

# Variación temporal de especies de corales pétreos dominantes en arrecifes del Parque Nacional Jardines de la Reina, Cuba

## Temporal variation of dominant stony coral species in reefs of the Jardines de la Reina National Park, Cuba

Leslie Hernández Fernández<sup>1</sup>

### RESUMEN

En el Caribe, los arrecifes coralinos han estado en constante cambio, como consecuencia de los impactos locales y globales. Se espera que tales modificaciones también ocurran en el Parque Nacional Jardines de la Reina. Por ello, este trabajo se propuso analizar la variación temporal de las poblaciones de *S. siderea*, *Orbicella* spp., *A. agaricites* y *P. astreoides*, como grupo dominante, entre el 2001, 2012 y 2017. Estas especies han mostrado cambios en otros arrecifes de Cuba y del Caribe. En el 2001 y 2012, se estudiaron 14 sitios, con 88 transectos cada año y en el 2017, 24 sitios y 240 transectos. En el 2001, se utilizó metodología AGRRA; en el 2012 y 2017 fue empleada una versión de esta. Se contaron 6 501 colonias y se identificaron 35 especies. *S. siderea* tuvo una abundancia ( $P = 0.6861$ ) y densidad ( $P = 0.0712$ ) sin diferencias significativas. *Orbicella* spp. disminuyó en abundancia y densidad entre 2001 (24% - 3.2 colonias  $10\text{ m}^{-1}$ ), 2012 (14% - 1.4 colonias  $10\text{ m}^{-1}$ ) y 2017 (13% - 1.9 colonias  $10\text{ m}^{-1}$ ). *A. agaricites* mantuvo su abundancia sin diferencias significativas ( $P = 0.2202$ ) y aumentó su densidad (2001-2012: 1.4 colonias  $10\text{ m}^{-1}$ , 2017: 2 colonias  $10\text{ m}^{-1}$ ). *P. astreoides* incrementó su abundancia (2001: 8%, 2012: 10%, 2017: 12%) y densidad (2001 y 2012: 1 colonia  $10\text{ m}^{-1}$ , 2017: 1.7 colonias  $10\text{ m}^{-1}$ ). *S. siderea* dominó en los arrecifes y *Orbicella* spp. tuvo una disminución que generó variación temporal con desplazamiento hacia *A. agaricites* y *P. astreoides*.

**Palabras clave:** arrecifes, *Siderastrea*, *Orbicella*, *Agaricia*, *Porites*.

### ABSTRACT

In the Caribbean, coral reefs have been changing constantly as a result of local and global impacts. These changes are also expected to occur in the Jardines de la Reina National Park. The work described here has been carried out to analyze the temporal variation of populations of the dominant groups *S. siderea*, *Orbicella* spp., *A. agaricites* and *P. astreoides* during 2001, 2012 and 2017, which have been found to have changed in other reefs of Cuba and the Caribbean. During 2001 and 2012 14 sites were surveyed in 88 transects every year, and during 2017 at 24 sites in

<sup>1</sup> Centro de Bioplantas. Universidad "Máximo Gómez Báez" de Ciego de Ávila. Carretera a Morón, km 9. Ciego de Ávila. Cuba. CP: 65100. [leslie@bioplantas.cu](mailto:leslie@bioplantas.cu), [coraleslhf@gmail.com](mailto:coraleslhf@gmail.com). ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-1939-9790>

240 transects. In 2001, the AGRRA methodology was used; in 2012 and 2017, a new version of this methodology was applied. Six thousand five hundred and one (6,501) colonies were counted and 35 species were identified. *S. siderea* had an abundance ( $P = 0.6861$ ) and density ( $P = 0.0712$ ) which did not vary significantly between the different surveys. The abundance and density of *Orbicella* spp. decreased between 2001 (24% - 3.2 colonies  $10\text{ m}^{-1}$ ), 2012 (14% - 1.4 colonies  $10\text{ m}^{-1}$ ), and 2017 (13% - 1.9 colonies  $10\text{ m}^{-1}$ ). The abundance of *A. agaricites* also did not vary significantly between the different surveys ( $P = 0.2202$ ), while its density increased (2001-2012: 1.4 colonies  $10\text{ m}^{-1}$ , 2017: 2 colonies  $10\text{ m}^{-1}$ ). The abundance of *P. astreoides* increased (2001: 8%, 2012: 10%, 2017: 12%) as did its density (2001- 2012: 1 colony  $10\text{ m}^{-1}$ , 2017: 1.7 colonies  $10\text{ m}^{-1}$ ). The coral *S. siderea* prevailed in the reefs, and *Orbicella* spp. underwent a reduction that caused temporal variation with a displacement toward *A. agaricites* and *P. astreoides*.

**Keywords:** reefs, *Siderastrea*, *Orbicella*, *Agaricia*, *Porites*.

## INTRODUCCIÓN

Entre los ecosistemas marinos, es conocida la importancia de los arrecifes coralinos (Gil-Agudelo *et al.* 2020), los cuales son altamente productivos y biodiversos, pero están amenazados por el estrés local y global (Hoegh-Guldberg *et al.* 2019). Las causas del estrés local contemplan variedad de actividades humanas, como las pesquerías y el desarrollo costero. En cuanto al estrés global, una de las mayores amenazas para la salud de los arrecifes coralinos es el cambio climático, que ocasiona el blanqueamiento asociado a las inusuales altas temperaturas de la superficie del mar (Obura & Grimsdith, 2009), así como la acidificación de los océanos (Hoegh-Guldberg *et al.* 2017).

Los impactos locales y globales se toman como las razones de cambio de fase de un grupo de especies hacia otros, lo que resulta cada vez más común sobre los arrecifes coralinos

y, escalonadamente, en muchos otros ecosistemas (Hughes *et al.* 2010). Tal vez la modificación más conocida es el reemplazo de corales por algas, pero ocurren otras cuando el sistema experimenta una fuerte bioerosión (Mumby & Steneck, 2011). Por ejemplo, el género *Orbicella*, considerado el más importante de los corales constructores de arrecifes en el Caribe, ha sufrido un drástico declive asociado a los efectos negativos de las actividades humanas, episodios de enfermedades y eventos de blanqueamiento (Hayes, 2019; Toth *et al.* 2019; Yranzo, 2020).

Específicamente, en el sur del Caribe, *Orbicella* spp. se ha visto en mayor riesgo por la enfermedad de la banda amarilla, lo que se asocia a las altas temperaturas de la superficie del mar (van Woesik & Randall, 2017). En las Islas Vírgenes (EE. UU.), la especie *Orbicella annularis* (Ellis & Solander, 1786) ha sido afectada por huracanes y el blanqueamiento, sin

embargo, muestra algunos signos de recuperación (Edmunds, 2015).

*Porites astreoides* Lamarck, 1816, a pesar de todas las consecuencias que ha traído el estrés local y global para la comunidad coralina, se ha mantenido como una especie de éxito para el Caribe (Eagleson et al. 2021). En ello puede estar influyendo su estrategia de reproducción (Goodbody-Gringley & Putron, 2016) y su tolerancia tanto a un intervalo amplio de temperatura como a las condiciones físicas y de calidad de las aguas (Baumann et al. 2016), por lo que es de gran plasticidad y oportunista (Jackson et al. 2014; De Bakker et al. 2016).

Según Green et al. (2008), en el Caribe, la estructura de la comunidad de los arrecifes coralinos está cambiando, sobre una escala de tiempo de diez años, pasando a ser dominada por corales “weedy” de crecimiento rápido, de pequeño tamaño, ciclo de vida corto y rápido reemplazo. Específicamente, *Orbicella* spp. está siendo sustituida por otras especies como *P. astreoides* y *Agaricia* spp. (Jackson et al. 2014; De Bakker et al. 2016), como reflejo de la respuesta de los arrecifes coralinos ante el estrés global (Bruno et al. 2019).

En Cuba, Alcolado et al. (2009), en un estudio realizado en el golfo de Batabanó, observaron que el predominio de *O. annularis* (como complejo de especies) -para este entonces se incluía

a *Montastraea cavernosa* (Linnaeus, 1767)- estaba siendo desplazado por el aumento de *P. astreoides* y *Siderastrea siderea* (Ellis & Solander, 1786) –en distintas combinaciones–. González-Díaz et al. (2018), en su investigación sobre el estado de los arrecifes coralinos en Cuba, reportaron entre las especies más abundantes a *P. astreoides* y a *S. siderea*, y con una baja abundancia a *Orbicella* spp., lo que evidenció una degradación ecológica similar a la del Caribe. Comparados con los años 80, según Caballero et al. (2019), los arrecifes cubanos mantienen la misma riqueza de especies, pero la dominancia ha cambiado de especies como *Acropora palmata* (Lamarck, 1816) y *O. annularis* hacia otras oportunistas como *S. siderea* y *Agaricia agaricites* (Linnaeus, 1758).

En el Parque Nacional Jardines de la Reina (PNJR) se han registrado como especies dominantes, para los escarpes pocos profundos, *S. siderea*, *A. agaricites* y *P. astreoides* (Hernández-Fernández et al. 2011; Ferrer-Rodríguez et al. 2016; Hernández-Fernández et al. 2019a; Hernández-Fernández et al. 2019b) y, como moderadamente común, *Orbicella* spp. (González-Díaz et al. 2018; Hernández-Fernández et al. 2019b), hábitat que se caracteriza por presentar una estructura en la comunidad coralina, con alta variabilidad a pequeña escala- 10<sup>1</sup> m- (Hernández-Fernández et al. 2019b). Todos estos estudios han tenido un enfoque general en la comunidad coralina, sin

analizar directamente los indicadores ecológicos por especies. Cabría preguntarse si en una de las áreas marinas protegidas (AMP) más importantes de Cuba (Perera-Valderrama *et al.* 2018) también existe una variación espacial de especies dominantes.

Las transformaciones que han ocurrido en las poblaciones de *S. siderea*, *Orbicella* spp., *A. agaricites* y *P. astreoides*, en otros arrecifes de Cuba (Alcolado *et al.* 2009) y en el Caribe (Jackson *et al.* 2014; De Bakker *et al.* 2016), igualmente se espera que sucedan en el Parque Nacional Jardines de la Reina (PNJR), donde ello no se ha constatado con anterioridad, así que este trabajo se propuso analizar la variación temporal de ese grupo de especies dominantes, desde el 2001 hasta el 2017. Esta información sería de gran utilidad para los tomadores de decisiones del parque, pues les permitiría tomar las medidas pertinentes ante un posible deterioro del arrecife.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El Parque Nacional Jardines de la Reina (PNJR) se encuentra en la República de Cuba, específicamente, en el archipiélago de los Jardines de la Reina, al sur de las provincias centrales de Sancti Spíritus, Ciego de Ávila y Camagüey. Lo conforman alrededor de 661 cayos y abarca un total de 217

ha, aproximadamente, de las cuales 200 ha son marinas (Perera-Valderrama *et al.* 2018). Precisamente por sus valores ecológicos y de conservación, a toda la región del archipiélago le fue otorgada la categoría de parque nacional, dado el acuerdo 6803/2010 del Comité Ejecutivo del Consejo de Ministros de Cuba.

Los arrecifes estudiados se ubican al sur de los cayos y corresponden con el hábitat de escarpes poco profundos (8-15 m de profundidad) (Fig. 1), donde los fondos son irregulares, duros, arenosos y cuyos hábitats son considerados homogéneos (Pina-Amargós *et al.* 2008). Estos arrecifes se caracterizan por presentar crestas someras con predominio de *Millepora complanata* (Lamarck, 1816), *A. palmata* y *P. astreoides*, así como escarpes poco profundos donde predominan las especies de corales *S. siderea*, *A. agaricites* y los octocorales *Pseudopterogorgia americana* Gmelin 1791 y *Eunicea flexuosa* Lamouroux 1821; aquí se desarrolla buceo recreativo (Hernández-Fernández *et al.* 2016). Muy diferentes resultan los fondos del norte de los cayos, caracterizados por ser predominantemente fan-gosos, con cabezos de corales y crestas aisladas, donde en gran parte del año prevalecen sedimentos suspendidos y poca visibilidad; *P. astreoides* y *Porites furcata* Lamarck, 1816 son las especies preponderantes (Ferrer-Rodríguez *et al.* 2016).

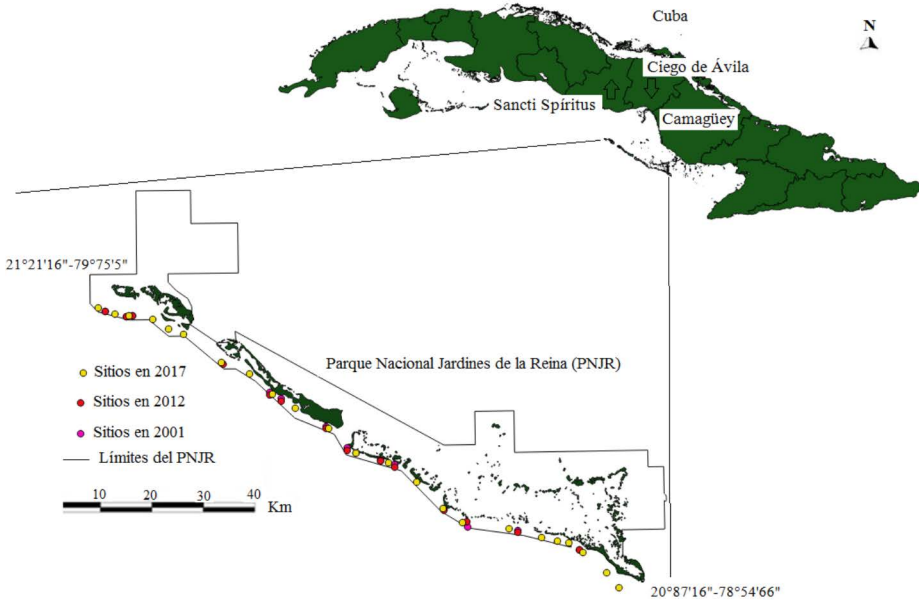


Fig. 1. Sitios de muestreo, estudiados en el 2001, 2012 y 2017, en el hábitat de escarpes poco profundos del Parque Nacional Jardines de la Reina  
Fig. 1. Sampling sites studied in 2001, 2012 and 2017 in the reef slope habitat of the Jardines de la Reina National Park

Para examinar la variación temporal de las poblaciones del grupo de especies dominantes *S. siderea*, *Orbicella* ssp. *A. agaricites* y *P. astreoides* en el PNJR, se realizó un análisis, fundamentalmente, de los indicadores ecológicos de abundancia relativa (%) y densidad lineal promedio de colonias (colonias  $10\text{ m}^{-1}$ ) de estas especies, en los años 2001, 2012 y 2017. Con tal fin, se usó parte de los datos obtenidos en la expedición conjunta CUBAGRRA II, realizada en agosto de 2001, en la cual se aplicó la metodología AGRRA (2000). También se empleó parte de la información obtenida en expediciones realizadas en

abril de 2012 y septiembre-octubre de 2017, en las que se puso en práctica la metodología propuesta por Caballero *et al.* (2013). Ambas metodologías emplean el método del transecto lineal de 10 m como unidad de muestreo, distribuido al azar, de forma paralela a la costa. Entre las expediciones de trabajo llevadas a cabo en el PNJR, en décadas pasadas, se escogieron los datos correspondientes a 2001, 2012 y 2017, por ser similares en cuanto a metodologías aplicadas. Además, dichas expediciones resultaron las de mayores números de sitios estudiados (Cuadro 1).

Cuadro 1. Años, números de sitios y de transectos estudiados, número total de colonias y de colonias de *S. siderea*, *Orbicella* spp., *A. agaricites* y *P. astreoides* analizadas por años en los escarpes poco profundos del Parque Nacional Jardines de la Reina (PNJR)

Table 1. Years, number of sites and transects studied, total number of colonies and colonies of *S. siderea*, *Orbicella* spp., *A. agaricites* and *P. astreoides* analyzed by year in reef slopes of the Jardines de la Reina National Park (JRNP)

Años	Sitios	# de transectos	# Total de colonias	# Colonias <i>S. siderea</i>	# Colonias <i>Orbicella</i> spp.	# Colonias <i>A. agaricites</i>	# Colonias <i>P. astreoides</i>
2001	14	88	1 127	326	287	128	86
2012	14	185	1 883	588	271	262	213
2017	24	240	3 491	1 032	466	498	381
<b>Total</b>	<b>52</b>	<b>513</b>	<b>6 501</b>	<b>1 946</b>	<b>1 024</b>	<b>888</b>	<b>680</b>

Para conocer si *S. siderea*, *Orbicella* spp., *A. agaricites* y *P. astreoides* han experimentado variación temporal que pudiera interpretarse como un desplazamiento de grupos de especies dominantes en el PNJR, entre el 2001 y 2017, se estudiaron, estadísticamente, los indicadores ecológicos de abundancia relativa de colonias (%) y densidad lineal promedio de colonias (colonias 10 m<sup>-1</sup>) (variables dependientes) para estas especies, en el 2001, 2012 y 2017 (variable independiente). Asimismo, se estudiaron los indicadores ecológicos de cobertura de coral vivo (%) y el diámetro máximo promedio (cm) (variables dependientes) de *S. siderea*, *Orbicella* spp., *A. agaricites* y *P. astreoides*, en el 2017, pues en los años anteriores estos valores se obtuvieron de forma general, sin ser especificados por especies. Para ello, se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis, ya que los datos no cumplieron las premisas de normalidad

y homogeneidad de varianza. En los análisis entre años y especies, en los cuales hubo diferencias significativas, se aplicó la prueba de Wilcoxon (nivel de significación de 0.05) para conocer entre qué años y especies existían aquellas. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa Statistic 6.0 (StatSoft, Inc. 2004).

En este estudio, se consideró *Orbicella* spp. como el complejo que incluye a las especies *O. annularis*, *Orbicella faveolata* (Ellis & Solander, 1786) y *Orbicella franksi* (Gregory, 1895). En el análisis integral, en el vocablo “corales”, se incluyeron especies del género *Millepora*, orden Capitata, y del orden Scleractinia. Para la identificación de las especies, se tuvo presente lo expuesto por Zlatarski & Martínez-Estalella (1980) y González-Ferrer (2004).

## RESULTADOS

En el PNJR, se contó un total de 6 501 colonias de corales, durante los muestreos realizados en los años 2001, 2012 y 2017. Se identificó un total de 35 especies entre todos los corales: 16 en el 2001, 30 en el 2012 y 29 en el 2017. Por años, la abundancia relativa (%) presentó variaciones entre las distintas especies identificadas (Cuadro 2). Específicamente, *S. siderea* no tuvo diferencias significativas entre el 2001, 2012 y 2017 (29%, 32% y 29%,

respectivamente), con una abundancia general, entre los tres años, del 30% (Fig. 2A). *Orbicella* spp. mostró una disminución desde el 2001 al 2012 y 2017 (24%, 14% y 13%, respectivamente), con diferencias significativas entre estos años (Fig. 2B) y una abundancia general del 16%. A pesar que *S. siderea* indicó una abundancia mayor que *Orbicella* spp., en el 2001, esta diferencia no fue significativa (Kruskal-Wallis test:  $H(1, N = 27) = 2.120604$   $P = 0.1453$ ).

Cuadro 2. Abundancia (%) de las especies identificadas en los escarpes poco profundos del Parque Nacional Jardines de la Reina (PNJR), en el 2001, 2012 y 2017

Table 2. Abundance (%) of the species identified in reef slopes of the Jardines de la Reina National Park (JRNP) in 2001, 2012 and 2017

Especies de corales	Abundancia (%)		
	2001	2012	2017
Phylum Cnidaria			
Clase Anthozoa			
Subclase Hexacorallia			
Orden Scleractinea			
Familia Acroporidae			
<i>Acropora cervicornis</i> (Lamarck, 1816)	0.44	0.10	0.37
<i>Acropora palmata</i> (Lamarck, 1816)	0.17		
Familia Agariciidae			
<i>Agaricia</i> spp.	0.17		
<i>Agaricia agaricites</i> (Linnaeus, 1758)	11.7	14.6	14.3
<i>Agaricia humilis</i> Verrill, 1902		0.74	2.01
<i>Agaricia lamarcki</i> M. Edwards & Haime, 1851		0.32	0.86
<i>Agaricia tenuifolia</i> Dana, 1846		0.05	
<i>Agaricia fragilis</i> Dana, 1848		0.11	0.14
<i>Leptoseris cucullata</i> (Ellis & Solander, 1786)		0.11	0.37
Familia Astrocoeniidae			
<i>Stephanocoenia intersepta</i> (Lamarck, 1836)	2.83	3.88	6.5
Familia Caryophylliidae			
<i>Eusmilia fastigiata</i> (Pallas, 1766)		0.69	0.4

Especies de corales	Abundancia (%)		
	2001	2012	2017
Familia Faviidae			
<i>Colpophyllia natans</i> (Houttuyn, 1772)	0.88	0.64	0.80
<i>Diploria labyrinthiformis</i> (Linnaeus, 1758)	3.54	1.81	1.46
<i>Favia fragum</i> (Esper, 1795)			0.06
<i>Pseudodiploria clivosa</i> (Ellis & Solander, 1786)	0.08		0.29
<i>Pseudodiploria strigosa</i> (Dana, 1846)	4.78	4.04	1.2
<i>Montastraea cavernosa</i> (Linnaeus, 1767)	4.87	4.09	1.98
<i>Orbicella</i> spp. (complejo de especies) (Dana, 1846)	24.4	14.1	13
Familia Meandrinidae			
<i>Dendrogyra cylindrus</i> Ehrenberg, 1834		0.05	
<i>Dichocoenia stokesi</i> M. Edwards & Haime, 1848		0.32	0.54
<i>Meandrina meandrites</i> (Linnaeus, 1758)		0.96	0.89
Familia Mussidae			
<i>Isophyllia rigida</i> (Dana, 1846)		0.11	0.03
<i>Mycetophyllia aliciae</i> Wells, 1973		0.05	
<i>Mycetophyllia danaana</i> M. Edwards & Haime, 1849		0.10	0.11
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i> M. Edwards & Haime, 1848		0.26	0.29
<i>Mussa angulosa</i> (Pallas, 1766)		0.21	
Familia Pocilloporidae			
<i>Madracis decactis</i> (Lyman, 1859)		0.26	0.27
<i>Madracis auretenra</i> Locke, Weil & Coates, 2007		0.31	0.14
Familia Poritidae			
<i>Porites astreoides</i> Lamarck, 1816	7.8	10.3	12
<i>Porites divaricata</i> Lesueur, 1821		0.95	0.52
<i>Porites furcata</i> Lamarck, 1816	1.51	0.26	0.40
<i>Porites porites</i> (Pallas, 1766)	7.17	6.74	7.48
Familia Siderastreidae			
<i>Siderastrea siderea</i> (Ellis & Solander, 1786)	29	32	29
<i>Siderastrea radians</i> (Pallas, 1766)			1.23
Orden Capitata			
Familia Milleporidae			
<i>Millepora alcicornis</i> Linnaeus, 1758	0.62	1.96	2.84
<b>Total de especies</b>	<b>16</b>	<b>30</b>	<b>29</b>
<b>Especies más abundantes</b>			
	<i>S. siderea</i>	<i>S. siderea</i>	<i>S. siderea</i>
	<i>Orbicella</i> spp.	<i>A. agaricites</i>	<i>A. agaricites</i>
	<i>A. agaricites</i>	<i>Orbicella</i> spp.	<i>Orbicella</i> spp.
	<i>P. astreoides</i>	<i>P. astreoides</i>	<i>P. astreoides</i>



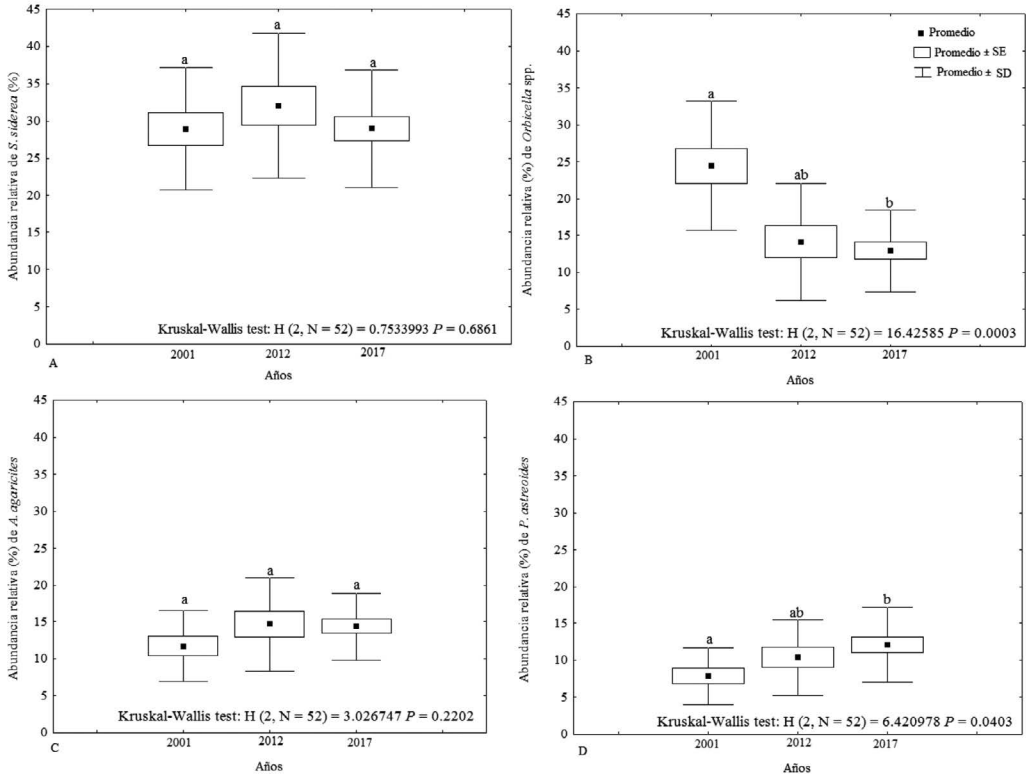


Fig. 2. Abundancia relativa (%) de las especies *S. siderea* (A), *Orbicella* spp. (B), *A. agaricites* (C) y *P. astreoides* (D), en el 2001, 2012 y 2017, en el Parque Nacional Jardines de la Reina. Las letras, encima de las barras, significan los resultados de la prueba de Wilcoxon

Fig. 2. Relative abundance of the species *S. siderea*(A), *Orbicella* spp. (B), *A. agaricites* (C) and *P. astreoides* (D) in 2001, 2012 and 2017 in the Jardines de la Reina National Park. The letters above the bars indicate Wilcoxon test results

*A. agaricites* no tuvo diferencias significativas entre el 2001, 2012 y 2017 (12%, 14.6% y 14%, respectivamente), con una abundancia general de 14%. *P. astreoides* evidenció un aumento de su abundancia entre el 2001, 2012 y 2017 (8%, 10% y 12%, respectivamente) (Fig. 2 C y D), con una abundancia general, entre los tres

años, del 10%. *Orbicella* spp., *A. agaricites* y *P. astreoides* no mostraron diferencias significativas, entre ellas, para la abundancia relativa en el 2012 (Kruskal-Wallis test:  $H(2, N = 42) = 3.322925$   $P = 0.1899$ ), ni en el 2017 (Kruskal-Wallis test:  $H(2, N = 72) = 2.487650$   $P = 0.2883$ ).

*S. siderea* mantuvo una densidad lineal promedio sin diferencias significativas entre el 2001 (3.7 colonias  $10\text{ m}^{-1}$ ), 2012 (3.2 colonias  $10\text{ m}^{-1}$ ) y 2017 (4.3 colonias  $10\text{ m}^{-1}$ ) (Fig. 3 A), con un valor total, entre los tres años, de 3.8 colonias  $10\text{ m}^{-1}$ . La densidad de *Orbicella* spp. fue menor en el 2012 (1.4 colonias  $10\text{ m}^{-1}$ ) y 2017 (1.9

colonias  $10\text{ m}^{-1}$ ), en comparación con el 2001 (3.2 colonias  $10\text{ m}^{-1}$ ) (Fig. 3 B), con un valor total de 2.2 colonias  $10\text{ m}^{-1}$ . A pesar de que *S. siderea* dejó ver una densidad mayor que *Orbicella* spp., en el 2001, esta diferencia no fue significativa (Kruskal-Wallis test:  $H(1, N = 28) = 1.978554 P = 0.1595$ ).

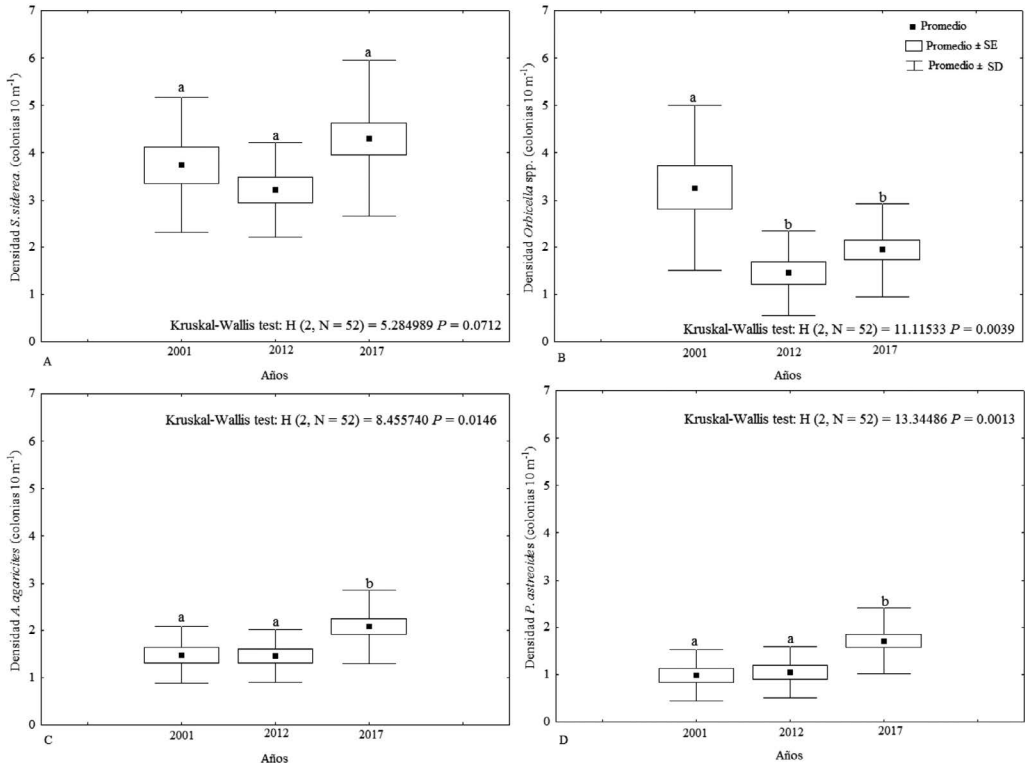


Fig. 3. Densidad (colonias  $10\text{ m}^{-1}$ ) de las especies *S. siderea* (A), *Orbicella* spp. (B), *A. agaricites* (C) y *P. astreoides* (D), en el 2001, 2012 y 2017, en el Parque Nacional Jardines de la Reina. Las letras, encima de las barras, significan los resultados de la prueba de Wilcoxon

Fig. 3. Density (colonies  $10\text{ m}^{-1}$ ) of the species *S. siderea* (A), *Orbicella* spp. (B), *A. agaricites* (C), and *P. astreoides* (D) in 2001, 2012 and 2017 in the Jardines de la Reina National Park. The letters above the bars indicate Wilcoxon test results

*A. agaricites* conservó igual densidad entre el 2001 y 2012 (1.4 colonias 10 m<sup>-1</sup>) y la aumentó en el 2017 (2 colonias 10 m<sup>-1</sup>), con diferencias significativas respecto a los años anteriores, con una densidad general de 1.7 colonias 10 m<sup>-1</sup>. *P. astreoides* manifestó una densidad de 1 colonia 10 m<sup>-1</sup>, en el 2001 y 2012, mientras que en el 2017 incrementó a 1.7 colonias 10 m<sup>-1</sup> y su densidad general fue de 1.3 colonias 10 m<sup>-1</sup>, entre los tres años (Fig. 3 C y D). *Orbicella* spp., *A. agaricites* y *P. astreoides* no expresaron diferencias significativas, entre ellas, para la densidad lineal promedio en el 2012 (Kruskal-Wallis test:  $H(2, N = 42) = 3.267151 P = 0.1952$ ) ni en el 2017

(Kruskal-Wallis test:  $H(2, N = 72) = 1.952243 P = 0.3768$ ).

En el 2017, *Orbicella* spp. tuvo una cobertura, significativamente, mayor (19%) al resto de las especies, seguida de *S. siderea* (16%). *A. agaricites* (12%) y *P. astreoides* (11%) no dataron diferencias significativas entre ellas para este indicador ecológico (Fig. 4A). El diámetro máximo promedio de las colonias fue, significativamente, mayor en *Orbicella* spp. (30 cm), respecto al resto de las especies: *S. siderea* 16 cm, *A. agaricites* 14 cm y *P. astreoides* 18 cm —no expusieron diferencias significativas entre sí (Fig. 4B)—.

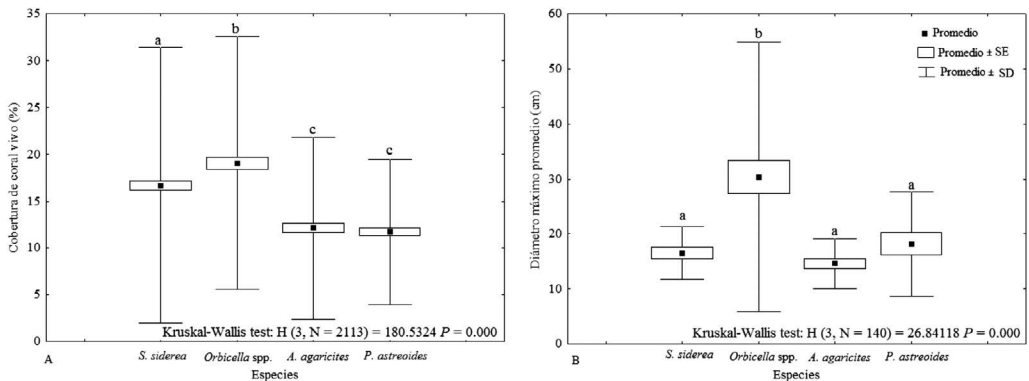


Fig. 4. Cobertura (%) (A) y diámetro máximo promedio (cm) (B) de las especies *S. siderea*, *Orbicella* spp., *A. agaricites* y *P. astreoides*, en el Parque Nacional Jardines de la Reina, en el 2017. Las letras, encima de las barras, significan los resultados de la prueba de Wilcoxon

Fig. 4. Cover (%) (A) and maximum average diameter (cm) (B) of the species *S. siderea*, *Orbicella* spp., *A. agaricites*, and *P. astreoides* in Jardines de la Reina National Park in 2017. The letters above the bars indicate Wilcoxon test results

## DISCUSIÓN

El número de especies identificadas en este estudio estuvo por debajo del reportado por [González-Díaz et al. \(2018\)](#) —37 especies— y [Hernández-Fernández et al. \(2019a\)](#) —40 especies— para el PNJR.

La composición de las especies dominantes de corales pétreos, en los escarpes poco profundos, coincide, en parte, con la de los arrecifes del Parque Nacional Guanahacabibes, donde predominan *S. siderea*, *A. agaricites* y *P. astreoides*, además de la especie *O. faveolata* ([Perera-Valderrama et al. 2013; 2017](#)). Para otros arrecifes de Cuba, según [González-Díaz et al. \(2018\)](#), también imperan *S. siderea*, *A. agaricites* y *P. astreoides*, así como *Stephanocoenia intersepta* (Lamarck, 1816). Estos autores consideraron que *Orbicella* spp., junto con *Acropora cervicornis* (Lamarck, 1816), son especies poco común en los arrecifes cubanos. Específicamente, en este estudio, *A. cervicornis* mostró valores bajos de abundancia, acentuados en el 2012, aunque hubo especies que tuvieron una abundancia menor, como *Pseudodiploria clivosa* (Ellis & Solander, 1786), *Isophyllia rigida* (Dana, 1846) y *Dendrogyra cylindrus* Ehrenberg, 1834, entre otras; esta última especie es la de menor abundancia en el PNJR. Asimismo, [Caballero et al. \(2019\)](#), en un trabajo sobre las

condiciones ecológicas de los arrecifes coralinos en el archipiélago cubano, identificaron a *S. siderea*, *A. agaricites*, *Orbicella* spp. y *P. astreoides*, en este orden, como las especies más abundantes para los hábitats de escarpes poco profundos, lo que coincide con los resultados obtenidos en esta investigación.

Según [Rey-Villiers et al. \(2016\)](#), en el PNJR, el patrón del predominio de las especies, en los escarpes poco profundos, estaba cambiando desde las típicas formadoras de arrecifes, como *O. annularis* hacia especies oportunistas como *S. siderea*, *P. astreoides* y *A. agaricites*. Sin embargo, la abundancia y la densidad de *S. siderea* no mostraron diferencias significativas con la de *Orbicella* spp. en el 2001, por lo que *S. siderea* ha mantenido la dominancia en estos arrecifes, sin que por ello haya desplazado a *Orbicella* spp. Lo anterior no coincide con lo planteado por [Alcolado et al. \(2009\)](#), para el golfo de Batabanó, y [Caballero et al. \(2019\)](#), para arrecifes cubanos; ellos consideraron que *S. siderea* ha desplazado a *Orbicella* spp. En el PNJR no ha aumentado la abundancia y densidad de *S. siderea*, han disminuido estos indicadores ecológicos en *Orbicella* spp. No obstante, en tiempos pasados (antes de 2001), puede ser que dominara *Orbicella* spp. por encima de *S. siderea*, pero esto, por ahora, no ha sido demostrado. Tal hipótesis está soportada por lo que exponen [Toth et al.](#)

(2019), quienes, en un estudio realizado en la Florida, llegaron a la conclusión de que hace miles de años (en el Holoceno), *Orbicella* spp. y otros corales masivos representaban casi el 90% de los arrecifes, mientras que *S. siderea* y *P. astreoides* eran especies raras, por lo que sugieren que las modificaciones recientes, en conjuntos de especies, no tienen precedentes en escalas de tiempo milenarias.

*S. siderea* es un coral masivo, constructor de arrecifes, tiene larga vida, es tolerante a los cambios térmicos y también común en el Caribe (De Bakker *et al.* 2016; Benson *et al.* 2018). Resiste a los cambios de salinidad (Muthiga & Szmant, 1987) y de temperatura, lo que permite que generalmente sobreviva a los eventos de blanqueamiento (Banks & Foster, 2017). Todas estas características pueden ser las razones por las cuales ha mantenido su dominancia en el PNJR. La abundancia de *S. siderea* en el PNJR fue similar a la determinada en Puerto Morelos, en el norte del Caribe Mexicano, (35.5%) en julio de 2018, aunque esta declinó a 14.9%, en solo ocho meses, ante la presencia de la enfermedad de pérdida del tejido del coral duro (SCTLD) (por sus siglas en inglés) (Estrada-Saldívar *et al.* 2020).

Los cambios en la abundancia de los corales involucran a especies que han sufrido enfermedades, hecho que altera su representación regional (Darling *et al.* 2012). En el PNJR, no hay

evidencias de afectaciones por SCTLD u otras enfermedades, sobre la comunidad de corales pétreos, que pudieran justificar la disminución de la abundancia relativa y la densidad lineal de *Orbicella* spp. desde el 2001 hasta el 2012. Por ejemplo, uno de los mayores eventos de blanqueamiento ocurridos en el Caribe fue el del 2005 (Steiner & Kerr, 2008), que tuvo una incidencia pobre en la comunidad de corales pétreos del parque y con el cual hubo especies que demostraron evidentes signos de recuperación, como *Orbicella* spp. (en aquel momento nombrado el género *Montastraea*) cuyas colonias, en cuatro meses, manifestaron una recuperación total (Hernández-Fernández *et al.* 2011). Precisamente, las afectaciones por blanqueamiento son una de las razones por las que las poblaciones de *Orbicella* spp. están declinando en el Caribe (Hayes, 2019; Toth *et al.* 2019; Yranzo, 2020), pues sus colonias no muestran la misma capacidad de respuesta, en todas las regiones (Kennedy *et al.* 2019). Sin embargo, *A. agaricites* mostró una recuperación parcial al blanqueamiento en el PNJR, comprobando ser una de las especies más sensibles a este (Hernández-Fernández *et al.* 2011). *A. agaricites*, al igual que *S. siderea*, no tuvo diferencias significativas, entre el 2001, 2012 y 2017, en cuanto a la abundancia relativa, no así para la densidad, la cual aumentó en el 2017, en comparación con el 2001 y 2012.

Más recientemente, en una investigación realizada en el PNJR sobre la variabilidad a pequeña escala de la cobertura y diversidad de las especies bentónicas dominantes (Hernández-Fernández *et al.* 2019b), no se observó la presencia de enfermedades. Las variaciones en los arrecifes, cuando no pueden ser explicadas por variables ambientales, tal vez tengan respuestas en disturbios antrópicos que inciden a nivel local (Ferrigno *et al.* 2016). Pero los arrecifes del PNJR no están afectados por agentes estresantes (González-Díaz *et al.* 2018), a pesar de que en ellos se desarrolla el buceo recreativo (Hernández-Fernández *et al.* 2016). Por ello, es necesaria la realización de un estudio integral, en el cual se analice la incidencia de los estresores globales, fundamentalmente, de los huracanes y del incremento de temperatura de la superficie del mar, sobre los arrecifes coralinos del PNJR, y la posible resiliencia ante estos, más aún si estos resultados persisten en el tiempo. El declive de *Orbicella* spp. también puede estar asociado a episodios de enfermedades (Hayes, 2019; Toth *et al.* 2019; Yranzo, 2020), causadas por estresores globales, estudio que por el momento no se ha realizado en el PNJR. Precisamente, Hernández-Fernández *et al.* (2019b) consideraron que la condición actual de los arrecifes del PNJR (tanto dominancia de algas como baja cobertura y diversidad de corales) hace pensar en un cambio de

fase continuado, que se vincula, primordialmente, a los efectos del estrés global sobre el arrecife.

El aumento de la abundancia relativa de *P. astreoides* corresponde con los resultados obtenidos en otras islas del Caribe, los que han evidenciado un aumento relativo en la abundancia de esta especie, en zonas menos profundas del arrecife (Green *et al.* 2008). En un trabajo realizado por Edmunds (2010), en arrecifes de esta región, se pudo constatar que la población de *P. astreoides* se acrecentó gradualmente entre 1999 y el 2007, e incluso pronosticó que en los próximos 100 años su población aumentará en abundancia. También, específicamente, en los arrecifes de las islas de Curacao y Bonaire hubo un incremento en las poblaciones de *P. astreoides* y otras especies oportunistas, desde 1973 hasta el 2014, lo que ha ocasionado la declinación en estos arrecifes (De Bakker *et al.* 2016). Sin embargo, otros estudios como los realizados en Granada mostraron un decrecimiento de la densidad media de colonias de esta especie, entre el 2014 y 2017 (Eagleson *et al.* 2021). Justamente, *P. astreoides* es una de las especies consideradas como “weedy”, lo que contribuye al aumento de su abundancia (Holstein *et al.* 2016) y ha sido uno de los componentes típicos de los arrecifes coralinos del Caribe durante milenios (Pandolfi & Jackson 2006).

A pesar de la degradación de *Orbicella* spp., ante los indicadores

ecológicos de abundancia y densidad, en el 2017, esta especie reveló mayor porcentaje de cobertura que las restantes especies analizadas, lo que está en correspondencia con el diámetro máximo promedio imperante en ella. En una investigación elaborada en Punta Maroma, península de Yucatán, [Medina-Valmaseda et al. \(2020\)](#) determinaron un porcentaje de cobertura para *Orbicella* spp. (12.6%), menor al obtenido para el PNJR en el 2017. Estos autores detectaron una disminución en el diámetro máximo promedio de las colonias de *Orbicella* spp. entre 1985 y 2019; obtuvieron un valor, en este último año, de aproximadamente 18.6 cm, por debajo del alcanzado en el PNJR, en el 2017. Por su parte, el diámetro promedio de *A. agaricites*, obtenido en el PNJR, se puede considerar pequeño, teniendo en cuenta que las colonias adultas podrían alcanzar hasta 60 cm ([Helmuth & Sebens, 1993](#)). Esta especie es considerada también como “weedy” y ha disminuido su cobertura en el Caribe, desde 1973 hasta el 2014, de un 9.9% a 5.2% ([De Bakker et al. 2016](#)), valores que se encuentran por debajo del obtenido para el PNJR en el 2017. Precisamente, los cambios en las poblaciones de corales es posible que se caractericen por una transición a especies “weedy” ([Darling et al. 2012](#)) o estar asociados al incremento de las tallas de las colonias ([Hughes & Jackson, 1985](#)). Igualmente, pueden estar asociados a

la disminución de las tallas de las colonias, lo cual estaría en dependencia de los impactos antrópicos o naturales imperantes y de las condiciones ambientales prevalecientes en cada arrecife. En el PNJR, no hay estudios que demuestren que hayan existido modificaciones en la población de corales, relacionadas a las tallas de los corales.

En el PNJR, específicamente, en el hábitat de los escarpes poco profundos, persiste la dominancia de *S. siderea* en el tiempo (2001-2017), por lo que no se debe decir que esta especie ha sustituido a *Orbicella* spp. Más que un incremento de especies “weedy”, donde no se incluye a *S. siderea* y sí a *A. agaricites* y *P. astreoides* ([De Bakker et al. 2016](#)), lo que ha ocurrido, particularmente, desde el 2001 hasta el 2012, ha sido un decrecimiento en la abundancia y densidad de *Orbicella* spp., sin causas aún precisadas, período que coincide con el expuesto por [Green et al. \(2008\)](#), quienes plantean que la estructura de la comunidad de los arrecifes coralinos, en el Caribe, se está transformando sobre una escala de diez años. Esta mengua de *Orbicella* spp. no continuó hasta el 2017, pero se requeriría cinco años más, a partir de 2017, para evaluar nuevamente estos indicadores ecológicos y conocer si sus resultados persisten o no en el tiempo. Ello, junto con el aumento significativo de la densidad de *A. agaricites* y el incremento significativo tanto de la

abundancia como de la densidad de *P. astreoides*, desde el 2012 al 2017 (con valores, en el 2017, que no se diferencian, significativamente, con los obtenidos para *Orbicella* spp.), es una evidencia de una variación temporal en la comunidad de corales pétreos en el PNJR. Dicha modificación puede interpretarse como un desplazamiento, en el grupo de especies dominantes, de *Orbicella* spp. hacia *A. agaricites* y *P. astreoides*, lo cual coincide con lo que está ocurriendo en otros arrecifes del Caribe (Jackson *et al.* 2014; De Bakker *et al.* 2016).

Aunque los cambios en el ecosistema no son fáciles de predecir (porque pueden suceder en poco tiempo) y la disminución de las poblaciones de corales podría tener dificultad para revertirse (Mumby & Steneck, 2011), los resultados de este trabajo constituyen una alerta para los tomadores de decisiones del área protegida, a los cuales se les sugiere continuar los estudios sobre las poblaciones de *Orbicella* spp., *A. agaricites* y *P. astreoides*, y así prever una degradación del arrecife, en caso que los resultados mostrados aquí, persistan.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece a todos aquellos que participaron en la expedición CUBAGRRA II, efectuada en agosto del 2001. También, a los que formaron parte de las expediciones realizadas en

abril del 2012 y septiembre-octubre del 2017, pertenecientes al Centro de Investigaciones de Ecosistemas Costeros (CIEC), al Centro de Investigaciones Marinas (CIM) y al Instituto de Oceanología de Cuba. Igualmente, gracias a todo el personal de la Sucursal Marlin Jardines de la Reina y, en específico, al de la embarcación “*Oceans For Youth*”. Un agradecimiento especial a Roberto González-De Zayas, Fabián Pina Amargós, Claudia Bustamante López, Roy Phillips Pérez, Evelio A. Alemán Martín, Noel López y Eduardo del Sol Cruz. Asimismo, se agradece a la ONG Idea Wild, por facilitar medios para la realización del trabajo, y a los revisores anónimos, por sus atinadas e importantes sugerencias.

## REFERENCIAS

- AGRRA. (2000). *The AGRRA Rapid Reef Assessment Protocol*. Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment Methodology. <https://www.agrra.org/>
- Alcolado, P. M., Hernández-Muñoz, D., Cabañero, H., Busutil, L., Perera, S. & Hidalgo, G. (2009). Efectos de un inusual período de alta frecuencia de huracanes sobre el bentos de arrecifes coralinos. *Rev. Mar. Cost.*, 1, 73-93. <https://doi.org/10.15359/revmar.1.4>
- Banks, S. & Foster, K. (2017). Baseline Levels of *Siderastrea siderea* Bleaching under Normal Environmental Conditions in Little Cayman. *Open J. Mar. Sci.*, 7, 142-154. <http://dx.doi.org/10.4236/ojms.2017.71011>
- Baumann, J. H., Townsend, J. E., Courtney, T. A., Aichelman, H. E., Davies, S. W.,



- Lima, F. P. & Castillo, K. D. (2016). Temperature Regimes Impact Coral Assemblages along Environmental Gradients on Lagoonal Reefs in Belize. *PLoS ONE*, *11*, 9, e0162098. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162098>
- Benson, E. B., Rippe, P. J., Bove, B. C. & Castillo, D. K. (2018). Apparent timing of density banding in the Caribbean coral *Siderastrea siderea* suggests complex role of key physiological variables. *Coral Reefs*, *38*, 165-176. <https://doi.org/10.1007/s00338-018-01753-w>
- Bruno, J. F., Coté, I. M. & Toth, L. T. (2019). Climate change, coral loss, and the curious case of the parrotfish paradigm: why don't marine protected areas improve reef resilience? *Annu. Rev. Mar. Sci.*, *11*, 307-334. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010318-095300>
- Caballero, H., Armenteros, M., Perera Valde-rrama, 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. <https://doi.org/10.1080/17451000.2019.1577557>
- Caballero, H., Alcolado, P. M., González, P., Perera, S. & Hernández-Fernández, L. (2013). *Protocolo para el monitoreo de bentos en arrecifes coralinos. Versión ajustada a partir del método de campo AGRRA 2000*. Cuba: Centro Nacional de Áreas Protegidas.
- Darling, E. S., Álvarez-Filip, L., Oliver, T. A., McClanahan, T. R. & Coté, I. M. (2012). Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. *Ecol. Lett.*, *15*(12), 1378-1386. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01861.x>
- De Bakker, D. M., Meesters, E. H., Bak, R. P. M., Nieuwland, G. & Van Duyl, F. C. (2016). Corrigendum: Long term shift in coral communities on shallow to deep reef slopes of Curacao and Bonaire: are there any winners? *Front. Mar. Sci.*, *3*, 247. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00171>
- 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*(288), 1-15. <https://doi.org/10.3390/d13070288>
- Edmunds, P. J. (2015). A quarter-century demographic analysis of the Caribbean coral, *Orbicella annularis*, and projections of population size over the next century. *Limnol. Oceanogr.*, *60*(3), 840-855. <https://doi.org/10.1002/lno.10075>
- Edmunds, P. J. (2010). Population biology of *Porites astreoides* and *Diploria strigosa* on a shallow Caribbean reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, *418*, 87-104. <https://doi.org/10.3354/meps08823>
- Estrada-Saldívar, E., Molina-Hernández, A., Pérez-Cervantes, E., Medellín-Maldonado, F., González-Barrios, J. F. & Álvarez-Filip, L. (2020). Reef-scale impacts of the stony coral tissue loss disease outbreak. *Coral Reefs*, *39*, 861-866. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01949-z>
- Ferrer-Rodríguez, V. M., González-Díaz, P., Hernández-Fernández, L., Siciliano, D., Bretos, F., April, A., ... & Santoro, A. (2016). Salud de las comunidades de corales en arrecifes de Jardines de la Reina - Golfo de Ana María, región surcentral de Cuba. *Rev. Inv. Mar.*, *36*(1), 34-56.
- Ferrigno, F., Bianchi, C. N., Lasagna, R., Morri, C., Russo, G. F. & Sandulli, R. (2016). Corals in high diversity reefs resist human impact. *Ecol. Indic.*, *70*, 106-113. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.05.050>

- Gil-Agudelo, D. L., Cintra-Buenrostro, C. E., Brenner, J., González-Díaz, P., Kiene, W., Lusic, C. & Pérez-España, H. (2020). Coral Reefs in the Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem: Conservation Status, Challenges, and Opportunities. *Front. Mar. Sci.*, 6(807), 1-20. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00807>
- González-Díaz, P., González-Sansón, G., Aguilar-Betancourt, C., Álvarez-Fernández, S., Perera-Pérez, O., Hernández-Fernández, L., & ... de la Guardia-Llanso, E. (2018). Status of Cuban coral reefs. *Bull. Mar. Sci.*, 94, 229-247. <https://doi.org/10.5343/bms.2017.1035>
- González-Ferrer, S. (2004). Catálogo de los corales hermatípicos de aguas cubanas. En S. González-Ferrer (Ed.), *Corales pétreos. Jardines sumergidos de Cuba* (pp. 79-189). España: Editorial Academia.
- Goodbody-Gringley, G. & de Putron, S. J. (2016). Brooding Corals: Planulation Patterns, Larval Behavior, and Recruitment Dynamics in the Face of Environmental Change. In S. Goffredo & Z. Dubinsky (Eds.), *The Cnidaria, Past, Present and Future* (pp. 279-289). Switzerland: Springer.
- Green, H. D., Edmunds, J. P. & Carpenter, C. R. (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. <https://doi.org/10.3354/meps07454>
- Hayes, N. K. (2019). *A characterization of a Southeast Florida stony coral assemblage after a disease event*. (Unpublished master's thesis). Nova Southeastern University.
- Helmuth, B. & Sebens, K. (1993). The influence of colony morphology and orientation to flow on particle capture by the scleractinian coral *Agaricia agaricites* (Linnaeus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 165(2), 251-278. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(93\)90109-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(93)90109-2)
- Hernández-Fernández, L., Bustamante López, C., Dulce Sotolongo, L. B., Pina Amar-gós, F. & Figueredo, T. (2019a). Influencia del gradiente de protección sobre el estado de las comunidades de corales y algas coralinas costrosas en el Parque Nacional Jardines de la Reina, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 38(1), 83-99.
- Hernández-Fernández, L., González de Zayas, R., Weber, L., Apprill, A. & Armenteros, M. (2019b). Small-Scale Variability Dominates Benthic Coverage and Diversity Across the Jardines de La Reina, Cuba Coral Reef System. *Front. Mar. Sci.*, 6, 747, 1-12. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00747>
- Hernández-Fernández, L., Olivera, Y. M., Figueredo-Martín, T., Gómez Fernández, R., Brizuela-Pardo, L. & Pina-Amar-gós, F. (2016). Incidencia del buceo autónomo y capacidad de carga en sitios de buceo del Parque Nacional Jardines de la Reina, Cuba. *Rev. Mar. Cost.*, 8(2), 9-27. <https://doi.org/10.15359/revmar.8-2.1>
- Hernández-Fernández, L., Guimaraes Bermejo, M., Arias Barreto, R. & Clero Alonso, L. (2011). Composición de las comunidades de octocorales y corales pétreos y la incidencia del blanqueamiento del 2005 en Jardines de la Reina, Cuba. *Rev. Mar. Cost.*, 3, 77-90. <https://doi.org/10.15359/revmar.3.6>
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., ... & Hatziolos, E. (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318(5857), 1737-1742. <https://doi.org/10.1126/science.1152509>
- Hoegh-Guldberg, O., Pendleton, L. & Kaup, A. (2019). People and the changing nature of coral reefs. *Reg. Stud. Mar. Sci.*, 30, 1-20. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100699>

- Holstein, D. M., Smith, T. B. & Paris, C. B. (2016). Depth-independent reproduction in the reef coral *Porites astreoides* from shallow to mesophotic zones. *PLoS One*, 11, e0146068. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146068>
- Hughes, T. P. & Jackson, B. C. J. (1985). Population dynamics and life histories of foliaceous corals. *Ecol. Monogr.*, 55(2), 141-166. <https://doi.org/10.2307/1942555>
- Hughes, T. P., Graham, A. J. N., Jackson, B. C. J., Mumby, J. P. & Steneck, S. R. (2010). Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends Ecol. Evo.*, 25(11), 633-642. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.07.011>
- Jackson, J., Donovan, M., Cramer, K. & Lam, V. (2014). *Status and Trends of Caribbean Coral Reefs: 1970-2012*. Switzerland: Global Coral Reef Monitoring Network.
- Kennedy, V. E., Tonk, L., Foster, L. N., Mumby, J. P. & Stevens, R. J. (2019). Temporal stability of *Orbicella annularis* symbioses: a case study in The Bahamas. *Bull. Mar. Sci.*, 95(2), 289-304. <https://doi.org/10.5343/bms.2018.0064>
- Medina-Valmaseda, A. E., Rodríguez-Martínez, R. E., Álvarez-Filip, L., Jordan-Dahlgren, E. & Blanchon, P. (2020). The role of geomorphic zonation in long-term changes in coral-community structure on a Caribbean fringing reef. *PeerJ*, 8, e10103. <https://doi.org/10.7717/peerj.10103>
- Mumby, J. P. & Steneck, S. R. (2011). The Resilience of Coral Reefs and Its Implications for Reef Management. In Z. Dubinsky & N. Stambler (Eds.), *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition* (pp. 509-519). EE. UU: Springer.
- Muthiga, N. A. & Szmant, A. M. (1987). The effects of salinity stress on the rates of aerobic respiration and photosynthesis in the hermatypic coral *Siderastrea sideraea*. *Biol. Bull.*, 173(3), 539-551. <https://doi.org/10.2307/1541699>
- Obura, D. O. & Grimsdith, G. (2009). *Resilience Assessment of coral reefs-Assessment protocol for coral reefs, focusing on coral bleaching and thermal stress*. Switzerland: IUCN working group on Climate Change and Coral Reefs.
- Pandolfi, J. M. & Jackson, J. B. C. (2006). Ecological persistence interrupted in Caribbean coral reefs. *Ecol. Lett.*, 9(7), 818-826. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00933.x>
- Perera Valderrama, S., Alcolado, P. M., Caballero-Aragón, H., de la Guardia Llansó, E. & Cobián-Rojas, D. (2013). Condición de los arrecifes coralinos del Parque Nacional Guanahacabibes, Cuba. *Rev. Mar. Cost.*, 5, 69-86. <https://doi.org/10.15359/revmar.5.5>
- Perera Valderrama, S., Hernández-Arana, H., Ruiz-Zárate, M. A., Alcolado, P. M., Caballero-Aragón, H., González-Cano, J., ... & de la Guardia Llansó, E. (2017). Temporal dynamic of reef benthic communities in two marine protected areas in the Caribbean. *J. Sea Res.*, 128, 15-24. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.07.007>
- Perera-Valderrama, S., Ávila, A. H., Méndez, J. G., Martínez, O. M., Rojas, D. C., Ferro Azcona, H. & Rodríguez Farrat, L. F. (2018). Marine protected areas in Cuba. *Bull. Mar. Sci.*, 94(2), 423-442. <https://doi.org/10.5343/bms.2016.1129>
- Pina-Amargós, F., Hernández-Fernández, L., Clero, L. & González-Sansón, G. (2008). Características de los hábitats coralinos en Jardines de la Reina, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 29, 225-237.
- Rey-Villiers, N., Alcolado-Prieta, P., Busutil, L., Caballero, H., Perera-Pérez, O., Hernández-Fernández, L., ... & Alcolado, M. P. (2016). Condición de los

- arrecifes coralinos del golfo de Cazones y el archipiélago Jardines de la Reina, Cuba: 2001-2012. En N. Rey-Villiers (Ed.), *Línea base ambiental para el estudio del cambio climático en el golfo de Cazones y el archipiélago Jardines de la Reina, Cuba* (pp. 93-146). Cuba: Instituto de Oceanología, CITMA.
- StatSoft, Inc. (2004). STATISTICA for Windows [Computer program manual]. EE.UU.: StatSoft, Inc.
- Steiner, S. C. C. & Kerr, J. M. (2008). Stony corals in Dominica during the 2005 bleaching episode and one year later. *Rev. Biol. Trop.*, 56 (Supple. 1), 139-148. <https://doi.org/10.15517/rbt.v56i0.5583>
- Toth, T. L., Stathakopoulos, A., Kuffner B. I., Ruzicka, R. R., Colella, A. M. & Shinn, A. E. (2019). The unprecedented loss of Florida's reef-building corals and the emergence of a novel coral-reef assemblage. *Ecol.*, 100(9), e02781. <https://doi.org/10.1002/ecy.2781>
- van Woesik, R. & Randall, C. J. (2017). Coral disease hotspots in the Caribbean. *Ecosphere.*, 8(5), <https://doi.org/10.1002/ecs2.1814>
- Yranzo, A. (2020). *Coral pilar estrella y coral estrella montañoso Orbicella annularis y Orbicella faveolata, Venezuela*. Venezuela: Instituto de Zoología y Ecología Tropical.
- Zlatarski, V. N. & Martínez-Estalella, N. (1980). *Escleractíneos de Cuba con datos sobre los organismos asociados* (en ruso). Bulgaria: Editorial Academia de Bulgaria.