*. La respuesta de supervivencia diferencial entre sitios para esta interacción pudiera estar asociada a (1) las características

propias de dicha cresta, (2) un genotipo más resistente de *A. palmata* o (3) un genotipo más susceptible o menos resistente de *M. complanata*. De acuerdo con Chadwick & Morrow (2011) y Ladd *et al.* (2019), los mecanismos de interacción entre organismos, incluso de la misma especie pueden variar a diferentes intensidades de luz, oleaje, nutrientes, temperatura, sedimentación; en dependencia del genotipo, edad, talla, morfología, tiempo de interacción y estreses a los cuales está sometido el arrecife.

El efecto de las algas sobre la supervivencia y el crecimiento de los fragmentos varió según la especie. En Rincón de Guanabo, a los 245 días los fragmentos de los tratamientos con *Cladophora* y *Dictyota* mostraron mortalidad, lo que puede estar vinculado a las condiciones y características de esta cresta. De acuerdo con van Woesik *et al.* (2018), una cobertura mayor al 15 % de *Dictyota* afecta la supervivencia y el crecimiento de *A. cervicornis*. Estos autores también consideran la posibilidad de que las condiciones del sitio propician la abundancia de *Dictyota*, pero más que el alga, los estreses a los cuales está sometido el arrecife son los que no favorecen al coral. La interacción con *Cladophora* en Playa Baracoa no afectó la supervivencia de los fragmentos. La respuesta diferencial de los fragmentos en contacto con *Cladophora*, puede deberse a que estas crestas presentan características físicas, ecológicas, manejo y grado de degradación diferentes. Mientras se mantuvieron vivos los fragmentos en interacción con *Dictyota*, la tasa de crecimiento aumentó en el tiempo. Por otra parte, el tratamiento de *Cladophora* no mostró un efecto en el crecimiento de los fragmentos.

Los fragmentos en contacto con *Sargassum* y *Styopodium*, mantuvieron una supervivencia elevada durante todo el experimento. A pesar de que, las algas han sido atribuidas a ganar en la competencia con corales por, sobrecrecimiento, sombreo, abrasión, incremento de sedimento, interacciones aleloquímicas que inducen la mortalidad, o actividad microbiana debido a los exudados de las mismas (Lirman *et al.*, 2001; Nugues & Roberts, 2003; Box & Mumby, 2007; Venera-Ponton *et al.*, 2011), también pueden influir de manera positiva al brindar protección ante depredadores (Venera-Ponton *et al.*, 2011; Ferrari *et al.*, 2012). Además, puede considerarse que la intensidad de competencia de las algas en este experimento fue baja ya que solo estuvieron en interacción con uno de los lados del fragmento, principalmente en la parte basal que es donde se encontraba el epoxi. Esta fue probablemente la razón por lo cual no se detectó un efecto significativo en la supervivencia y crecimiento para algunos de los tratamientos.

Por otra parte, la supervivencia de los fragmentos de *A. palmata* en interacción con *P. caribaeorum* fue elevada y no se mostró sobrecrecimiento por ninguna de las dos especies. La tasa de crecimiento para el diámetro mostró un aumento en el tiempo, mientras que los valores de altura fluctuaron. La mayoría de

los estudios plantean que, aunado a las macroalgas, *Palythoa* es uno de los competidores más exitosos del arrecife (Chadwick & Morrow, 2011; Cruz *et al.*, 2016; Ladd *et al.*, 2019). Sin embargo, se ha demostrado que diferentes especies de coral son más resistentes a la competencia con este zoantideo (Lustic *et al.* 2020). De acuerdo con los experimentos de Suchanek & Green (1981) y los resultados de este estudio, se evidencia que las especies del género *Acropora* presentan alguna estrategia defensiva que garantiza su supervivencia ante dicha interacción.

3.5 Conclusiones

Los resultados obtenidos en el presente experimento demostraron que la supervivencia de los fragmentos del control, con *P. astreoides* y *M. complanata* no difirió entre sitios, a pesar de tener características ecológicas, manejo y grado de degradación diferentes. De manera general, se evidenció que el arrecife de Rincón de Guanabo influyó negativamente en la supervivencia de los fragmentos. También se detectó un efecto de la cresta La Puntica para los tratamientos de *P. astreoides* y *M. complanata*. Sin embargo, mediante este experimento no se puede elucidar cuales fueron los factores que intervinieron directamente en la respuesta de los fragmentos para cada uno de los arrecifes. El contacto con *P. astreoides* no afectó la supervivencia de *A. palmata* y *M. complanata* causó la mortalidad elevada de los fragmentos. La supervivencia y crecimiento de los fragmentos en interacción con las algas difirió según la especie. Los fragmentos en contacto con *Sargassum* presentaron una supervivencia elevada y el crecimiento fue similar al reportado en la literatura para *A. palmata*.

Literatura citada

- Adam, T. C., Burkepile, D. E., Holbrook, S. J., Carpenter, R. C., Claudet, J., Loiseau, C., Thiault, L., Brooks, A. J., Washburn, L., Schmitt, R. J. (2021). Landscape-scale patterns of nutrient enrichment in a coral reef ecosystem: implications for coral to algae phase shifts. *Ecol. Appl.*, 31(1), e2227.
- Aronson, R. B., Precht, W. F. (2001). White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia*, 460, 25–38.
- Aronson, R., Bruckner, A., Moore, J., Precht, B., Weil E. (2008). *Acropora palmata*. The IUCN Red List of Threatened Species: e.T133006A3536699. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T133006A3536699.en>. Accessed on 11 April 2022.
- Bastidas, C., Bone, D. (1996). Competitive strategies between *Palythoa caribaeorum* and *Zoanthus sociatus* (Cnidaria: Anthozoa) at a reef flat environment in Venezuela. *Bull. Mar. Sci.*, 59(3), 543-555.
- Birrell, C. L., McCook, L.J., Willis, B. L., Diaz-Pulido, G.A. (2008). Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs. *Oceanogr. Mar. Biol.*

Annu. Rev., 46, 25–64.

- Birrell, C. L., McCook, L. J., Willis, B. L. (2005). Effects of algal turfs and sediment on coral settlement. *Mar. Poll. Bull.*, 51(1-4), 408-414.
- Boström-Einarsson, L., Babcock, R. C., Bayraktarov, E., Ceccarelli, D., Cook, N., Ferse, S. C. A., Hancock, B., Harrison, P., Hein, M., Shaver, E., Smith, A., Suggett, D., Stewart-Sinclair, P. J., Vardi, T., McLeod, I.M. (2020). Coral restoration – a systematic review of current methods, successes, failures and future directions. *PLoS One*, 15:e0226631. doi: 10.1371/journal.pone.0226631.
- Box, S., Mumby, P. (2007). Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 342, 139–149.
- Caswell, H. (1982). Life history theory and the equilibrium status of populations. *Am. Nat.*, 120, 317–339.
- Chadwick, N. E., Morrow, K. M. (2011). Competition Among Sessile Organisms on Coral Reefs. *In Coral Reefs: an ecosystem in transition*. Springer, Dordrecht. 347-371 p.
- Chornesky, E. A. (1983). Induced development of sweeper tentacles on the reef coral *Agaricia agaricites*: a response to direct competition. *The Biol. Bull.*, 165(3), 569-581.
- Connell, J. (1961). The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42:710–723.
- Connell, J. H. (1976). Competitive interactions and the species diversity of corals. In *coelenterate ecology and behavior*, Boston, MA: Springer US, 1976. 51-58 p.
- Connell, J. H., Hughes, T. P., Wallace, C. C., Tanner, J. E., Harms, K. E., Kerr, A. M. (2004). A long-term study of competition and diversity of corals. *Ecol. Monogr.*, 74(2), 179-210.
- Cramer, K. L., Jackson, J. B. C., Donovan, M. K., Greenstein, B. J., Korpanty, C. A., Cook, G. M., Pandolfi, J. M. (2020). Widespread loss of Caribbean acroporid corals was underway before coral bleaching and disease outbreaks. *Sci. Adv.*, 6: eaax9395.
- Cramer, K. L., Donovan, M. K., Jackson, J. B., Greenstein, B. J., Korpanty, C. A., Cook, G. M., Pandolfi, J. M. (2021). The transformation of Caribbean coral communities since humans. *Ecol. Evol.*, 11(15), 10098-10118.
- Cruz, I. C. S., Meira, V. H., de Kikuchi, R. K. P., Creed, J. C. (2016). The role of competition in the phase shift to dominance of the zoanthid *Palythoa cf. variabilis* on coral reefs. *Mar. Environ. Res.*, 115, 28-35.
- Dana, T. F. (1976). Reef-coral dispersion patterns and environmental variables on a Caribbean coral reef. *Bull. Mar. Sci.*, 26(1), 1-13.
- 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. *Ecol. Lett.*, 15, 1378–1386.
- Douglas, B., Martin, M., Ben, B., Steve, W. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Softw.*, 67(1), 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Ferrari, R., Gonzalez-Rivero, M., Mumby, P. J. (2012). Size matters in competition between corals and macroalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 467, 77-88.
- Forrester, G. E., Maynard, A., Schofield, S., Taylor, K. (2012). Evaluating causes of transplant stress in

- fragments of *Acropora palmata* used for coral reef restoration. *Bull. Mar. Sci.*, 88(4), 1099-1113.
- Gladfelter, W. B. (1982). White-band disease in *Acropora palmata*: implications for the structure and growth of shallow reefs. *Bull. Mar. Sci.*, 32, 639-643.
- Guppy, R., Ackbarali, C., Ibrahim, D. (2019). Toxicity of crude organic extracts from the zoanthid *Palythoa caribaeorum*: A biogeography approach. *Toxicon.*, 167, 117-122.
- Hastings, A. (1980). Disturbance, Coexistence, History, and Competition for Space. *Theor. Popul. Biol.*, 18, 363-373.
- Hogarth, W.T. (2006). Endangered and threatened species: final listing determinations for elkhorn coral and staghorn coral. *Fed. Register*, 71(89), 26852–26861.
- Huot, B., Yao, J., Montgomery, B.L., He, S.Y. (2014). Growth-defense tradeoffs in plants: A balancing act to optimize fitness. *Mol. Plant.*, 7,1267–1287.
- Hutchinson, G. E. (1953). The concept of pattern in ecology. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, 105, 1-12.
- Johnston, L., Miller, M. W. (2014). Negative indirect effects of neighbors on imperiled scleractinian corals. *Coral Reefs*, 33, 1047-1056.
- Kassambara, A., Kosinski, M., Biecek, Przemyslaw. (2021). survminer: Drawing Survival Curves using 'ggplot2'. R package version 0.4.9. <https://CRAN.R-project.org/package=survminer>.
- Ladd, M. C., Miller, M. W., Hunt, J. H., Sharp, W. C., Burkepile, D. E. (2018). Harnessing ecological processes to facilitate coral restoration. *Front. Ecol. Environ.*, 16(4), 239-247. DOI: 10.1002/fee.1792.
- Ladd, M. C., Shantz, A. A., Burkepile, D. E. (2019). Newly dominant benthic invertebrates reshape competitive networks on contemporary Caribbean reefs. *Coral Reefs*, 38, 1317-1328.
- Ladd, M. C., Burkepile, D. E., Shantz, A. A. (2019). Near-term impacts of coral restoration on target species, coral reef community structure, and ecological processes. *Restor. Ecol.*, 27(5), 1166-1176. DOI: 10.1111/rec.12939.
- Lang, J.C., Chornesky, E.A. (1990). Competition between scleractinian reef corals: a review of mechanisms and effects. *Ecosyst. World*, 25, 209–252.
- Lewis, J. B. (2006). Biology and ecology of the hydrocoral *Millepora* on coral reefs. *Adv. Mar. Biol.*, 50, 1-55.
- Lirman, D. (2000). Fragmentation in the branching coral *Acropora palmata* (Lamarck): growth, survivorship, and reproduction of colonies and fragments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 251(1), 41-57.
- Lirman, D. (2001). Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs*, 19:392–399.
- Lirman, D., Thyberg, T., Herlan, J., Hill, C., Young-Lahiff, C., Schopmeyer, S., Huntington, B., Santos, R., Drury, C. (2010). Propagation of the threatened staghorn coral *Acropora cervicornis*: method to minimize the impacts of fragment collection and maximize production. *Coral Reefs*, 29(3), 729–735. DOI.org/10.1007/s00338-010-0621- 6.
- Lustic, C., Maxwell, K., Bartels, E., Reckenbeil, B., Utset, E., Schopmeyer, S., Zink, I., Lirman, D. (2020). The impacts of competitive interactions on coral colonies after transplantation: a

- multispecies experiment from the Florida Keys, US. *Bull. Mar. Sci.*, 96(4), 805-818.
- MacArthur, R. (1970). Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theor. Popul. Biol.*, 1(1), 1-11.
- McCook, L., Jompa, J., Diaz-Pulido, G. (2001). Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*, 19(4), 400-417.
- Mercado-Molina, A. E., Ruiz-Diaz, C. P., Sabat, A. M. (2014). Survival, growth, and branch production of unattached fragments of the threatened hermatypic coral *Acropora cervicornis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 457, 215-219.
- Mumby, P.J. (2006). The impact of exploiting grazers (Scaridae) on the dynamics of Caribbean coral reefs. *Ecol. Appl.*, 16, 747-769.
- Mumby, P. J. (2009). Herbivory versus corallivory: are parrotfish good or bad for Caribbean coral reefs? *Coral Reefs*, 28(3), 683-690.
- Mumby, P.J., Harborne, A.R. (2010). Marine reserves enhance the recovery of corals on Caribbean reefs. *PLoS ONE*, 5: e8657.
- Nugues, M.M., Roberts, C.M. (2003). Coral mortality and interaction with algae in relation to sedimentation. *Coral Reefs*, 22, 507-516.
- Pineda-Munive, E. M., García-Urueña, R. (2022). Interaction between the thinly encrusting sponge *Clathria venosa* and the branched coral *Acropora palmata*. *Aquat. Ecol.*, 56(4), 973-981.
- R Core Team (2016) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rivas, N., Hesley, D., Kaufman, M., Unsworth, J., D'Alessandro, M., Lirman, D. (2021). Developing best practices for the restoration of massive corals and the mitigation of predation impacts: influences of physical protection, colony size, and genotype on outplant mortality. *Coral Reefs*, 40(4), 1227-1241.
- Rotjan, R.D., Lewis, S.M. (2005). Selective predation by parrotfishes on the reef coral *Porites astreoides*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 305, 193-201. <https://doi.org/10.3354/meps305193>.
- Suchanek, T. H., Green, D. J. (1981). Interspecific competition between *Palythoa caribaeorum* and other sessile invertebrates on St. Croix reefs, US Virgin Islands. In *Proceedings of the 4th international coral reef symposium* (Vol. 2, pp. 679-684).
- Therneau, T. M., Grambsch, P.M. (2000). *Modeling Survival Data: Extending the Cox Model*. Springer, New York. ISBN 0-387-98784-3.
- United Nations Environment Assembly (UNEA) (2019). Report of the United Nations Environment Assembly of the United Nations Environment Programme. Fourth Session (Nairobi, 11-15 March 2019). Available online at: <http://undocs.org/pdf?symbol=en/A/74/25> (accessed September 7, 2020).
- van Woesik, R., Ripple, K., & Miller, S. L. (2018). Macroalgae reduces survival of nursery-reared *Acropora* corals in the Florida reef tract. *Rest. Ecol.*, 26(3), 563-569.
- Venera-Ponton, D. E., Diaz-Pulido, G., McCook, L. J., Rangel-Campo, A. (2011). Macroalgae reduce growth of juvenile corals but protect them from parrotfish damage. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 421, 109-115.

CAPÍTULO 4- EFECTO DEL GRADIENTE DE FLUJO DE AGUA EN LA SUPERVIVENCIA Y EL CRECIMIENTO DE FRAGMENTOS DE ACROPORA PALMATA

4.1 Introducción

La energía del oleaje constituye una fuerza física fundamental que determina las funciones y ecología del arrecife (Madin & Connolly, 2006; Simonson *et al.*, 2021). A través de los vientos se transfiere energía a las olas, desde escala de cuenca hasta ecosistemas tales como, los arrecifes de coral (Lowe & Falter, 2015). La disipación de las olas, por rompimiento o fricción con el fondo, aumenta el nivel medio del agua, lo que se conoce como configuración de olas, estableciendo un gradiente de presión que impulsa el flujo a través del arrecife en la dirección de propagación de las olas (Lowe *et al.*, 2009). En los arrecifes la disipación de las olas por fricción con el fondo puede ser alta (86% en crestas según Ferrario *et al.*, 2014) debido a la complejidad del fondo (Monismith *et al.*, 2015; Rogers *et al.*, 2016).

Las olas aumentan el movimiento del agua, que influye en las tasas de crecimiento de corales, calcificación, morfología, producción fotosintética, respiración y captura de partículas por los organismos del arrecife (Adey, 1978; Dennison & Barnes, 1988; Patterson *et al.*, 1991; Lesser *et al.*, 1994; Atkinson *et al.*, 2001). Por otro lado, la fuerza generada por las olas ayuda a transportar sedimentos y nutrientes, favorece el intercambio de gases, la disponibilidad de nitrógeno, la eficiencia para capturar partículas, la eliminación de productos de desecho, mejora el metabolismo y las tasas energéticas (Dennison & Barnes, 1988; Sebens & Johnsoni, 1991; Grigg, 1998) y disminuyen el estrés térmico (Nakamura *et al.*, 2005). Las crestas arrecifales expuestas al oleaje son menos propensas a retener contaminantes, presentan un reclutamiento alto y el crecimiento coralino es más rápido (Sebens, 1991). Las especies de *Acropora* están adaptadas a vivir en ambientes con alta energía como las crestas (Done, 1982; D'Antonio *et al.*, 2016). En el caso de *A. palmata* se ha evidenciado que la dirección y distribución de sus ramas, morfología y crecimiento varían en dependencia de la fuerza del oleaje y movimiento del agua. Estas estrategias adaptativas adquiridas por las colonias minimizan el daño que pueda ocasionar la fuerza de la ola y mejoran la supervivencia del coral (Graus *et al.*, 1977). También, la acción de las olas puede constituir un riesgo para los corales y la estructura arrecifal durante tormentas y huracanes. Ante estos escenarios, la vulnerabilidad de los corales depende de su talla, forma y del sitio donde se encuentre en el arrecife ya que las olas varían a lo largo, ancho y con la rugosidad del arrecife (Young & Hardy, 1993; Madin & Connelly, 2006; Puotinen *et al.*, 2020).

Los estudios han estado dirigidos principalmente a conocer la hidrodinámica de los arrecifes y la acción del oleaje durante tormentas y tsunamis (Gardner *et al.*, 2005; Bryant, 2008). Además, a

evaluar el efecto del flujo de agua en procesos fisiológicos del coral como la fotosíntesis y respiración (Patterson *et al.*, 1991; Lesser *et al.*, 1994; Shashar *et al.*, 1996); sin embargo, la mayoría de estos estudios han estado enfocados en especies de los océanos Índico y Pacífico. Hasta el momento no hay publicaciones enfocadas en el efecto del oleaje sobre fragmentos trasplantados en el arrecife, a pesar de ser un factor que implica tanto beneficios como riesgos. Young *et al.* (2012) han resumido que, la acción de las olas (en general y durante las tormentas) se encuentran entre las principales preocupaciones presentadas por los practicadores de la restauración, para la estabilización de fragmentos o en la fase de crianza, debido al daño físico que puede ocasionar. Por tales razones se ha sugerido ubicar estratégicamente los viveros en áreas con una exposición reducida a las olas (Young *et al.*, 2012). Sin embargo, *A. palmata* se desarrolla típicamente en áreas con alta exposición al oleaje (Precht & Miller, 2007).

Debido a lo expuesto anteriormente y con el objetivo de mejorar el éxito de los esfuerzos de restauración de *A. palmata*, en el presente estudio se aborda la siguiente pregunta, ¿cómo influye el flujo de agua inducido por el oleaje en la supervivencia y el crecimiento de fragmentos de *A. palmata*? Se tiene como hipótesis que, considerando que la zona frontal de la cresta recibe olas con mayor energía e intensidad que la zona posterior donde se disipan las olas, los fragmentos trasplantados en la zona frontal presentarán una supervivencia y crecimiento mayor, que los trasplantados en la zona posterior. Además, se espera que este efecto de zona dependa de las condiciones y estado del arrecife. Para ello, el objetivo es evaluar la supervivencia y el crecimiento de fragmentos de *A. palmata* siguiendo un gradiente de flujo de agua inducido por el oleaje, en cuatro crestas arrecifales con diferentes características ecológicas, estados de degradación y niveles de manejo.

4.2 Materiales y métodos

Área de estudio

El experimento se estableció en cuatro crestas arrecifales, ubicadas tanto al norte como al sur de Cuba (Fig.1), a partir de enero de 2022 hasta abril de 2023. Dos de estos arrecifes están situados en la región noroccidental, en Playa Baracoa (23°03'20" N y 82°33'10" O) y en Rincón de Guanabo (23°10'23.63" N y 82°05'57.46" O). Los otros dos arrecifes se encuentran al sur, en el Parque Nacional Jardines de la Reina, estos son: Mariflores (20 °46'17.46" N y 78 ° 53'44.34" O) y El Peruano (20

°50'46.74" N y 79 ° 1'4.32" O) (Fig. 2).



Figura 1. Ubicación de los arrecifes Playa Baracoa, Rincón de Guanabo, El Peruano y Mariflores donde se establecieron los experimentos.

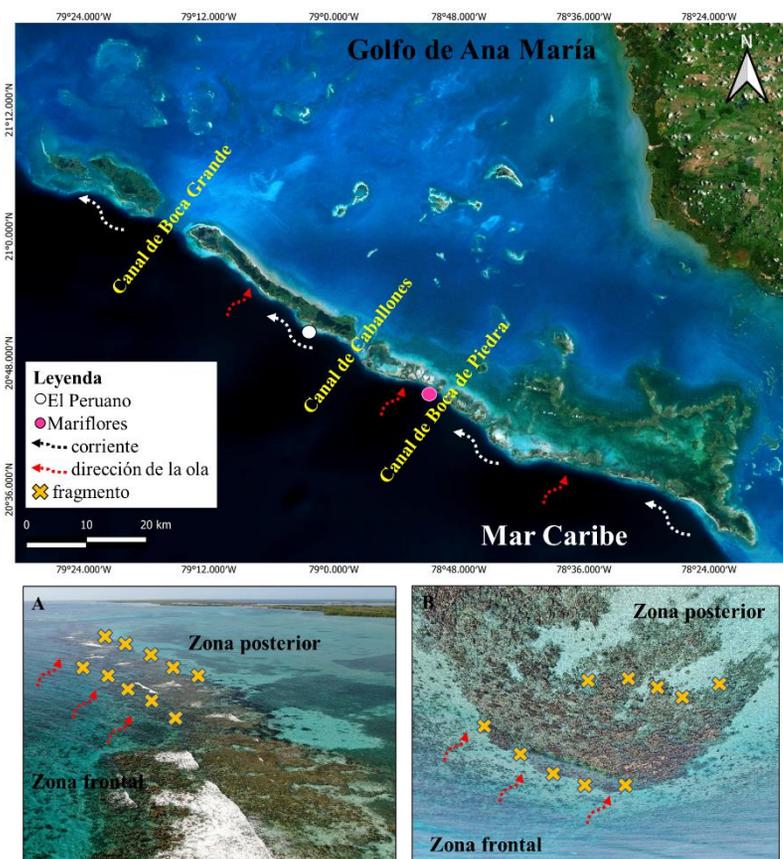


Figura 2. Ubicación de los arrecifes de estudio en el archipiélago de Jardines de la Reina. En (A) la cresta El Peruano y (B) Mariflores se representa la disposición de los fragmentos de *A. palmata* en la zona frontal y posterior.

Diseño experimental

Para tener un estimado de la intensidad de energía del oleaje en la zona frontal y posterior de cada arrecife se utilizó como indicador el desgaste de bolitas de yeso (Jokiel & Morrissey, 1993). Para esto, se colocaron cuatro bolitas de yeso separadas 10 cm del sustrato, a lo largo de cada zona donde mismo se ubicaron los fragmentos. Cada bolita se pesó antes de ubicarla en el arrecife, el peso promedio de estas fue de 144 g. Las bolitas de yeso se colocaron en el mes de abril y junio de 2023 en los arrecifes de Playa Baracoa y Rincón de Guanabo, respectivamente. Para los arrecifes de la región sur, las bolitas de yeso se pudieron poner en dos momentos diferentes del año, la primera vez fue en diciembre de 2022 y luego en abril de 2023. Para los cuatro arrecifes, las bolitas se mantuvieron 48 hrs, excepto para la cresta de Mariflores en el mes de diciembre, que por cuestiones de logística solo se dejaron 24 hrs. Después de este tiempo se sacaron, se dejaron secar y se volvieron a pesar. Mediante el desgaste de cada bolita de yeso se pudo tener un indicador de cual zona del arrecife recibió mayor energía.

Para evaluar el efecto del gradiente del flujo de agua inducido por el oleaje sobre la supervivencia y el crecimiento de los fragmentos de *A. palmata* se estableció un experimento de campo. Los fragmentos fueron colectados de colonias sanas y adultas. La talla de estos varió entre >1 y 7 cm. Los fragmentos fueron cortados *in situ* y sembrados inmediatamente, por lo que todos no presentaron igual talla. Por arrecife se ubicaron un total de 60 fragmentos, lo cuales se sembraron de forma paralela a la cresta, cada 1 m de distancia uno de otro, 30 fragmentos en la zona frontal y 30 en la posterior. Antes de fijarlos al sustrato se removieron las algas presentes y se ubicaron donde no estuvieran en contacto con ningún organismo bentónico, para evitar posibles interacciones. Los fragmentos fueron fijados al sustrato con un clavo y epoxi y a cada uno se le colocó una etiqueta para poder darle seguimiento en el tiempo. El mismo día cuando se estableció el experimento, se midió el diámetro y la altura de cada fragmento. En el arrecife de Playa Baracoa, el experimento inició el 6 de enero de 2022 y las mediciones a los fragmentos se hicieron a los 152, 279 y 453 días. En Rincón de Guanabo fue establecido a partir del 26 de enero de 2022 y las mediciones fueron a los 136, 261 y 433 días. En El Peruano los fragmentos se sembraron el 20 de febrero de 2022 y se midieron a los 47, 172, 291 y 423 días. En Mariflores, el experimento comenzó el 22 de febrero de 2022 y los fragmentos se monitorearon a los 45, 168, 291 y 423 días. Los días en los cuales se midieron los fragmentos dependió de la factibilidad de acceder al sitio de estudio. El número de fragmentos medidos varió en cada período, debido a que se murieron, se desprendieron del sustrato o no se encontró en el arrecife, por error humano, y en el siguiente monitoreo si se pudieron localizar.

La temperatura se registró cada 30 minutos con un sensor (HOBO), que se dejó en el arrecife

durante el tiempo que se llevó a cabo el experimento.

Análisis de datos

Los datos se analizaron mediante estadística descriptiva e inferencial con el programa R, creado por el R Core Team (2016, versión 4.0.5). Para determinar si hubo un desgaste significativo en las bolitas de yeso entre las zonas de cada arrecife se usó la prueba no paramétrica Wilcoxon-Mann-Whitney. Se analizó si había diferencias significativas en la talla inicial de los fragmentos entre la zona frontal y posterior, mediante el uso de la prueba t de Student (paramétrica) o Wilcoxon-Mann-Whitney (no paramétrica), según la distribución de los datos. También, se comprobó si existían diferencias significativas en las tallas iniciales de los fragmentos entre los cuatro arrecifes, para esto se utilizó la prueba Kruskal-Wallis (no paramétrica) y la prueba post hoc Dunn. El modelo de regresión de Cox, $\text{coxph}(\text{Surv}(\text{tiempo de supervivencia}, \text{Supervivencia}) \sim \text{altura} + \text{diámetro}, \text{data} = \text{datos})$ se empleó para comprobar si la talla inicial de los fragmentos influyó en la supervivencia, mediante el uso del paquete survival (Therneau & Grambsch, 2000).

La probabilidad de supervivencia (p_s) de los fragmentos se evaluó mediante el estimador no paramétrico Kaplan-Meier. Las diferencias entre las distribuciones de supervivencia entre sitios y zonas se analizaron mediante la prueba del Log-Rank (no paramétrica). El modelo de regresión de Cox se empleó para estimar: (1) el efecto de la zona ($\text{coxph}(\text{sobrevivencia} \sim \text{Zona}, \text{data} = \text{Datos})$), (2) el efecto de los sitios para cada zona ($\text{coxph}(\text{sobrevivencia} \sim \text{Sitio}, \text{data} = \text{Datos})$) y (3) el efecto de interacción sitio-zona en la supervivencia de los fragmentos ($\text{sobrevivencia} = \text{Surv}(\text{time} = \text{Tiempo de supervivencia}, \text{event} = \text{vivo/muerto}); \text{coxph}(\text{sobrevivencia} \sim \text{Sitio} * \text{Zona}, \text{data} = \text{Datos})$). Para ello se usaron los paquetes survival (Therneau & Grambsch, 2000) y survminer (Kassambara *et al.*, 2021).

La tasa de crecimiento de los fragmentos se determinó como la diferencia del diámetro y altura durante cada período de estudio, mediante la fórmula empleada por Mercado-Molina *et al.* (2014):

$$\text{Tasa de crecimiento} = \frac{(\text{talla final} - \text{talla inicial})}{\text{tiempo}}$$

Donde:

talla final: altura y/o diámetro (cm) alcanzado por los fragmentos al final de cada período.

talla inicial: altura y/o diámetro (cm) del fragmento al final del período anterior.

tiempo: número de días que comprende cada período de estudio.

Los datos de tasa de crecimiento fueron transformados a raíz cuadrada para que se ajustaran a una

distribución normal. Para comprobar si existían diferencias en la tasa de crecimiento entre la zona frontal y posterior para cada período por sitio se realizó la prueba paramétrica t- Student. Para analizar la posible influencia del sitio, zona y período de tiempo sobre la tasa de crecimiento del diámetro y/o altura, se realizó un modelo lineal (tasa de crecimiento ~ Sitio * Zona * Período, data = datos). Para esto, se probaron los supuestos de homogeneidad de varianza y normalidad, mediante las pruebas de Levene y Lilliefors, mediante los paquetes car (Fox & Weisberg, 2019) y nortest (Gross & Ligges, 2015). Además, se comprobó si existían diferencias significativas en la tasa de crecimiento entre los sitios para cada período con un ANOVA y en caso de que fuese significativo se realizó la prueba post hoc Tukey.

4.3 Resultados

Desgaste de las bolitas de yeso

Las bolitas de yeso no tuvieron un desgaste significativo entre la zona frontal y posterior para los meses de abril y junio en los arrecifes de la región noroccidental (Tabla 3). En El Peruano, durante diciembre se registraron diferencias marcadas ($p = 0.03$) en el desgaste de las bolitas entre zonas, en la frontal fue de 49 % y en la posterior de 38 %. También, en Mariflores se presentaron diferencias significativas entre zonas ($p = 0.03$) en el mes de diciembre, con 35 % en la frontal y 28 % en la posterior (Tabla 3).

Tabla 3 Desgaste (%) de las bolitas de yesos ubicadas en la zona frontal y posterior de los arrecifes de Playa Baracoa (PB), Rincón de Guanabo (RG), El Peruano (Pr) y Mariflores (Mf). El valor de $p \leq 0.05$ indica diferencias significativas entre las zonas de cada arrecife.

Sitio	Mes	Tiempo (hrs)	Desgaste (%)		valor-p
			Frontal	Posterior	
PB	abril	48	68	63	0.6
RG	junio	48	60	64	0.1
Pr	diciembre	48	49	38	0.03
	abril	48	91	89	0.3
Mf	diciembre	24	35	28	0.03
	abril	48	70	65	0.5

Talla inicial de los fragmentos

La talla inicial de los fragmentos para el diámetro fue diferente ($p = 0.003$) entre la zona frontal y posterior en el arrecife de Mariflores (Tabla 1). La comparación de las tallas iniciales entre los cuatro

arrecifes mostró que, tanto el diámetro y la altura de los fragmentos presentaron diferencias marcadas. Para la zona frontal, el diámetro de los fragmentos varió significativamente ($p = 0.02$) entre Playa Baracoa y Rincón de Guanabo, y la altura entre Playa Baracoa y los arrecifes de la región sur. Para la zona posterior, el diámetro y altura de los fragmentos de los arrecifes de la región noroccidental presentaron diferencias marcadas con los de Mariflores, además el diámetro de los fragmentos varió ($p = 0.0002$) entre El Peruano y Mariflores (Tabla 2). El modelo de regresión de cox no mostró un efecto de la talla inicial de los fragmentos sobre su supervivencia en ninguna de las crestas.

Tabla 1. Talla promedio inicial (\pm DE) de los fragmentos de *A. palmata* trasplantados en la zona frontal y posterior de la cresta de Playa Baracoa (PB), Rincón de Guanabo (RG), El Peruano (Pr) y Mariflores (Mr). El valor de $p \leq 0.05$ indica diferencias significativas entre ambas zonas.

Sitio	Zona	Diámetro (cm) (media \pm DE)	Altura (cm) (media \pm DE)
PB	Frontal	3.2 \pm 1.1	3.9 \pm 1.4
	Posterior	3.1 \pm 0.9	3.7 \pm 0.9
valor-p		t = -0.1, df = 40.5, p = 0.9	t = 0.8, df = 38.1, p = 0.4
RG	Frontal	2.6 \pm 0.8	3.4 \pm 1
	Posterior	2.7 \pm 0.8	3.1 \pm 0.9
valor-p		t = -0.1, df = 31.9, p = 0.9	t = 0.8, df = 28.5, p = 0.4
Pr	Frontal	2.7 \pm 0.9	2.9 \pm 1.1
	Posterior	2.9 \pm 0.8	2.8 \pm 0.7
valor-p		t = 0.6, df = 35.9, p = 0.5	t = -0.09, df = 31.5, p = 0.9
Mf	Frontal	2.3 \pm 0.5	2.4 \pm 0.7
	Posterior	1.9 \pm 0.4	2.5 \pm 0.9
valor-p		t = -3.2, df = 41.4, p = 0.003	W = 262.5, p = 0.9

Tabla 2. Resultados de la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis y de Dunn, en la comparación de las tallas iniciales (diámetro y altura) de los fragmentos entre las crestas de Playa Baracoa (PB), Rincón de Guanabo (RG), El Peruano (Pr) y Mariflores (Mf) para la zona frontal y posterior. Valor de significación: $p \leq 0.05$

Zona	valor-p	
	Diámetro	Altura
Frontal	X ² = 8.2, p = 0.04 PB-Mf p = 0.02	X ² = 16.2, p = 0.001 PB-Mf p = 0.0003 PB-Pr p = 0.03
Posterior	X ² = 26.1, p = 0.001 PB-Mf p = 0.001 Pr-Mf p = 0.0002 RG-Mf p = 0.009	X ² = 23.3, p = 0.001 PB-Mf p = 0.001 RG-Mf p = 0.003

Supervivencia

De manera general, los fragmentos mantuvieron una supervivencia elevada en los cuatro arrecifes (Tabla 4). En la zona frontal, la probabilidad de supervivencia fue similar entre arrecifes, con un rango de 0.9 a 0.6 (Fig. 3A), mientras que en la zona posterior se encontraron diferencias marcadas ($p= 0.03$). En Rincón de Guanabo se registró la menor probabilidad de supervivencia en comparación con los otros sitios. A los 68 días en este arrecife se mostró que la mitad de los fragmentos estaban muertos y se mantuvo una tendencia a disminuir en el tiempo, alcanzando valores de 0.3 a los 347 días (Fig. 3B). La supervivencia de los fragmentos no varió entre zonas, excepto en Rincón de Guanabo ($p= 0.004$) que fue mayor en la zona frontal ($p_s =0.7$). El análisis de regresión de Cox no detectó un efecto marcado de interacción sitio-zona, ni de la zona frontal sobre la supervivencia de los fragmentos, pero si se encontró que el arrecife de Rincón de Guanabo ($p= 0.02$) y su zona posterior ($p= 0.01$) influyeron de manera significativa en la supervivencia de los fragmentos.

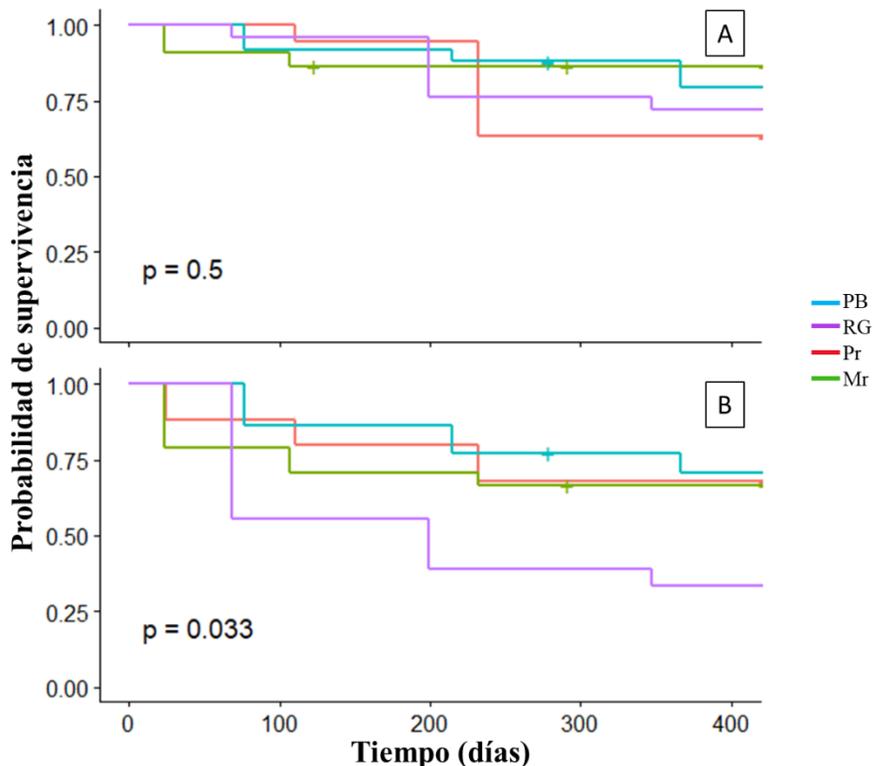


Figura 3 Curvas de supervivencia acumulada calculadas a partir del método de Kaplan-Meier para (A) la zona frontal y (B) la posterior, en las crestas de Playa Baracoa (PB), Rincón de Guanabo, (RG), El Peruano (Pr) y Mariflores (Mf). El valor de $p \leq 0.05$ indica diferencias significativas entre las crestas.

Tabla 4 Variación temporal de la probabilidad de supervivencia de los fragmentos de *Acropora palmata* para la zona frontal y posterior de las crestas de Playa Baracoa (PB), Rincón de Guanabo (RG), El Peruano (Pr) y Mariflores (Mf). El valor de $p \leq 0.05$ indica diferencias significativas entre las zonas de cada arrecife.

Sitio	Tiempo (días)	Probabilidad de supervivencia		valor-p
		Frontal	Posterior	
PB	76	0.9	0.9	0.3
	215	0.9	0.8	
	366	0.8	0.7	
	453	0.8	0.6	
RG	68	1	0.6	0.004
	199	0.8	0.4	
	347	0.7	0.3	
Pr	24	1	0.9	0.9
	110	1	0.8	
	232	0.6	0.7	
Mf	23	0.9	0.8	0.1
	107	0.9	0.7	
	232	0.9	0.7	

Tasa de crecimiento

La tasa de crecimiento en diámetro de los fragmentos fue mayor en la zona frontal respecto con la posterior en el primer período para Playa Baracoa (frontal: 0.005 ± 0.004 cm día⁻¹, trasera: 0.001 ± 0.004 cm día⁻¹, $p=0.006$) y en el segundo para El Peruano (frontal: 0.01 ± 0.01 cm día⁻¹, trasera: 0.0005 ± 0.006 cm día⁻¹, $p=0.02$). Al contrario, los fragmentos de la zona posterior presentaron una mayor tasa de crecimiento durante el tercer período en las crestas de la región noroccidental y en el primer período para las crestas ubicadas en Jardines de la Reina (Tabla 5). El modelo lineal mostró que, la tasa de crecimiento de la altura estuvo influenciada negativamente en Rincón de Guanabo por la zona posterior ($p=0.04$) y el tiempo de estudio ($p=0.04$). El diámetro también estuvo influenciado negativamente en la zona posterior de Playa Baracoa ($p<0.0003$) y Rincón de Guanabo ($p<0.001$) y en El Peruano durante todo el período de estudio hubo un efecto positivo ($p=0.004$).

Durante el primer período, la tasa de crecimiento estuvo entre 0.001 a 0.007 cm día⁻¹; a excepción del diámetro de los fragmentos en la zona posterior, donde se detectaron diferencias significativas en el arrecife de Mariflores respecto al de Playa Baracoa ($p=0.0001$) y Rincón de Guanabo ($p=0.0008$) (Tabla 5 y 6). En Mariflores, el crecimiento fue casi cinco veces mayor con valores de 0.009 ± 0.007 cm día⁻¹ (Tabla 6). También, en la zona posterior de El Peruano se registró un crecimiento del diámetro seis veces

mayor y diferente ($p= 0.03$) al de Playa Baracoa (Tabla 5 y 6) (Fig. 4A).

Durante el segundo período de estudio se detectaron diferencias marcadas tanto para el diámetro y altura entre sitios (Tabla 5). En la zona frontal, el arrecife de Mariflores presentó valores negativos de crecimiento, de -0.001 ± 0.007 cm día⁻¹ para el diámetro y -0.003 ± 0.007 cm día⁻¹ para la altura, respecto al resto de los otros sitios. En la zona posterior de Rincón de Guanabo el crecimiento fue el mayor, de 0.02 ± 0.01 cm día⁻¹ para el diámetro y 0.01 ± 0.01 cm día⁻¹ en la altura (Tabla 6) y difirió significativamente de los otros arrecifes (Tabla 5) (Fig. 4B). Durante el tercer período de estudio en la zona frontal, el diámetro en El Peruano (0.008 ± 0.006 cm día⁻¹) fue mayor y significativamente diferente respecto a los otros tres arrecifes. En la zona posterior el crecimiento en El Peruano fue de 0.008 ± 0.01 cm día⁻¹ en diámetro y 0.01 ± 0.01 cm día⁻¹ en altura, siendo significativamente mayor que el de Mariflores, donde se presentaron valores de -0.004 ± 0.007 cm día⁻¹ en diámetro y 0.002 ± 0.005 cm día⁻¹ en altura (Tabla 5 y 6) (Fig. 4C).

Tabla 5 Tasa de crecimiento media (\pm DE) de los fragmentos ubicados en la zona frontal y posterior de las crestas de Playa Baracoa (PB), Rincón de Guanabo (RG), Mariflores (Mf) y El Peruano (Pr) para cada período de estudio. El valor de $p \leq 0.05$ (t- Student), indica diferencias significativas entre zonas. El valor de N representa el número de fragmentos medidos en cada período.

Cresta	Tiempo (días)	Zona	N	Diámetro (cm día ⁻¹)	p	Altura (cm día ⁻¹)	p
PB	152	Frontal	23	0.005 \pm 0.004	0.006	0.002 \pm 0.008	0.3
		Posterior	20	0.001 \pm 0.004		0.005 \pm 0.01	
	279	Frontal	22	0.01 \pm 0.006	0.06	0.01 \pm 0.01	0.1
		Posterior	15	0.006 \pm 0.006		0.005 \pm 0.006	
	453	Frontal	18	-0.0004 \pm 0.007	0.02	0.002 \pm 0.006	0.03
		Posterior	11	0.005 \pm 0.005		0.008 \pm 0.008	
RG	136	Frontal	23	0.003 \pm 0.004	0.2	0.004 \pm 0.007	0.7
		Posterior	16	0.002 \pm 0.003		0.003 \pm 0.006	
	261	Frontal	19	0.005 \pm 0.005	0.06	0.008 \pm 0.01	0.5
		Posterior	8	0.02 \pm 0.01		0.01 \pm 0.01	
	433	Frontal	18	0.0008 \pm 0.007	0.3	0.002 \pm 0.007	0.02
		Posterior	6	0.006 \pm 0.01		0.01 \pm 0.006	
Pr	172	Frontal	18	0.001 \pm 0.006	0.03	0.005 \pm 0.008	0.3
		Posterior	18	0.006 \pm 0.005		0.007 \pm 0.006	
	291	Frontal	12	0.01 \pm 0.01	0.02	0.003 \pm 0.007	0.5
		Posterior	16	0.0005 \pm 0.006		0.0008 \pm 0.008	
	423	Frontal	12	0.008 \pm 0.006	0.9	0.006 \pm 0.008	0.04
		Posterior	17	0.008 \pm 0.01		0.01 \pm 0.01	
Mf	168	Frontal	18	0.003 \pm 0.007	0.03	0.006 \pm 0.008	0.7
		Posterior	17	0.009 \pm 0.007		0.007 \pm 0.009	
	291	Frontal	19	-0.001 \pm 0.007	0.0002	-0.003 \pm 0.007	0.001
		Posterior	16	0.007 \pm 0.005		0.007 \pm 0.005	
	423	Frontal	16	0.0004 \pm 0.004	0.09	0.004 \pm 0.006	0.3
		Posterior	14	-0.004 \pm 0.007		0.002 \pm 0.005	

Tabla 6 Valor de significación ($p \leq 0.05$) del análisis de varianza (ANOVA) de la comparación de las tasas de crecimiento entre sitios (PB: Playa Baracoa, RG: Rincón de Guanabo, Pr: El Peruano, Mf: Mariflores) para cada período de tiempo. En el caso de detectar diferencias significativas se muestra el valor-p de la prueba post hoc Tukey.

Período	Frontal		Posterior	
	Diámetro	Altura	Diámetro	Altura
1 ^{er}	p =0.2	p =0.3	p = 0.001 Mf-PB, p =0.0001 Mf-RG, p =0.0008 Pr-PB, p =0.03	p =0.4
2 ^{do}	p = 0.001 Mf-PB, p =0.001 Mf-RG, p =0.03 Mf-Pr, p =0.001	p = 0.01 Mf-PB, p=0.001 Mf-RG, p =0.001	p = 0.01 Mf-Pr, p =0.04 Mf-RG, p =0.04 RG-PB, p =0.03 RG-Pr, p =0.001	p = 0.03 RG-Pr, p=0.03
3 ^{ro}	p = 0.004 Pr-Mf, p =0.01 Pr-PB, p =0.004 Pr-RG, p = 0.02	p =0.3	p = 0.003 Pr-Mf, p =0.002	p = 0.003 Pr-Mf, p =0.002

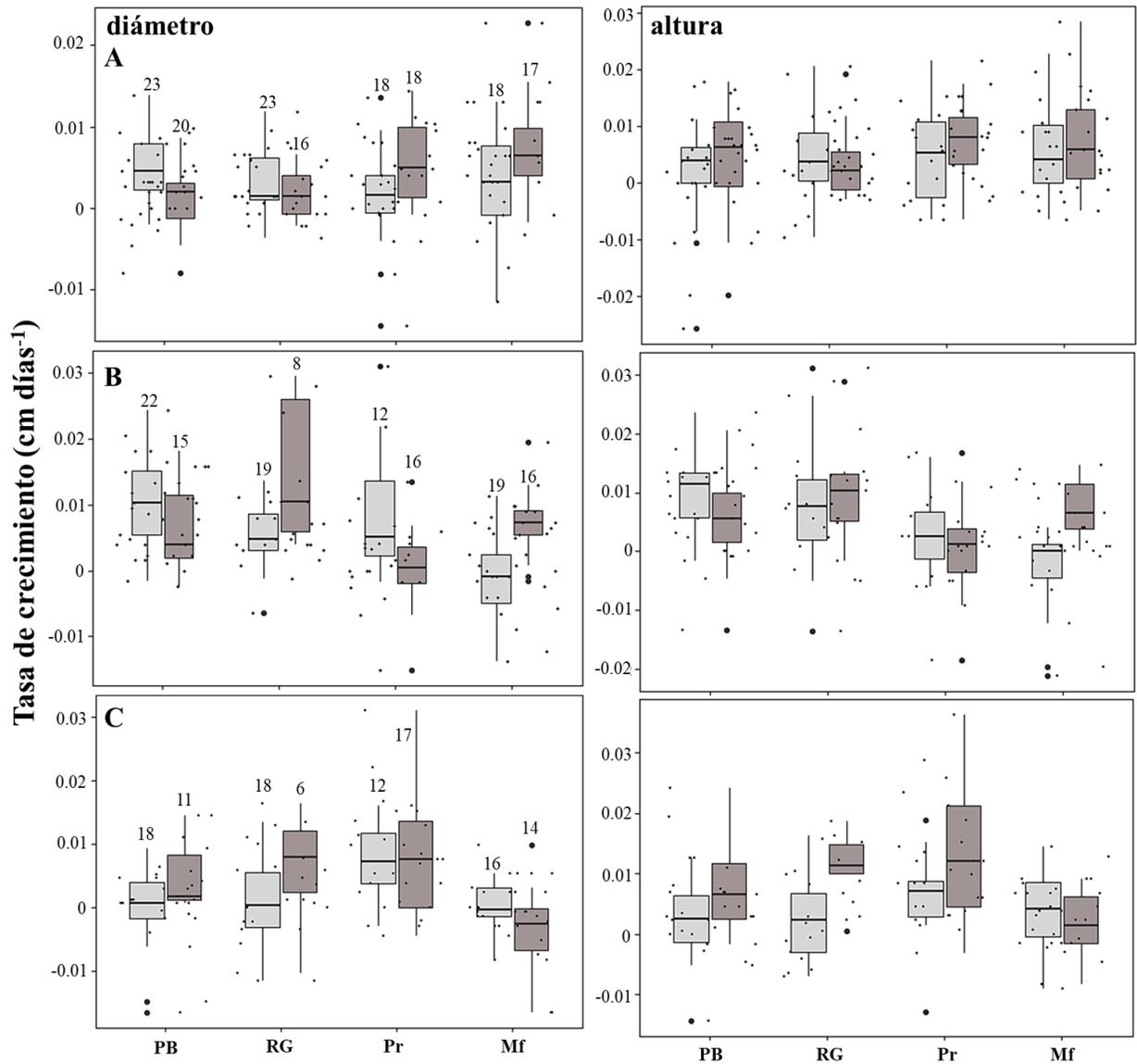


Figura 4 Tasa de crecimiento de los fragmentos ubicados en la zona frontal (gris claro) y posterior (gris oscuro) de las crestas de Playa Baracoa (PB), Rincón de Guanabo (RG), El Peruano (Pr) y Mariflores (Mf) durante A. el primer, B. segundo y C. tercer período de estudio. Los números encima de las barras indican el total de fragmentos vivos o los que se encontraron en cada período.

Variación de la temperatura

La temperatura media en las crestas de estudio presentó fluctuaciones durante el tiempo que se monitorearon los fragmentos (Fig. 5). Durante el primer período (enero-mayo de 2022) la temperatura en las crestas de la región noroccidental aumentó en el tiempo, de 26.1 ± 0.4 °C en enero, a 28.1 ± 0.7 °C en mayo. En Jardines de la Reina, el primer período se extendió hasta julio de 2022, sin embargo,

solo se tienen los registros para dicho mes, con valores de 30.6 ± 0.4 °C. Para el segundo período, en Playa Baracoa y Rincón de Guanabo (junio-septiembre de 2022) las temperaturas fueron elevadas, con valores medios de 29 y 30 °C. En junio se presentaron temperaturas mínimas de 26.4 °C y máximos de 33.6 °C. En Jardines de la Reina el segundo período correspondió con los meses de agosto a noviembre, las temperaturas fueron altas, de 31 °C en agosto, 30 °C en septiembre y octubre, y 29 °C en noviembre. En el tercer período (octubre de 2022 a marzo de 2023, en arrecifes de la región noroccidental) comenzaron a disminuir las temperaturas, se registró un rango desde 28 °C para octubre y noviembre, a 26 °C en enero y febrero de 2023. En Jardines de la Reina, en el tercer período (diciembre de 2022 a abril de 2023) se evidenció un descenso, de 28.7 °C en diciembre, 27 °C para enero y febrero, y 28.6 ± 0.5 °C para abril.

Al comparar la temperatura media mensual entre los arrecifes de la región noroccidental y los de Jardines de la Reina se evidenció que, los arrecifes ubicados al sur mantuvieron temperaturas aproximadamente 1 °C más alto que los del norte. En el mes de octubre y diciembre la diferencia fue de 1.6 °C mayor. Sin embargo, durante septiembre, febrero y marzo, se registraron temperaturas similares entre todos los sitios de estudio.

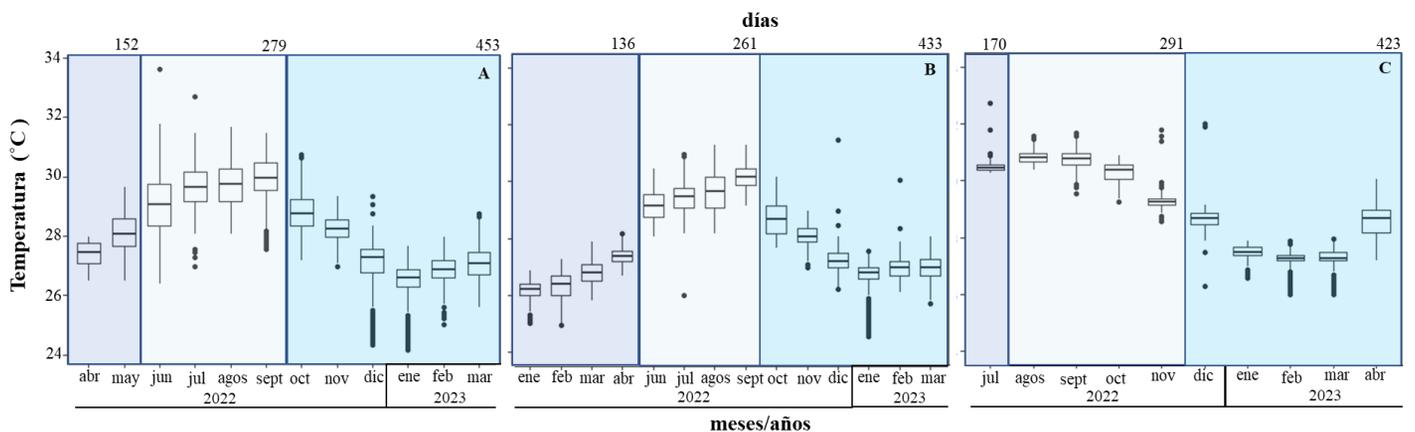


Figura 5 Temperatura media mensual para (A) Playa Baracoa, (B) Rincón de Guanabo y (C) Jardines de la Reina, durante el tiempo de estudio. Las secciones coloreadas separan por grupos a los meses de acuerdo con los tres períodos de tiempo que se monitorearon los fragmentos En el borde superior de cada gráfico se representan los días transcurridos desde el inicio del experimento.

4.4 Discusión

La supervivencia de los fragmentos de coral depende de factores bióticos y abióticos, además del proceso de trasplante como, del estrés por manipulación, el fallo en el momento de fijar los fragmentos

y diferencias de microhábitat. Este último, se refiere a los sitios específicos elegidos por los practicantes de la restauración donde son fijados los fragmentos y que probablemente son diferentes de los sitios donde se asentarían los reclutas sexuales de coral de manera natural (Hughes, 1984; Forrester *et al.*, 2014). En este estudio se sembraron fragmentos de *A. palmata* en dos zonas diferentes del arrecife y el experimento se repitió en cuatro arrecifes con diferentes condiciones y características. Los resultados mostraron una supervivencia elevada de los fragmentos ($p_s > 0.6$) tanto en la zona frontal como posterior de los cuatro arrecifes, a excepción de los fragmentos ubicados en la zona posterior de la cresta de Rincón de Guanabo ($p_s < 0.3$).

De acuerdo con Highsmith *et al.* (1980) y Garrison & Ward (2008), los fragmentos de *A. palmata* presentan una supervivencia alta (50 %) en comparación con otras especies, lo cual se ha atribuido a su tasa y forma de crecimiento y a la dureza del esqueleto. La supervivencia de los fragmentos de la zona frontal fue similar entre los arrecifes de estudio. Sin embargo, en la zona posterior se encontraron diferencias significativas entre sitios debido a una mayor mortalidad de fragmentos en Rincón de Guanabo. El área de la zona posterior de Rincón de Guanabo tuvo una influencia negativa sobre los fragmentos, probablemente por la cobertura alta de *Dictyota* (observaciones de campo) que a pesar de, que el alga fue removida en el momento de ubicar los fragmentos, tuvieron un sobrecrecimiento rápido sobre estos.

Los resultados obtenidos a partir del desgaste de las bolitas de yeso demostraron que no existe un gradiente marcado del flujo de agua entre la zona posterior y frontal de los arrecifes, al menos para el momento del año en el cual se realizó el experimento. En este sentido, a excepción de los arrecifes de Mariflores y El Peruano, donde la intensidad del flujo de agua puede ser diferente entre zonas, en dependencia de la época. Para estos sitios, en el mes de diciembre se detectó un gradiente significativo del flujo de agua entre las zonas de la cresta y el desgaste de las bolitas de yeso fue dos veces menor respecto al mes de abril. Esto sugiere que, probablemente cuando el flujo de agua es bajo (menor desgaste de las bolitas de yeso, en diciembre), la energía que trae la ola se disipa rápidamente desde la zona frontal a la posterior de la cresta. De forma contraria, cuando el flujo es elevado (mayor desgaste de las bolitas de yeso, en abril) la energía de la ola es suficiente para que llegue de forma similar a todas las partes de la cresta y posiblemente por esta razón es que no se detectan diferencias significativas en el flujo de agua entre ambas zonas. Sin embargo, en estos dos arrecifes no hubo una diferencia marcada en la supervivencia de los fragmentos entre zonas.

A pesar de que en el tiempo que se estableció el experimento con bolitas de yeso no se mostró diferencias marcadas en el flujo de agua entre zonas, se comprobó que hubo un efecto de la zona sobre la

tasa de crecimiento de los fragmentos, sin presentar tendencias consistentes. Por esta razón, no se puede confirmar que la acción del flujo de agua fue el factor determinante para estos resultados. Lesser *et al.* (1994) demostraron que colonias de *Pocillopora damicornis* (Linnaeus, 1758) presentaban similar potencial de crecimiento en sitios con diferente flujo de energía. Por el contrario, estos mismos autores registraron que, en condiciones controladas de laboratorio, a mayor flujo de agua se favorecían procesos metabólicos (fotosíntesis y respiración) en las colonias. Lo anterior indica que las diferencias en el crecimiento pueden estar dadas por un conjunto de factores que actúan al unísono en el arrecife.

Los valores de crecimiento registrados fueron similares e incluso mayores a los expuestos por Lirman (2000) de $0.005 \text{ cm día}^{-1}$ para fragmentos estresados por el paso de huracanes. Durante algunos períodos de tiempo se evidenció un crecimiento negativo, lo que pudo estar dado por coralivoría o mordidas de peces herbívoros. La tasa de crecimiento difirió dentro de las zonas del arrecife y entre sitios, en dependencia del período de estudio. Las diferencias en crecimiento dentro de cada arrecife pudieran estar dadas por corrientes o flujos de aguas frías cargados con concentraciones mayores de nutrientes, resultado de olas internas que se distribuyen diferencialmente debido a la batimetría del fondo (Leichter *et al.*, 2003; 2005). Además, por factores internos como el genotipo (Papke *et al.*, 2021), identidad del simbiote y la fisiología de los fragmentos, y de factores externos ambientales (Lirman *et al.*, 2014) como la temperatura. Durante el primer período en el arrecife de Mariflores y El Peruano, en la zona posterior se presentó una tasa de crecimiento en diámetro mayor con respecto a los arrecifes de la región noroccidental. De acuerdo con los datos registrados de temperatura, los arrecifes de Jardines de la Reina mantienen temperaturas más elevadas que los de Playa Baracoa y Rincón de Guanabo, de modo que los valores más altos de tasa de crecimiento pueden estar asociados según Gladfelter *et al.* (1978) a temperaturas más cálidas. Para el segundo período de estudio, en Playa Baracoa, Rincón de Guanabo y El Peruano se presentó el mayor crecimiento con valores similares a los expuestos por Gladfelter *et al.* (1978) (0.01 y 0.03 cm día^{-1}) para colonias de *A. palmata*, lo que coincide también con los meses de temperaturas mayores.

4.5 Conclusiones

La supervivencia de los fragmentos fue elevada en los cuatro arrecifes y no estuvo influenciada por el sitio, la zona o el período de estudio, excepto las condiciones de la zona posterior en la cresta de Rincón de Guanabo, donde el sobrecrecimiento algal probablemente afectó negativamente la supervivencia de los fragmentos. La tasa de crecimiento estuvo influenciada negativamente en la zona

posterior de Rincón de Guanabo y Playa Baracoa. Los períodos con temperaturas más cálidas (29 y 30 °C) coincidieron con el momento de mayor crecimiento de los fragmentos. Por otra parte, las bolitas de yeso no mostraron una diferencia en el flujo de agua dentro del arrecife, posiblemente por falta de resolución temporal o precisión del método, por lo que es recomendable para estudios futuros que, este experimento se realice con mayor frecuencia o sean utilizadas otras metodologías que garanticen un estudio más detallado y que tenga un alcance temporal.

Literatura citada

- Puotinen, M., Drost, E., Lowe, R., Depczynski, M., Radford, B., Heyward, A., Gilmour, J. (2020). Towards modelling the future risk of cyclone wave damage to the world's coral reefs. *Glob. Change Biol.*, 26(8), 4302-4315.
- Young, I. R., Hardy, T. A. (1993). Measurement and modelling of tropical cyclone waves in the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 12(2), 85–95. <https://doi.org/10.1007/BF00302108>.
- Madin, J. S., Connolly, S. R. (2006). Ecological consequences of major hydrodynamic disturbances on coral reefs. *Nature*, 444(7118), 477–480.
- Adey, W. H. (1978). Coral Reef Morphogenesis: A Multidimensional Model: New data from coring and carbon-14 dating provide keys for unraveling some classical enigmas. *Science*, 202(4370), 831-837.
- Atkinson, M. J., Falter, J., Hearn, C. (2001). Nutrient dynamics in the biosphere 2 coral reef mesocosm: Water velocity controls NH₄ and PO₄ uptake. *Coral Reefs*, 20, 341–346, doi: 10.1007/s00338-001-0184-7.
- Bryant, Edward. (2008). *Tsunami the Underrated Hazard (Second Edition)*. Praxis Publishing Ltd, Chichester, UK.
- D'Antonio, N. L., Gilliam, D. S., Walker, B. K. (2016). Investigating the spatial distribution and effects of nearshore topography on *Acropora cervicornis* abundance in Southeast Florida. *PeerJ*, 4, e2473. 359 p.
- Dennison, W. C., Barnes, D. J. (1988). Effect of water motion on coral photosynthesis and calcification. *Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 115(1), 67-77.
- Done, T. J. (1982). Patterns in the distribution of coral communities across the central Great Barrier Reef. *Coral reefs*, 1, 95-107.
- Ferrario, F., Beck, M. W., Storlazzi, C. D., Micheli, F., Shepard, C. C., Airoidi, L. (2014), The effectiveness of coral reefs for coastal hazard risk reduction and adaptation. *Nat. Commun.*, 5(1), 1-9.

- Forrester, G. E., Ferguson, M. A., O'Connell-Rodwell, C. E., Jarecki, L. L. (2014). Long-term survival and colony growth of *Acropora palmata* fragments transplanted by volunteers for restoration. *Aquatic Conservation: Mar. Freshw. Ecosyst.*, 24(1), 81-91.
- Fox, J., Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression*, Third edition. Sage, Thousand Oaks CA. <URL: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>>.
- Gardner, T. A., Côté, I. M., Gill, J. A., Grant, A., Watkinson, A. R. (2005). Hurricanes and Caribbean coral reefs: impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. *Ecology*, 86(1), 174-184.
- Garrison, V., Greg, W. A. R. D. (2008). Storm-generated coral fragments—A viable source of transplants for reef rehabilitation. *Biol. Conserv.*, 141(12), 3089-3100.
- Gladfelter, E. H., Monahan, R. K., Gladfelter, W. B. (1978). Growth rates of five reef-building corals in the northeastern Caribbean. *Bull. Mar. Sci.*, 28(4), 728-734.
- Graus, R. R., Chamberlain, J. A., Boker, A. M. (1977). Structural modification of corals in relation to waves and currents: reef biota. *Stud. Geol.*, 135-153.
- Grigg, R. W. (1998). Holocene coral reef accretion in Hawaii: a function of wave exposure and sea level history. *Coral Reefs*, 17, 263–272. doi: 10.1007/s003380050127.
- Gross, J., Ligges, U. (2015). nortest: Tests for Normality. R package version, 1(4).
- Hench, J. L., & Rosman, J. H. (2013). Observations of spatial flow patterns at the coral colony scale on a shallow reef flat. *J. Geophys. Res.(C Oceans)*, 118(3), 1142-1156.
- Highsmith, R. C., Riggs, A. C., D'Antonio, C. M. (1980). Survival of hurricane-generated coral fragments and a disturbance model of reef calcification/growth rates. *Oecologia*, 46(3), 322-329.
- Hughes, T. P. (1984). Population dynamics based on individual size rather than age: a general model with a reef coral example. *Am. Nat.*, 123, 778–795.
- Jokiel, P. L., Morrissey, J. I. (1993). Water motion on coral reefs: evaluation of the 'clod card' technique. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 93, 175-181.
- Kassambara, A., Kosinski, M., Biecek, Przemyslaw. (2021). survminer: Drawing Survival Curves using 'ggplot2'. R package version 0.4.9. <https://CRAN.R-project.org/package=survminer>.
- Leichter, J. J., Stewart, H. L., Miller, S. L. (2003). Episodic nutrient transport to Florida coral reefs. *Limnology and Oceanogr.*, 48(4), 1394-1407.
- Leichter, J. J., Deane, G. B., Stokes, M. D. (2005). Spatial and temporal variability of internal wave forcing on a coral reef. *J. Phys. Oceanography*, 35(11), 1945-1962.
- Lesser, M. P., Weis, V. M., Patterson, M. R., Jokiel, P. L. (1994). Effects of morphology and water motion on carbon delivery and productivity in the reef coral, *Pocillopora damicornis* (Linnaeus): diffusion barriers, inorganic carbon limitation, and biochemical plasticity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 178(2), 153-179.

- Lirman, D. (2000). Fragmentation in the branching coral *Acropora palmata* (Lamarck): growth, survivorship, and reproduction of colonies and fragments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 251(1), 41-57.
- Lirman, D., Thyberg, T., Herlan, J., Hill, C., Young-Lahiff, C., Schopmeyer, S., Huntington, B., Santos, R., Drury, C. (2010). Propagation of the threatened staghorn coral *Acropora cervicornis*: methods to minimize the impacts of fragment collection and maximize production. *Coral Reefs*, 29(3), 729–735. DOI.org/10.1007/s00338-010-0621-6.
- Lirman, D., Schopmeyer, S., Galvan, V., Drury, C., Baker, A. C., Baums, I. B. (2014). Growth dynamics of the threatened Caribbean staghorn coral *Acropora cervicornis*: influence of host genotype, symbiont identity, colony size, and environmental setting. *PloS one*, 9(9), e107253.
- Lowe, R. J., Falter, J. L. (2015). Oceanic forcing of coral reefs. *Ann. Rev. Mar. Sci.*, 7, 43-66.
- Lowe, R. J., Falter, J. L., Monismith, S. G., Atkinson, M. J. (2009). Wave-driven circulation of a coastal reef–lagoon system. *J. Phys. Oceanogr.*, 39(4), 873-893.
- Madin, J. S., Connolly, S. R. (2006). Ecological consequences of major hydrodynamic disturbances on coral reefs. *Nature*, 444(7118), 477-480
- Mercado-Molina, A. E., Ruiz-Diaz, C. P., Sabat, A. M. (2014). Survival, growth, and branch production of unattached fragments of the threatened hermatypic coral *Acropora cervicornis*. *J. Exp. Marine Biol. Ecol.*, 457, 215-219.
- Monismith, S. G., Rogers, J. S., Koweeck, D., Dunbar, R. B. (2015). Frictional wave dissipation on a remarkably rough reef. *Geophys. Res. Lett.*, 42(10), 4063-4071.
- Nakamura, T. V., Van Woesik, R. (2001). Water-flow rates and passive diffusion partially explain differential survival of corals during the 1998 bleaching event. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 212, 301-304.
- Papke, E., Wallace, B., Hamlyn, S., Nowicki, R. (2021). Differential effects of substrate type and Genet on growth of microfragments of *Acropora palmata*. *Front. Mar. Sci.*, 8, 394.
- Patterson, M. R. (1992). A chemical engineering view of cnidarian symbioses. *Am. Zool.*, 32(4), 566-582.
- Patterson, M. R., Sebens, K. P., & Olson, R. R. (1991). In situ measurements of flow effects on primary production and dark respiration in reef corals. *Limnol. Oceanogr.* 36(5), 936-948.
- Precht WF, Miller SL. (2007). Ecological Shifts along the Florida Reef Tract: The Past as a Key to the Future. In: Aronson RB, editor. Geological approaches to coral reef ecology. New York, NY: Springer New York. pp. 237–312. https://doi.org/10.1007/978-0-387-33537-7_9.
- R Core Team (2016) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rogers, J. S., Monismith, S. G., Koweeck, D. A., Torres, W. I., & Dunbar, R. B. (2016). Thermodynamics and hydrodynamics in an atoll reef system and their influence on coral cover. *Limnol. Oceanogr.*,

61(6), 2191-2206.

- Sebens, K.P. (1991). Effects of water flow on coral growth and prey capture. In *American Zoologist* (Vol. 31, No. 5, pp. A59-A59). 1041 NEW HAMPSHIRE ST, LAWRENCE, KS 66044: AMER SOC ZOOLOGISTS.
- Sebens, K. P., Johnson, A. S. (1991). Effects of water movement on prey capture and distribution of reef corals. *Hydrobiologia*, 226, 91-101.
- Shashar, N., Kinane, S., Jokiel, P. L., Patterson, M. R. (1996). Hydromechanical boundary layers over a coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 199(1), 17-28.
- Simonson, W. D., Miller, E., Jones, A., García-Rangel, S., Thornton, H., Mc Owen, C. (2021). Enhancing climate change resilience of ecological restoration—A framework for action. *Perspec. Ecol. Conserv.*, 19, 300-310.
- Therneau, T. M., Grambsch, P.M. (2000). *Modeling Survival Data: Extending the Cox Model*. Springer, New York. ISBN 0-387-98784-3.
- Young, C. N., Schopmeyer, S. A., Lirman, D. (2012). A review of reef restoration and coral propagation using the threatened genus *Acropora* in the Caribbean and Western Atlantic. *Bull. Mar.Sci.*, 88(4), 1075-1098.

5 DISCUSIÓN GENERAL

La degradación de los arrecifes de coral y la pérdida de grupos claves de este ecosistema es uno de los mayores desafíos que enfrentan los científicos, administradores ambientales, políticos, grupos industriales, turistas, medios de comunicación, organizaciones no gubernamentales (ONG) internacionales y locales, inversionistas y el público global que tienen interés en la ciencia de la restauración y su práctica. Para atender esta crisis se han utilizado diferentes prácticas de manejo y herramientas como la restauración de corales (Bellwood *et al.*, 2004; Westoby *et al.*, 2020). Generalmente, estos sectores de la sociedad han participado y apoyado la restauración, pero desde su propia visión. Sin embargo, lo ideal sería un trabajo conjunto para lograr un éxito mayor en la restauración y así poder devolverle al sistema su funcionalidad y resiliencia (Van Oppen *et al.*, 2017; Suggett *et al.*, 2023).

En el contexto acelerado de cambio climático global se necesita implementar de manera imperante un conjunto de acciones que garanticen un buen estado de los arrecifes o la recuperación de aquellos que estén degradados. Es por esto que, en el capítulo 1 se presenta un marco teórico conceptual enfocado en diferentes aspectos de la ecología del arrecife, que debieran llevarse a cabo con las prácticas de restauración. El desarrollo de marcos integradores debe priorizarse para garantizar una restauración efectiva en los arrecifes a medida que se aceleran o implementan otros esfuerzos globales.

La presente tesis explora una serie de estrategias y/o acciones para apoyar los programas de restauración como, evaluar indicadores ecológicos antes de rehabilitar los arrecifes y conocer los principales factores que han incidido en su degradación. Los indicadores o atributos ecológicos como cobertura del sustrato, diversidad, reclutamiento y salud de corales, complejidad estructural del arrecife y biomasa y diversidad de herbívoros, están directamente relacionados con la resiliencia del arrecife. Tener en cuenta estos indicadores en sitios restaurados brindaría una medida de su posible recuperación (Hein *et al.*, 2020). Por otra parte, existen múltiples impactos que inciden al unísono en los arrecifes y provocan su deterioro, pero es difícil evaluar el efecto o magnitud de cada uno e incluso no en todas las ocasiones se detecta a tiempo el causante de estrés o daño. En este sentido fue que se llevó a cabo el segundo capítulo, en el cual se evaluó la trayectoria de dos crestas de la región noroccidental de Cuba durante un período de 17 años. A partir de esta evaluación se evidenció un declive en las poblaciones de *A. palmata* y de la cobertura coralina, por lo que se propone desarrollar un programa de manejo teniendo en cuenta primeramente mejorar la calidad del agua, realizar estudios de la concentración y

origen de nutrientes y contaminantes, además tomar medidas para evitar la sobrepesca, para posteriormente implementar la restauración de corales. En ambas crestas la cobertura algal fue elevada y la abundancia de organismos herbívoros baja, a excepción de Playa Baracoa donde la densidad de *D. antillarum* fue elevada. De acuerdo con estos resultados se podría plantear que, posiblemente la siembra de corales puede afectarse por sobrecrecimiento y competencia algal.

A pesar de tener estas bases y conocimientos del sitio que se desea restaurar, es difícil conocer el destino de los corales trasplantados. Debido a esto, es que en la presente investigación se propone también implementar experimentos o estudios piloto a pequeña escala antes de desarrollar programas que comprometan la introducción de nuevas colonias, así evitar perderlas a causa de muerte, enfermedades o, porque las propias condiciones del arrecife no son las adecuadas para su desarrollo y mantenimiento en el tiempo. Por tales razones, se propone vincular procesos ecológicos en las acciones de restauración. Para ello se realizaron dos experimentos dirigidos a evaluar los efectos (1) de los organismos bentónicos más abundantes en las crestas de estudio y (2) del gradiente de flujo de agua inducido por el oleaje sobre fragmentos de *A. palmata*. Los experimentos se ubicaron en cuatro crestas con diferentes características ecológicas, estados de degradación y niveles de manejo, ya que la respuesta de los corales puede diferir según las condiciones del arrecife. El experimento de interacciones mostró que la supervivencia de los fragmentos estuvo influenciada negativamente por Rincón de Guanabo y positivamente por La Puntica. La supervivencia de los fragmentos se favoreció en el tratamiento con *Porites astreoides*, por el contrario, con las especies de algas *Dictyota* y *Cladophora* en Rincón de Guanabo se afectó negativamente y con *Millepora complanata* murieron. Por otra parte, la supervivencia de los fragmentos que se sembraron siguiendo el gradiente del flujo de agua no mostraron estar influenciados por las condiciones de las crestas ni de la zona frontal y posterior. Sin embargo, el crecimiento si estuvo afectado por la zona posterior de Playa Baracoa y Rincón de Guanabo. Para ambos experimentos la tasa de crecimiento de los fragmentos fue menor a la reportada para *A. palmata*. De forma general, en el arrecife de Rincón de Guanabo se evidenció la menor supervivencia de los fragmentos en comparación al resto de las crestas, por lo que sería conveniente realizar otros estudios o elegir un área distinta dentro del sitio para la siembra de fragmentos. A partir de los resultados obtenidos, es necesario señalar que la restauración puede ser polémica y no es recomendable generalizar los resultados de un estudio en particular, ya que el éxito o fracaso puede depender tanto de características genotípicas, fisiológicas e historia de vida del coral como de factores ambientales y estreses antropogénicos a los cuales este sometido cada arrecife.

Literatura citada

- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C., Nyström, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429(6994), 827-833.
- Hein, M. Y., Beeden, R., Birtles, A., Gardiner, N. M., Le Berre, T., Levy, J., Willis, B. L. (2020). Coral restoration effectiveness: multiregional snapshots of the long-term responses of coral assemblages to restoration. *Diversity*, 12(4), 153.
- Suggett, D. J., Edwards, M., Cotton, D., Hein, M., Camp, E. F. (2023). An integrative framework for sustainable coral reef restoration. *One Earth*.
- Van Oppen, M. J., Gates, R. D., Blackall, L. L., Cantin, N., Chakravarti, L. J., Chan, W. Y., ... & Putnam, H. M. (2017). Shifting paradigms in restoration of the world's coral reefs. *Global change biology*, 23(9), 3437-3448.
- Westoby, R., Becken, S., Laria, A. P. (2020). Perspectives on the human dimensions of coral restoration. *Regional Environmental Change*, 20, 1-13.