

**Centro de Investigaciones Marinas
Universidad de la Habana**

Interacciones de macroalgas frondosas, coralinas costrosas y reclutas-juveniles de coral en un arrecife al norte de La Habana



Tesis presentada en opción al Título Académico de Máster
en Biología Marina y Acuicultura con mención en
Biología Marina

Autor: Lic. Amanda Ramos Romero
Tutores: Dra. Ana María Suárez Alfonso
Dr. Maickel Armenteros Almanza

La Habana, 2019



**Centro de Investigaciones Marinas
Universidad de la Habana**

**Interacciones de macroalgas frondosas, coralinas
costrosas y reclutas-juveniles de coral en un arrecife
al norte de La Habana**

Tesis presentada en opción al Título Académico de Máster en
Biología Marina y Acuicultura con mención en Biología Marina

**Autor: Lic. Amanda Ramos Romero
Tutores: Dra. Ana María Suárez Alfonso
Dr. Maickel Armenteros Almanza**

La Habana, 2019

A mis padres

[...] la vida te llevará por muchos caminos, pero depende de ti decidir cuáles valen la pena. Asegúrate de que tú misión responda a tú pasión y propósito y nunca olvides que, con trabajo arduo, paciencia y pasión, puedes cambiar el mundo.

Cristina Mittermeier

Agradecimientos

La presente tesis, mi desarrollo académico y profesional se lo debo a la perseverancia, a los esfuerzos incesantes de mis padres, que siempre me apoyaron, creyeron en mí y me acompañaron por el camino que elegí. A mis profesores, de la universidad y de maestría, que me han formado y enseñado. A mi tutora, la Dra. Ana María Suárez, mi principal guía, que me ha transmitido su experiencia, me ha dedicado largas horas y ha hecho que me convierta en una profesional independiente y segura. A la Dra. Silvia Patricia González, que me ha dado la oportunidad de descubrir mi gran pasión por la ecología, y de la cual he aprendido y me ha abierto caminos para mi superación profesional. Al Dr. Maikel Armenteros, el cual ha dedicado tardes enteras para poder lograr una parte importante de la presente tesis. A la Dra. Luz Elena Mateo Cid y a la Dra. Catalina Mendoza, por recibirme en su laboratorio, por su dedicación, amabilidad y cariño. A mis amigos e inigualable equipo de trabajo, Emma Elena, Volta, Anthony, Ivan y Pedrito, que nunca me abandonaron y me apoyaron incondicionalmente desde el primer día que decidí comenzar el estudio, sin ellos no hubiese sido posible. Al colectivo de trabajadores del Centro de Investigaciones Marinas, les agradezco. A mi familia, por estar siempre presente. A mis amigas de toda la vida y a mis amigos más recientes, algunos más cercanos y otros desde lejos, que se preocupan y están pendientes de mis avances académicos. A todos aquellos, que hasta la fecha ya son muchos, que de una manera directa o indirecta, han contribuido a que me convierta en la persona y profesional que soy hoy.

Infinitas y sinceras gracias a todos

Resumen

Las algas tienen la habilidad de modificar el ambiente físico al facilitar o excluir las especies que se encuentren bajo o en interacción con su canopia. Para conocer si existe un efecto protector de la canopia de macroalgas frondosas sobre las algas coralinas costrosas (ACC) y los reclutas-juveniles de coral se analizó la diversidad, la dinámica temporal y la interacción entre tres grupos claves del bentos: macroalgas frondosas, algas coralinas costrosas y reclutas-juveniles de coral. Se llevó a cabo un experimento de campo en el biotopo de veril superior durante nueve meses con un tratamiento de remoción de la canopia de macroalgas frondosas. Las especies dominantes de macroalgas frondosas fueron *Lobophora* cf. *variegata* y *Sargassum* sp. Se registraron siete especies de algas coralinas costrosas: *Porolithon onkodes*, *Hydrolithon* sp., *Lithothamnion* sp., *Neogoniolithon* sp. 1, *Neogoniolithon* sp. 2, *Neogoniolithon* sp. 3 y *Neogoniolithon* sp. 4. Los corales jóvenes que dominaron fueron *Siderastrea siderea*, *Porites astreoides* y *P. porites*. La cobertura de macroalgas frondosas mostró diferencias significativas entre meses al igual que la densidad de reclutas-juveniles de coral, al contrario de las ACC. El experimento apoyó la hipótesis del efecto positivo de la canopia sobre las ACC, a partir de un efecto significativo del tratamiento y del tiempo de muestreo. Los reclutas y juveniles de coral aumentaron su densidad ante la ausencia sostenida en el tiempo de la canopia de macroalgas frondosas. En el último intervalo de tiempo disminuyó la densidad de reclutas y juveniles de coral lo que se puede atribuir al paso del huracán Irma. Se concluye que las macroalgas frondosas pueden presentar un efecto protector a los corales jóvenes en determinados escenarios.

Abstract

It is well known that algae can modify the physical environment; facilitating or excluding species interacting with their canopy. To know if there is a protective effect of macroalgae canopy on coralline crustose algae (CCA) and coral recruits-juvenile, we analyzed the diversity, temporal dynamics and interaction between these three groups in a field experiment, carried out in the coral reef terrace for nine months, removing macroalgae canopy in treatments. *Lobophora* cf. *variegata* and *Sargassum* sp. were the most macroalgae dominant species, while seven crustose coralline algae species were recorded: *Porolithon onkodes*, *Hydrolithon* sp., *Lithothamnion* sp., *Neogoniolithon* sp. 1, *Neogoniolithon* sp. 2, *Neogoniolithon* sp. 3 and *Neogoniolithon* sp. 4. *Siderastrea siderea*, *Porites astreoides* and *P. porites* were the dominated juvenile corals. Leafy macroalgae coverage showed significant differences between months, as did the density of recruits-juvenile coral, unlike the CCA. Our results show a positive canopy effect on CCA coverage between treatments and time. In the other hand, the absence of macroalgae canopy, increased coral recruits and juveniles density. Nevertheless, in the last interval of time, the coral recruits and juveniles density decreased, which can be attributed to Hurricane Irma, suggesting that leafy macroalgae can have a protective effect on young corals under certain scenarios.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	6
2.1 Macroalgas en los arrecifes de coral.....	6
2.2 Reproducción y reclutamiento de corales	8
2.3 Las algas en el éxito del reclutamiento de los corales	8
2.4 Factores que afectan el crecimiento y disminuyen la cobertura de ACC	11
2.5 Metodologías de muestreo y diseño experimental	12
3. MATERIALES Y MÉTODOS	15
3.1 Área de estudio	15
3.2 Variación temporal	16
3.3 Experimento sobre el efecto de las macroalgas.....	18
3.4 Análisis de datos	20
4. RESULTADOS.....	22
4.1 Diversidad de algas.....	22
4.2 Variación temporal	28
4.3 Reclutamiento y composición por tallas de reclutas y juveniles	30
4.4 Efecto de la canopia de macroalgas	35
5. DISCUSIÓN	39
6. CONCLUSIONES.....	50
7. RECOMENDACIONES	52
8. REFERENCIAS.....	53

1. INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral son los ecosistemas más diversos y complejos del ambiente marino (Branchini *et al.*, 2015; Mwachireya *et al.*, 2017). En particular los del Caribe, en los últimos años, están sufriendo degradación a un ritmo acelerado debido al efecto conjunto de causas naturales y antrópicas (Gersun *et al.*, 2016). Las consecuencias más evidentes han sido el blanqueamiento y varias enfermedades que han provocado el colapso de sistemas arrecifales (Sneed *et al.*, 2017). Un resultado principal es que muchos arrecifes que antes estaban dominados por corales han cambiado de fase y actualmente están dominados por algas (Arnold *et al.*, 2010).

La mayoría de los estudios en los arrecifes se han llevado a cabo en zonas someras a menos de 20 m de profundidad. Los principales grupos estudiados han sido las algas y los corales. Se sabe que alrededor del 80% de la cobertura de los corales escleractíneos se han perdido y que las macroalgas han sido entonces el grupo dominante (Bakker *et al.*, 2016). Estos cambios en la composición de la comunidad bentónica han sido bien documentados en todo el mundo, especialmente para el Caribe (Wismer *et al.*, 2009). Este cambio se ha manifestado a través de transformaciones en la abundancia y diversidad de los componentes vivos del ecosistema y se ha visto afectado también el flujo de energía y materiales (Foster *et al.*, 2008). La disminución en la diversidad y cobertura coralina ha estado aparejada con una proliferación de algas (Adjeroud *et al.*, 2015). Muchos autores dan conclusiones sobre la salud del arrecife en dependencia de la abundancia de algas (Beatty *et al.*, 2018). Sin embargo, la relación entre la cobertura de macroalgas y la de corales es un indicador variable, pues no siempre las algas son las causantes de la pérdida de la cobertura coralina o de la calidad del hábitat (Bruno *et al.*, 2009).

La actividad humana en áreas costeras tropicales ha provocado, entre otras causas, incremento en la eutrofización y sedimentación, calentamiento global, escasez de herbívoros y mortalidades masivas de corales y de especies claves. Esto ha provocado, directa e indirectamente, el aumento del cubrimiento y la biomasa de algas (Arias-González *et al.*, 2017). Pero también la abundancia y distribución de las

macroalgas va a estar determinado por factores naturales como la disponibilidad de recursos (luz, nutriente y sustrato); suministro (fecundidad, dispersión, asentamiento y reclutamiento); gradientes físicos y regímenes de disturbio (profundidad, exposición al oleaje, ciclones, temperatura, entrada de agua dulce, deposición de sedimento); interacciones entre especies (competencia y herbivoría principalmente) y efectos históricos (Duran *et al.*, 2016; Lowe & LaLiberte, 2017).

Los patrones de asentamiento y propagación de macroalgas formadoras de hábitats y sus interacciones positivas o negativas son la base de los procesos de sucesión. Las algas coralinas costrosas (ACC) son las primeras colonizadoras de sustratos desnudos y a menudo sobre ellas crecen asociaciones de algas conspicuas (Asnaghi *et al.*, 2014). La colonización de algas carnosas o de ACC, probablemente juegan un rol principal en determinar si existe dominancia de corales o macroalgas. Esto se debe a que las macroalgas son importantes ingenieros del ecosistema que regulan la estructura de la comunidad (Bellgrove *et al.*, 2017) y proveen refugio a muchos organismos. También proporcionan protección ante el oleaje, a la radiación solar, a las temperaturas extremas y a la desecación (Figueiredo *et al.*, 2000; Cornwall *et al.*, 2015). Pero también pueden tener efectos negativos, al limitar la luz o la disponibilidad del espacio (Asnaghi *et al.*, 2014).

Las algas son uno de los componentes más importantes en los arrecifes y tienen la habilidad de modificar el ambiente físico, lo cual puede facilitar o excluir especies que se encuentren bajo su canopia (Cárdenas *et al.*, 2015). Las interacciones entre especies afectan la estructura de las comunidades (Morales-Castilla *et al.*, 2015). Si una de las especies que interactúan modifica las condiciones ambientales y provoca efectos positivos para otras especies ocurre un proceso de facilitación que influencia la diversidad, estructura de la comunidad y su productividad. Los mecanismos de facilitación pueden proveer un sustrato secundario, mejorar o reducir la depredación o herbivoría y reducir la competencia.

Los arrecifes dominados por macroalgas se consideran degradados (Clements *et al.*, 2018). Pero no todos los grupos de algas indican el deterioro del ecosistema; por ejemplo, las algas coralinas costrosas constituyen un elemento biológico clave como

indicadoras del estado ecológico y calidad de las aguas (Balata *et al.*, 2011). Este grupo está presente en ambientes temporalmente constantes y estables como indicadores de la salud del arrecife (Moreira-González *et al.*, 2019) y su abundancia disminuye en sitios contaminados (Fabricius & De'ath, 2001). Entre las variadas funciones que se le atribuyen, se destacan dos aspectos fundamentales. Primero, contribuyen significativamente a la calcificación de los arrecifes. Por ejemplo, refuerzan la estructura del esqueleto de coral muerto y rellenan grietas en el sustrato arrecifal manteniéndose la complejidad topográfica y reduciendo la erosión. Segundo, inducen el asentamiento larval de muchos organismos bentónicos y la metamorfosis de especies sésiles, como corales pétreos y octocorales (Ordoñez *et al.*, 2019). Por ejemplo, hay evidencias de las preferencias de las larvas para su asentamiento sobre algas costrosas (Carlson, 2002). Algunas especies de ACC generan señales químicas, que facilitan el asentamiento y la metamorfosis de las plánulas de coral y octocoral (Harrington *et al.*, 2004; Tebben *et al.*, 2015). Entonces la abundancia de ACC puede ser un elemento fundamental en facilitar el recubrimiento por escleractíneos (Belliveau & Paul, 2002). Sin embargo, ha habido una tendencia histórica a ignorar las ACC, debido a su taxonomía compleja e historia de vida y es poco conocida su biodiversidad para Cuba a pesar de su gran importancia ecológica (Cabrera *et al.*, 2018). Conocer la estructura y desarrollo de las ACC es fundamental pues constituyen un importante grupo morfo-funcional en los ecosistemas (Littler & Littler, 2013).

El reclutamiento de coral es un aspecto central en la recuperación de los arrecifes. Este evento presenta tres pasos: el primero, la disponibilidad de larvas para asentarse al bentos. Segundo, la tendencia de asentarse por afinidad a sustancias químicas que inducen el asentamiento y metamorfosis. Y tercero, la disponibilidad de hábitats de crianza donde la mortalidad de reclutas sea baja. Una vez reclutadas las larvas, la etapa de post-asentamiento es fuertemente influenciada por el ambiente (Doropoulos *et al.*, 2018). Aquellas áreas con una alta biomasa algal, se consideran hábitats de crianza pobres para el asentamiento larval. Estudios realizados en el Caribe aún no llegan a un consenso si la reducción del reclutamiento se debe a un suministro larval limitado o una

pobre receptividad del arrecife debido al crecimiento de algas, o ambos (Fabricius, 2005; Arnold *et al.*, 2010).

Los arrecifes de coral de Cuba exhiben una gran variación a lo largo de la plataforma y sus hábitats. Algunos arrecifes se encuentran entre los más conservados de la región del Caribe (Duran *et al.*, 2018a). En ellos, se han realizado estudios enfocados al estado de las comunidades marinas y se destacan las referentes al macrofitobentos por Alfonso & Martínez-Daranas (2009) y Suárez *et al.* (2015). Sin embargo, de los estudios desarrollados especialmente para el fitobentos, ninguno se ha enfocado en estudiar el efecto positivo o negativo de las macroalgas frondosas sobre otros grupos del arrecife, ni han tenido en cuenta la ecología y taxonomía de las ACC.

A partir del estado del conocimiento actual sintetizado anteriormente y de los vacíos de conocimiento sobre el tema se propone la siguiente **hipótesis**:

Existe un efecto protector de la canopia de macroalgas frondosas sobre las algas coralinas costrosas y los reclutas de coral, por lo que al remover experimentalmente la canopia de macroalgas frondosas se observará una disminución significativa de la cobertura de ACC y del número de reclutas de coral.

Objetivo general: Analizar la diversidad, la dinámica temporal y la interacción entre tres grupos claves del bentos: macroalgas frondosas, algas coralinas costrosas y reclutas y juveniles de coral.

Objetivos específicos:

1. Evaluar durante nueve meses la variación temporal de la cobertura de macroalgas frondosas y algas coralinas costrosas en el veril superior.
2. Evaluar durante nueve meses la variación temporal de la densidad de reclutas y juveniles de coral en el veril superior.
3. Analizar el efecto de la remoción experimental de las macroalgas frondosas sobre la abundancia de algas coralinas costrosas y la densidad de reclutas y juveniles de coral.

La novedad científica de este estudio radica en dos aspectos:

1. Desarrollo de un experimento de campo para estimar el efecto de las macroalgas frondosas sobre las algas coralinas costrosas, los reclutas y juveniles de coral. Este es un tema muy estudiado desde hace décadas y aún es pertinente, pues brinda evidencias directas de la interacción entre estos tres grupos del bentos. Por otra parte, la realización de experimentos de campo ecológicos ha constituido una debilidad de las ciencias marinas cubanas debido a las dificultades asociadas a este tipo de estudio.

2. Aplicación de técnicas histológicas para la identificación hasta nivel de especies de algas coralinas costrosas. Hasta la fecha las algas costrosas en Cuba habían sido identificadas según sus rasgos morfológicos, los cuales no son concluyentes para la taxonomía del grupo. Son escasos los estudios taxonómicos realizados en este grupo de algas debido al laborioso trabajo de laboratorio que conlleva.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 Macroalgas en los arrecifes de coral

Los arrecifes de coral tienen una gran diversidad de especies de algas tales como, filamentos con pocos milímetros de altura, especímenes con aspecto coriáceo y formas costrosas que crecen en el fondo del arrecife (Birrel *et al.*, 2008). En aguas claras tropicales, las algas son más abundantes desde el litoral hasta los 20 m de profundidad, aunque hay registros de macroalgas a 268 m (Tompkins & Wolff, 2017). Las macroalgas son colonizadores de sustratos desnudos en el arrecife. Estos espacios disponibles son cubiertos en un inicio por diatomeas, microorganismos y cianobacterias, seguido de algas filamentosas, algas coralinas costrosas, césped de algas y por último algas más grandes y robustas (Birrel *et al.*, 2008). Las algas colonizan espacios por la liberación de sus diásporas que son producidas a menudo en enormes cantidades y también pueden reproducirse de forma vegetativa. El potencial de reclutamiento de las macroalgas es enorme y varias germinaciones deben escapar de procesos adversos como herbivoría, competencia espacial y limitación de nutrientes (Vermeij *et al.*, 2011).

Las macroalgas bentónicas son usualmente inconspicuas cuando hay poca disponibilidad de nutrientes y un alto pastoreo por herbívoros. Este escenario es típico de arrecifes de coral con bajas concentraciones de nitrógeno y fósforo y generalmente se desarrollan algas epilíticas microfilamentosas. En menor abundancia aparecen macroalgas de mayor tamaño y más frondosas como carnosas, formas calcáreas y ACC expuestas en el sustrato (Lapointe, 1997).

Los arrecifes del sublitoral habanero presentan una condición ecológica pobre debido en parte a la eutrofización proveniente de fuentes antropogénicas (Duran *et al.*, 2018a) y a la baja densidad y diversidad de herbívoros. Las comunidades bentónicas en esta región están dominadas por macroalgas (>60% de cobertura) (Duran *et al.*, 2018a). Según Suárez *et al.* (2015), las especies de macroalgas mejor representadas en el arrecife de Miramar son *Halimeda tuna* J. Ellis & Solander J.V. Lamouroux, *Lobophora variegata* J.V. Lamouroux Womersley ex E.C. Olivera, *Galaxaura rugosa* J. Ellis & Solander J.V. Lamouroux, *Amphiroa tribulus* J. Ellis & Solander J.V. Lamouroux,

Sargassum hystrix J. Agardh, *Jania adhaerens* J.V. Lamouroux y *Canistrocarpus cervicornis* Kutzing De Paula & De Clerck. Todas estas especies son típicas de arrecifes coralinos modernos sometidos a perturbaciones (Williams & Polunin, 2001; McClanahan *et al.*, 2002).

Los influjos de nutrientes dependen del escurrimiento terrestre y de procesos biogeoquímicos en los sedimentos. La abundancia de algas en el arrecife no siempre puede ser explicada por causas antropológicas, sino también por su estacionalidad, abundancia de corales o tormentas (Tompkins & Wolff, 2017). De este modo, es necesario conocer su dinámica temporal y así evitar emitir criterios falsos sobre su abundancia o posible papel en arrecifes degradados (Díaz-Pulido & Garzón-Ferreira, 2002).

En arrecifes saludables predominan las algas calcificadoras y formadoras de césped de algas que contribuyen a la producción primaria, fijación de nitrógeno, calcificación y construcción del arrecife (Fricke *et al.*, 2014; Quéré *et al.*, 2015). En los arrecifes degradados que sufren un cambio de fase, las algas coralinas costrosas son reemplazadas por un césped denso y diverso de macroalgas conspicuas (Fricke *et al.*, 2014). La tendencia es hacia un incremento de algas carnosas, lo que se atribuye a su habilidad de reemplazar espacios previamente ocupados por corales que han muerto por diversas afectaciones (Vermeij *et al.*, 2009).

Existen evidencias para el Caribe e Indo-Pacífico que los arrecifes de coral han cambiado a un estado dominado por macroalgas. En algunos escenarios se ha considerado un arrecife prístino cuando la cobertura de coral es 85% y 1% de algas (Palau Laila, Malaysia, 1998); un arrecife con moderado cambio de fase cuando hay un cubrimiento del 13% de coral y 1% de algas en un inicio (Cayos de Florida, 1996); un cambio más crítico cuando hay un 12% de coral y 45% de algas (Jardines Plateados, Honduras, 2006) y un severo cambio de fase con un 5% de coral y 85% de algas (Maldivas, 1999). Un arrecife se considera dominado por algas cuando el umbral de cobertura de las mismas es de 50% o más, tal como se ha estimado para el Caribe (Bruno *et al.*, 2009).

2.2 Reproducción y reclutamiento de corales

Los corales tienen reproducción sexual y asexual (Richmond *et al.*, 2018). Muchas especies actúan como incubadoras y presentan fertilización interna; una vez que las larvas están desarrolladas, son liberadas a la columna de agua lo cual puede ocurrir varias veces al año (Reich *et al.*, 2017). Sin embargo, la mayoría de las especies tienen eventos reproductivos anuales en los cuales expulsan sus gametos a la columna de agua y la fertilización ocurre de forma sincrónica fuera del pólipo, estas son conocidas como especies desovadoras. Ambas estrategias resultan en el desarrollo de una larva plánula con natación libre (Foster *et al.*, 2018). Ha sido ampliamente aceptado que las estrategias reproductivas (incubadoras/desovadoras) afectan en mayor o menor medida la abundancia y composición de las poblaciones de reclutas y juveniles de corales hermatípicos. La variabilidad que existe entre los diferentes estadios de una especie puede ser explicado por tres factores principales (Green & Edmunds, 2011): (1) estrategias de historia de vida del coral, (2) disponibilidad de microhábitat y selectividad de asentamiento, (3) crecimiento y supervivencia en la etapa de post-asentamiento.

Las larvas de corales en una semana sufren metamorfosis y se asientan como un juvenil de pólipo. Esto transcurre en un período variable que depende de la especie de coral. En este estado las larvas tienen un desarrollo ciliar para la motilidad, con células sensoriales y secretoras que permiten la adhesión al sustrato. Posteriormente, en una semana ocurren los procesos de calcificación y desarrollo de tentáculos (Edmunds *et al.*, 2014).

El reclutamiento de nuevos individuos de corales es un proceso ecológico clave para el mantenimiento y recubrimiento de poblaciones naturales. El recubrimiento coralino está sujeto a cuellos de botella que pueden ser determinados por un limitado suplemento larval, factores ambientales como refugio, depredación, pastoreo y competencia (Doropoulos *et al.*, 2017).

2.3 Las algas en el éxito del reclutamiento de los corales

La mayoría de los estudios sugieren que las algas inhiben el reclutamiento de corales, lo que tiende a causar un efecto de cuello de botella para la recuperación del arrecife. Estos efectos negativos causados por las algas son más evidentes cuando su cobertura es alrededor del 50%–70% (Bruno *et al.*, 2009). La colonización pasiva por algas de espacios previamente ocupados por corales muertos no siempre se debe a la competencia entre ambos grupos. Las enfermedades y el blanqueamiento en corales pueden facilitar la colonización de algas, pero estas aproximaciones no son suficientes para determinar el mecanismo competitivo que condujo al dominio algal (Vermeij *et al.*, 2009).

Hay pocas evidencias experimentales e información sobre la competencia directa e interacciones de algas. En la mayoría de los casos se asume que las algas son competitivamente superiores (McCook *et al.*, 2001) probablemente porque corales jóvenes tienen menos energía de reserva disponible a invertir en interacciones de competencia, a diferencia de los corales adultos (Birrell *et al.*, 2008; Vermeij *et al.*, 2009). Algunos estudios han demostrado que muchas especies de algas pueden ser competitivamente inferiores a adultos de coral. Aunque evidencias experimentales para este cambio ontogenético hipotetizado como una ventaja competitiva de algas sobre corales escleractíneos es actualmente escaso (Kuffner *et al.*, 2006). Sin embargo, el efecto de las algas puede variar sustancialmente en dependencia de sus propiedades físicas (talla, estructura o forma de crecimiento), biológicas (mecanismos sexuales o vegetativos) y químicas (metabolitos secundarios o alelopáticos) (Jompa & McCook, 2003).

Generalmente las asociaciones de algas limitan fuertemente el asentamiento y crecimiento del coral (Vermeij *et al.*, 2009). Aunque esto también depende del tipo de asociación, que puede no excluir a la larva del sustrato debido a su pequeña talla e incluso puede sobrevivir y crecer. Por ejemplo, el césped y las algas más grandes como las carnosas, tienen un efecto principal en el reclutamiento y resiliencia del coral. Algunos autores sugieren que reclutas de coral han sido encontrados con más frecuencia cercanos al césped; lo cual depende del tipo que sea, la densidad de la

asociación y altura del mismo (Díaz-Pulido *et al.*, 2010); sin embargo, otros estudios generalizan que afecta negativamente a la supervivencia y crecimiento de juveniles de coral (Kuffner *et al.*, 2006).

También hay que destacar el impacto directo de algunas ACC en inducir el asentamiento de larvas de invertebrados (Weiss & Martindale, 2017). La superficie del fondo cubierta por ACC, garantizan el reclutamiento y supervivencia del coral (Brown *et al.*, 2017). Sus propiedades químicas y biológicas, además de la película de algas, diatomeas o bacterias asociadas (Tebben *et al.*, 2015) influyen en el asentamiento y metamorfosis de muchos invertebrados marinos como: esponjas, briozoos, tunicados, moluscos y cnidarios (O'Leary *et al.*, 2012). Es necesario mencionar que el cambio de temperatura, a más cálidas, puede afectar esta microcomunidad que se desarrolla en su superficie, al igual que ocasiona blanqueamiento a las ACC, lo que trae como resultado afectaciones en los eventos de reclutamiento de coral y la aparición de enfermedades en estas (Webster *et al.*, 2011).

El asentamiento y metamorfosis en muchos de los corales escleractíneos es inducido por morfogenes (bioquímicos externos), asociados a la pared celular de las ACC tal como polisacáridos. Se ha comprobado mediante trabajos experimentales que en 24 horas puede ocurrir el asentamiento. Cada especie que forma parte del grupo morfofuncional de las costrosas presentan características específicas que influyen en su relevancia ecológica para la selección del hábitat por las larvas (Harrington *et al.*, 2004). Las larvas de coral pueden asentarse por las características del sustrato, pero la subsecuente mortalidad de los reclutas depende de muchos factores y entre estos se encuentran las defensas activas del propio sustrato que puede resultar en una alta tasa de mortalidad de juveniles (James & Crabbe, 2012).

Las algas costrosas pueden desempeñar un rol negativo después del post asentamiento, al incrementar la mortalidad y reducir la tasa de crecimiento de los reclutas, pues muchas especies pierden capas de células epiteliales (Harrington *et al.*, 2004). Keats *et al.* (1997) plantean que si la pérdida de las células epiteliales se hace extensiva y persistente, entonces el reclutamiento de organismos sésiles estará inhibido en áreas ocupadas por las algas coralinas. Esto trae implicaciones importantes

para la estructura de la comunidad arrecifal, debido a que ocasiona una inestabilidad de la superficie. Se ha comprobado que las larvas de coral reconocen y eligen a las especies de ACC que presentan menos defensas químicas. Las tasas de asentamiento pueden variar de acuerdo a las especies de ACC, orientación del sustrato y si el ACC aún se mantiene viva o no (Irizarry-Soto & Weil, 2009).

2.4 Factores que afectan el crecimiento y disminuyen la cobertura de ACC

Herbivorismo

Debido al rol que desempeñan las ACC es necesario tener conocimiento de los factores que las afectan (O'Leary *et al.*, 2012). La temperatura del agua, la disponibilidad de luz y la intensidad del pastoreo son los principales elementos que influyen en su tasa de crecimiento (Villas Bôas *et al.*, 2005). Estas son pastoreadas principalmente por peces loros, erizos, estrellas de mar (Chisholm, 2000), por lapas (Patellacea) y quitones (Polyplacophora) (McCoy & Kmennos, 2015). El consumo por estos organismos puede afectar la composición taxonómica de las mismas (O'Leary & McClanahan, 2010).

Enfermedades

Para el año 1993 se desconocían para el Caribe aquellos patógenos que afectan a las ACC, y fue cuando se descubrió la Enfermedad Letal Naranja Coralina, causada por una bacteria de color naranja brillante que crece en forma de abanico o bandas circulares. En años recientes se han detectado otras enfermedades como: el Síndrome de Banda Blanca, la cual aparece en posición central o periférica y avanza hacia el tejido saludable; la Enfermedad de Parches Blancos, que se manifiesta como parches y ocasiona una súbita pérdida del tejido y la Enfermedad Fúngica Coralina (Littler & Littler, 2013). Por el momento seis categorías de enfermedades han sido reportadas, lo que puede estar relacionado al aumento de la temperatura del mar y la acidificación del océano, que incrementa su susceptibilidad (Vargas-Ángel, 2010; Tribollet *et al.*, 2011; Quéré & Nugues, 2015; Quéré *et al.*, 2015).

Acidificación del océano

Las ACC son los principales componentes calcificadores del bentos, desde los océanos tropicales a polares, a todas las profundidades dentro de la zona fótica y en casi todos los tipos de hábitats (Kuffner *et al.*, 2008; Davies *et al.*, 2014). Contienen mayor cantidad de carbonato que los corales, por lo tanto, son más susceptibles ante el cambio climático (Weiss & Martindale, 2017). Las ACC presentan intolerancia fisiológica a perturbaciones tales como elevadas temperaturas o acidificación del océano (AO) (Anthony *et al.*, 2008). Resultados de investigaciones realizadas en las últimas décadas han comprobado que el CO₂ ha aumentado en los últimos 250 años de una presión parcial de 280 μatm a un nivel cercano a 400 μatm y para el año 2100 se estima que oscile entre 730 y 1088 μatm (Webster *et al.*, 2013).

El incremento del CO₂ atmosférico causa cambios en la química del carbonato del océano. El océano absorbe CO₂, lo que trae como consecuencia un aumento del carbono inorgánico disuelto y disminución del PH y este fenómeno es lo que se conoce como acidificación del océano. Esto implica que organismos calcificadores se les dificulte la secreción de su esqueleto. Las ACC están formadas principalmente por calcita de magnesio o dolomita CaMg(CO₃)₂. Por tanto, pueden ser uno de los primeros organismos en responder (Jokiel *et al.*, 2008). Parámetros ecológicamente importantes tal como tasa de crecimiento y grosor del talo están directamente relacionados con el contenido de CaCO₃ y calcificación. Ambientes con alto CO₂ afectarán especialmente la dinámica entre algas coralinas articuladas y no articuladas. Mientras que las algas carnosas y más frondosas son favorecidas competitivamente sobre las “alfombras” de algas costosas (McCoy & Kamenos, 2015). El efecto de la AO es una preocupación que se ha incrementado en los últimos años, pues afecta el funcionamiento de los arrecifes, conduce a la reducción de la tasa de calcificación de organismos bentónicos y en mantener su estructura y diversidad (Doropoulos *et al.*, 2012).

2.5 Metodologías de muestreo y diseño experimental

La elección de la metodología de muestreo depende del tipo de información que se quiera obtener, de las ventajas y desventajas de cada método y de los objetivos propuestos por el investigador. Se recomiendan como métodos que proporcionan información más real: la fotografía, el video, el transecto lineal y el marco cuadrado (Hill & Wilkinson, 2004).

El marco cuadrado es utilizado comúnmente para monitorear comunidades sésiles bentónicas de los arrecifes de coral. Es considerado un método versátil, pues se utiliza para detectar cambios en la distribución del bentos debido a efectos antropogénicos, en la revisión cuantitativa de la estructura de la comunidad y en la detección de cambios a gran escala del cubrimiento del sustrato (McField & Kramer, 2007). El tamaño apropiado del marco cuadrado a utilizar en una investigación depende de la talla y la abundancia de los organismos que serán monitoreados (Hill & Wilkinson, 2004). En el caso de estudios con macroalgas y reclutas de coral se utiliza el marco de 0,0625 m². Los corales recién asentados son difíciles de ubicar en un área mayor y presentan pocos caracteres que a menudo caracterizan a las colonias adultas de una especie (patrones de crecimiento masivo o ramificado) (Glassom *et al.*, 2004). Este método permite obtener datos biológicos a una escala fina. Se pueden determinar datos como: frecuencia de ocurrencia del objeto de estudio, diversidad de especies, abundancia relativa, densidad, tallas e interacciones entre corales y algas (English *et al.*, 1997; Hill & Wilkinson, 2004).

No solo evaluaciones temporales y estacionales se desarrollan en el campo; también diseños ecológicos experimentales se establecen para obtener un mejor entendimiento de algunas funciones de organismos, procesos ecológicos, o interacciones entre individuos y el ambiente. Autores como Figueiredo *et al.* (1996), llevaron al campo experimentos con el fin de estudiar la colonización de epífitas sobre ACC bajo la canopia de algas, para lo cual manipularon este estrato superior. Arnold *et al.* (2010) estudiaron grupos bentónicos en el arrecife y los efectos inhibitorios del césped de algas en los procesos de reclutamiento de coral. Melville & Connell (2001) y Conell

(2003) trabajaron en zonas templadas y probaron la hipótesis que las ACC presentan mayor cobertura en presencia de la canopia de *Ecklonia radiata*.

Mariath *et al.* (2013) exponen que aquellas algas costrosas con fino talo son encontradas principalmente bajo la canopia de macroalgas frondosas y en ambientes con poca luz, a diferencia de las ACC masivas que dominan ambientes soleados y zonas de algas carnosas pequeñas. Generalmente las algas costrosas con talo más grueso son competitivamente superiores a las de talo fino. El principal objetivo de su investigación fue evaluar la abundancia de especies de ACC en varios estados de sucesión. McCoy & Kmenos (2015) señalan que las ACC pueden estar bajo la canopia de algas y ramas de corales, por tanto, se hace necesario remover o desplazarlos para el registro de las mismas.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Área de estudio

El estudio se realizó de abril de 2017 a enero de 2018 en el arrecife coralino costero del litoral de La Habana en la región noroccidental de Cuba. La estación experimental se ubicó en el arrecife frente a Calle 16, Miramar (23° 7.733'N, 82°25.409'O) (Fig. 1), en el biotopo de veril superior a una profundidad de 8 m. El sitio tiene fondo rocoso y la geomorfología es muy similar en toda su extensión. Presenta baja biomasa de peces y erizos, baja cobertura coralina y una comunidad bentónica dominada por macroalgas (Duran *et al.*, 2018a). El sitio está influenciado por la pesca excesiva, la descarga de aguas albañales y pluviales como resultado de la cercanía a la ciudad. A pesar de esto, se considera un sitio de referencia a partir de resultados de investigaciones previas en el área (González-Díaz, 2010).

El clima de la región noroccidental de Cuba se caracteriza por presentar una estación lluviosa (mayo a octubre) y una poco lluviosa (noviembre a abril). Esta última incluye una temporada de frentes fríos que aumentan en frecuencia durante la etapa de enero a marzo. Los vientos predominantes presentan una dirección del este al noreste y las corrientes predominantes se dirigen de este a oeste, con la presencia de una contracorriente más cercana a la costa en dirección contraria (González-Sansón & Aguilar, 2004).

La zona es muy expuesta a la influencia oceánica y en ella prevalecen las condiciones marinas típicas, con salinidades alrededor de 36‰ cerca del fondo y con muy poca estratificación en la columna de agua. Las fluctuaciones de temperatura son las típicas de las aguas de la plataforma cubana, con mínimas de alrededor de 26 °C en el invierno y máximas alrededor de 29 °C en verano (González-Díaz *et al.*, 2010).

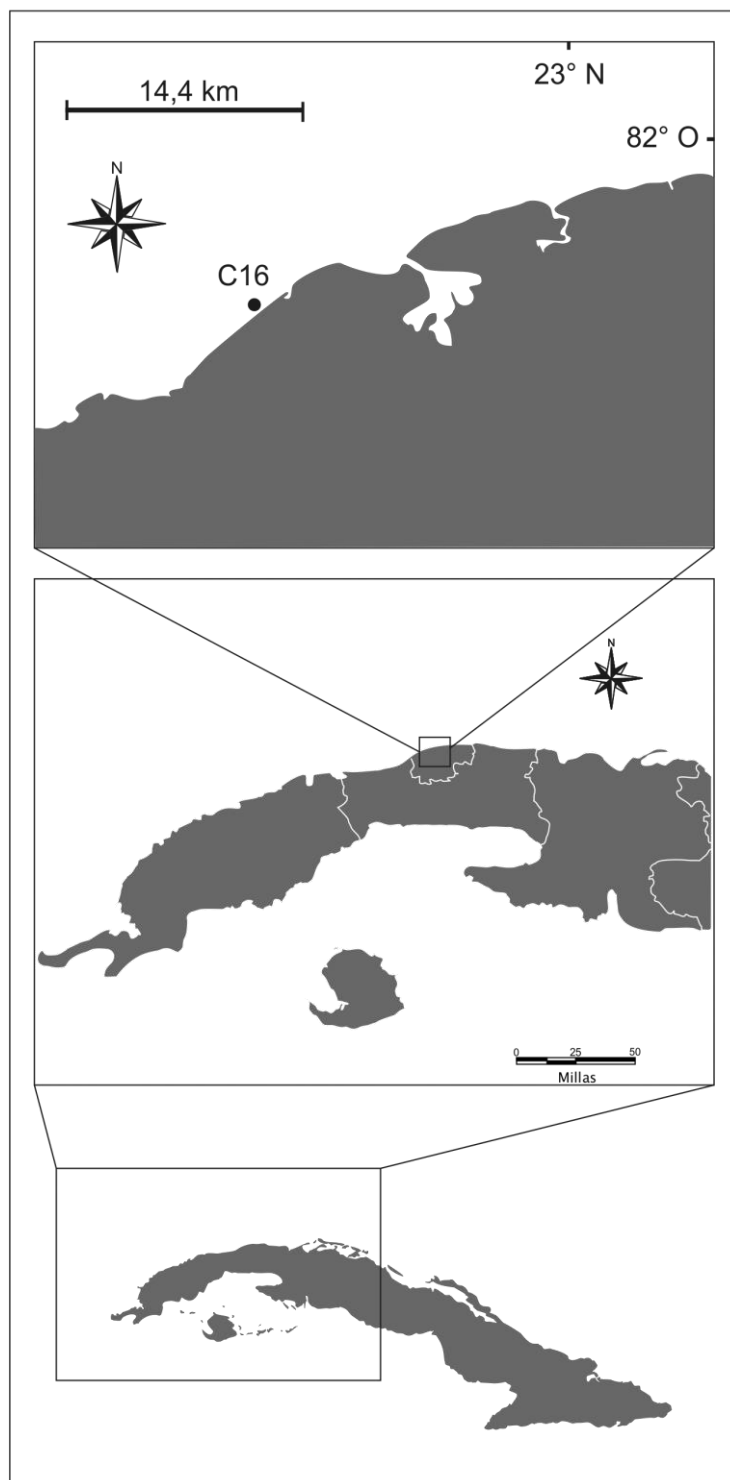


Figura 1. Ubicación del área de estudio en Calle 16. Estación experimental (C16).

3.2 Variación temporal

Se midió mensualmente la temperatura del sitio usando un sensor HOBO ubicado en el biotopo de camellones a una profundidad de 18 m, esta área se encontró aproximadamente a 100 m de distancia del sitio del experimento.

Se midió la cobertura de las macroalgas frondosas, las ACC y la densidad de reclutas y juveniles de coral. Las mediciones se hicieron en los meses de abril, mayo, junio, julio, septiembre y enero. Para cada tiempo de muestreo, se tomó una muestra de cinco marcos cuadrados de 25 cm x 25 cm.

Se colectaron manualmente las algas de los marcos y para el caso de ACC se empleó un cincel y martillo. Se identificaron en el laboratorio hasta nivel de especie con la literatura especializada (e.g. Littler & Littler, 2000; Littler *et al.*, 2008; Suárez *et al.*, 2015). Se elaboró la lista taxonómica con todas las especies de macroalgas identificadas siguiendo el criterio de Wynne (2017) y Guiry & Guiry (2018). No se identificaron las algas epífitas. Para la identificación hasta nivel de especie de las ACC se hizo necesario realizar técnicas histológicas llevadas a cabo en el laboratorio de Ficología del Instituto Politécnico Nacional de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México. Las especies que conformaron las canopia (macroalgas frondosas) se agruparon por grupos morfofuncionales (corticadas, foliosas, globosas, filamentosas, coreáceas, calcáreas articuladas y reticuladas) a partir de Littler & Littler (1984) y Steneck & Dethier (1994).

Las muestras de ACC fueron preservadas en 5% de formol diluido en agua de mar. Los especímenes se descalcificaron con 0.6 M HNO₃ y fueron deshidratados con alcohol etílico a diferentes concentraciones (10%, 20%, 30%, 40%, 50%, 60%, 70%, 80%, 90% y alcohol etílico absoluto). Los fragmentos fueron embebidos en parafina y seccionados a 11 µm de grosor con un micrótopo manual. Los cortes se montaron en portaobjetos y fueron fijados con Riuter (Martoja & Martoja-Pierson, 1970). Luego fueron teñidas con anilina azul y hematoxilinosina. Se siguió el criterio de Mateo-Cid *et al.* (2014) para las observaciones morfológicas.

Los reclutas y juveniles de coral se analizaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible (género o especie) y se midió el diámetro mayor de los mismos con el empleo de una cinta métrica graduada. Teniendo en cuenta los criterios de Vermeij (2005) se incluyeron en la categoría de reclutas las colonias que no sobrepasaron los 2 cm de diámetro y en la categoría de juveniles las colonias entre 3 y 5 cm de diámetro. La identificación de los corales se realizó *in situ* siguiendo los criterios de González-Ferrer (2004) y Zlatarski & Martínez-Estalella (2018) y se actualizaron las especies según WoRMS (<http://www.marinespecies.org>). Las colonias de corales identificadas en el área fueron agrupadas según su modo reproductivo en incubadoras y desovadoras. Además, se elaboró una lista taxonómica con todas las especies de coral adultas encontradas en el sitio.

3.3 Experimento sobre el efecto de las macroalgas

Para analizar el efecto de las macroalgas frondosas sobre la abundancia de las ACC, los reclutas y juveniles de coral se diseñó un experimento de campo. Se marcaron en el fondo 50 parcelas fijas de 25 cm x 25 cm, espaciadas 2 m entre sí. Se asignó a priori el tratamiento al azar a 25 parcelas quedando las otras 25 como controles. Las observaciones se llevaron a cabo en cinco intervalos de tiempo (18, 32, 63, 90 y 137 días) que se corresponden con los meses de abril, mayo, junio, julio y septiembre respectivamente. En cada intervalo de tiempo se midieron diez parcelas o unidades experimentales (UE) (cinco controles y cinco tratamientos). Para mantener la independencia de las observaciones no se repitieron mediciones sobre la misma UE (Fig. 2).

El tratamiento consistió en remover manualmente la canopia de las macroalgas frondosas de las parcelas (Fig. 3) durante todo el período de experimentación. La remoción fue realizada mediante buceo autónomo desde el primer día que se implementó el experimento y se realizó aproximadamente una vez a la semana. El objetivo del tratamiento fue conocer en un inicio la cobertura de las ACC y la densidad de reclutas y juveniles de coral que crecían bajo la canopia, y observar como variaban en el tiempo sin la presencia de la canopia. En el caso del control, las parcelas no fueron manipuladas (no se retiró la canopia) hasta el momento de la toma de datos

según cada intervalo de tiempo y se midió la cobertura de ACC, y la densidad de reclutas y juveniles de coral.

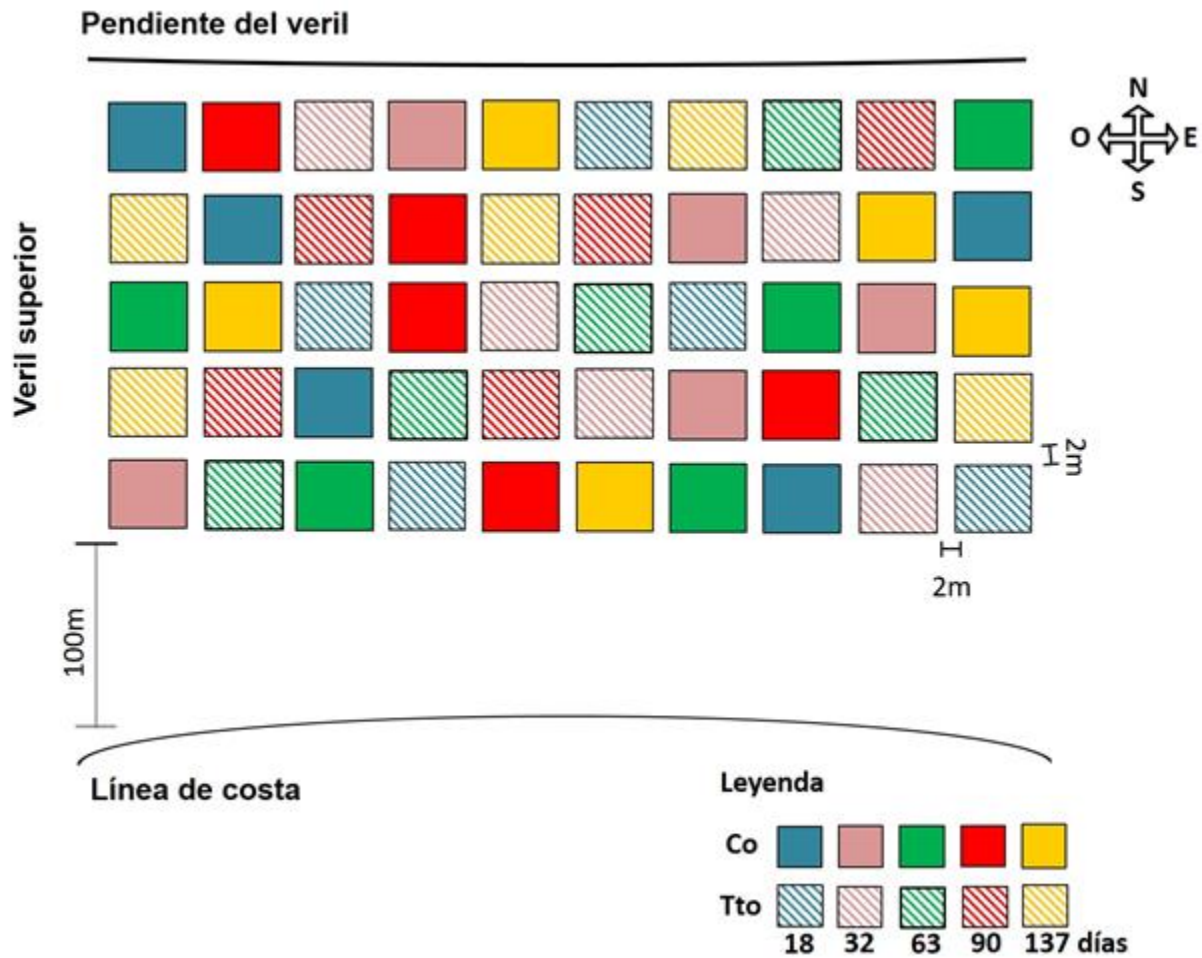


Figura 2. Asignación de los tratamientos a las unidades experimentales. Tratamientos (Tto) y controles (Co). El dibujo no está a escala.

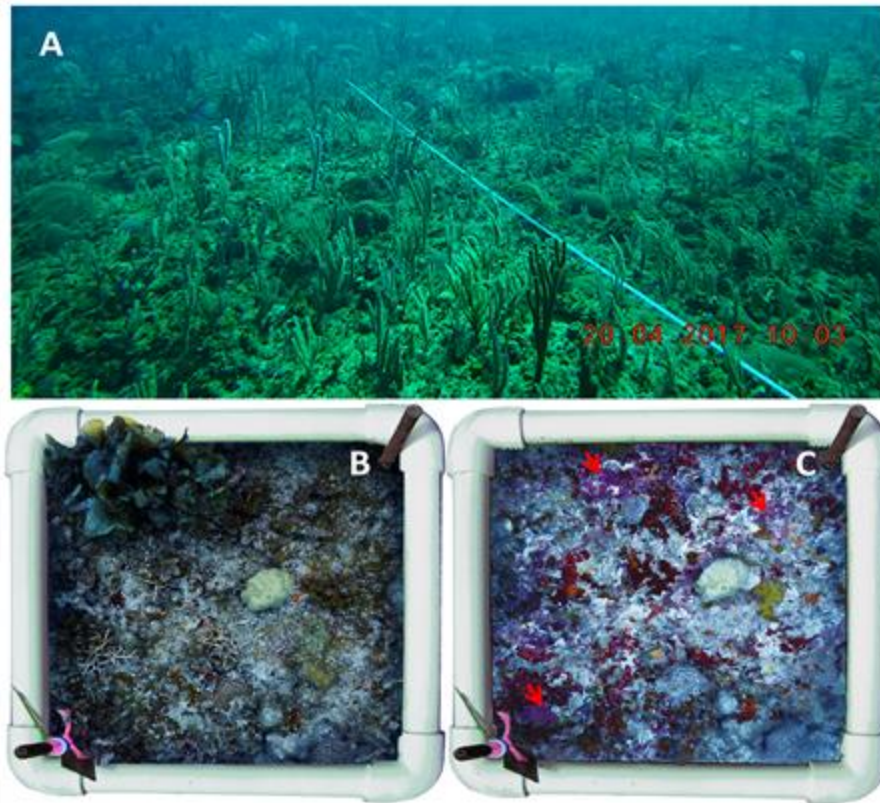


Figura 3. Sitio del experimento. (A) Vista panorámica del veril superior donde se llevó a cabo el experimento. (B) Marco cuadrado de 25 cm x 25 cm (UE). (C) El mismo marco cuadrado después de la remoción de la canopia. Las flechas rojas muestran las ACC que crecen debajo de la canopia.

3.4 Análisis de datos

La naturaleza de los datos sugirió el empleo de pruebas no paramétricas y el uso de la mediana y rango intercuartil para la estadística descriptiva. La hoja de cálculo Excel por Weissgerber *et al.* (2003) se empleó para representar las medianas y las observaciones de la cobertura de algas y la densidad de reclutas y juveniles entre los meses. Se utilizó el programa STATISTICA 7.0 para la confección de gráficos y la realización de pruebas estadísticas. Para comprobar si existieron diferencias significativas entre meses se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis y se realizó una comparación múltiple de media de rangos. Para comprobar diferencias entre dos grupos de muestras se empleó la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney. Para la detección de correlación entre variables se calculó el coeficiente de correlación por rangos Spearman. Se definió 0.05 como nivel de significación.

El programa PRIMER versión 6.0 para WINDOWS se usó también para realizar un diseño bifactorial aplicando un PERMANOVA. El diseño es un bifactorial cruzado con los factores Tratamiento (dos niveles: tratamiento y control) y Tiempo (cinco niveles: 18, 32, 63, 90 y 137 días). Se calcularon los componentes estimados de varianza para comparar la contribución de cada factor en el diseño a la varianza total en los datos.

4. RESULTADOS

4.1 Diversidad de algas

Se registraron 41 especies de macroalgas pertenecientes a los phyla: Chlorophyta, Ochrophyta y Rhodophyta cada uno con cinco, diez y 26 especies respectivamente. Se agruparon las especies según los grupos morfofuncionales, con un predominio de algas filamentosas (34%), seguido de las corticadas (19%), calcáreas articuladas (15%), coriáceas (10%), costrosas (9%), globosas (8%) y foliosas (5%).

Lista de los taxa del macrofitobentos colectadas en el biotopo de veril superior frente a Calle 16, Miramar, en este trabajo (*). Para otros autores: 1. González-Sánchez *et al.* (2015), 2. Suárez & Cortés (1983), 3. Suárez *et al.* (1989), 4. Ventura-Flores & Suárez (2013), en la misma zona de esta tesis. Se muestran los grupos morfo-funcionales (GMF), Fol= foliosas y Glo= globosas, Fil= filamentosas, Cor= corticadas, Corr= coriáceas, Cal=calcáreas articuladas y Cos= costrosas.

Phylum Ochrophyta
Clase Phaeophyceae
Orden Dictyotales
Familia Dictyotaceae

Canistrocarpus De Paula & De Clerck in De Clerck et al., 2006
Canistrocarpus cervicornis (Kützing) De Paula & De Clerck in De Clerck (*), Fil.
Dictyopteris J. V. Lamouroux, 1809, nom. cons. (4)
Dictyopteris delicatula J. V. Lamouroux (*, 1, 3), Fil.
Dictyopteris justii J. V. Lamouroux (*, 1, 2, 3), Fil.
Dictyota J. V. Lamouroux, 1809, nom. cons. (4)
Dictyota sp. (*), Fil.
Dictyota caribaea Hörnig & Schnetter (*), Fil.
Dictyota ciliolata Sonder ex Kützing (*, 1), Fil.
Dictyota jamaicensis W.R. Taylor (*), Fil.
Dictyota guineensis (Kützing) P. Crouan & H. Crouan (2), Fil.
Dictyota pinnatifida Kützing (2), Fil.
Dictyota pulchella Hörnig & Schnetter (1), Fil.
Lobophora J. Agardh, 1894
Lobophora cf. *variegata* (J. V. Lamouroux) Womersley ex E. C. Oliveira (*, 1, 4), Corr.
Padina Adanson, 1763, nom. cons. (4)
Padina gymnospora (Kützing) Sonder (1), Corr.
Padina pavonica (Linnaeus) Thivy (1), Corr.
Padina sanctae-crucis Børgesen (1), Corr.
Styopodium Kützing, 1843
Styopodium zonale (J. V. Lamouroux) Papenfuss (*, 1, 2, 4), Fol.

Orden Fucales

Familia Sargassaceae
Sargassum spp. (*, 1, 2, 3, 4), Corr.
 Orden Ectocarpales
 Familia Chordariaceae
Hummia Fiore, 1975
Hummia onusta (Kützing) Fiore (2), Fil.
 Familia Ectocarpaceae
Ectocarpus Lyngbye, 1819 nom. cons.
Ectocarpus variabilis Vickers (2, 3), Fil.
 Familia Scytosiphonaceae
Colpomenia (Endlicher) Derbés & Solier, 1851
Colpomenia sinuosa (Mertens ex Roth) Derbés & Solier (1, 3), Glo.
 Orden Scytothamnales
 Familia Asteronemataceae
Asteronema Delepine & Asensi, 1974
Asteronema breviararticulatum (J. Agardh) Ouriques & Bouzon (2), Fil.
 Familia Bachelotiaceae
Bachelotia (Bornet) Kuckuck ex G. Hamel, 1939
Bachelotia antillarum (Grunow) Gerloff (2), Fil.
 Phylum Rhodophyta
 Subphylum Eurhodophytina
 Clase Florideophyceae
 Subclase Corallinophycidae
 Orden Corallinales
 Familia Corallinaceae
 Subfamily Hydrolithoideae
Hydrolithon (Foslie) Foslie, 1909
Hydrolithon sp.1, Cos.
Hydrolithon farinosum (J.V. Lamour.) Penrose & Y.M. Chamb. (4), Cos.
 Subfamilia Lithophylloideae
Amphiroa J.V Lamour., 1812
*Amphiroa beauvoisii** J. V. Lamouroux (*), Cal.
Amphiroa fragilissima (Linnaeus) J. V. Lamouroux (*, 1, 2, 4), Cal.
Amphiroa rigida J. V. Lamouroux (*, 1, 4), Cal.
Amphiroa tribulus (J. Ellis & Solander) J. V. Lamouroux (*, 1, 3, 4), Cal.
Titanoderma Nageli in Niigeli & Cramer, 1858
Titanoderma pustulatum (J.V. Lamour.) Nageli (4), Cos.
 Subfamily Neogoniolithoideae
Neogoniolithon Setch. & L.R. Mason, 1943
Neogoniolithon sp.1, Cos.
Neogoniolithon sp.2, Cos.
Neogoniolithon sp.3, Cos.
Neogoniolithon sp.4, Cos.
 Subfamily Metagoniolithoideae
Porolithon (Foslie) Foslie, 1908
Porolithon onkodes (Hedr.) Foslie, Cos.

Subfamilia Corallinoideae
Jania J.V Lamour., 1812

Jania adhaerens J. V. Lamouroux (*, 2, 4), Cal.
Jania capillacea Harvey (*, 1, 3), Cal.
Jania pumila J. V. Lamouroux (*, 1, 2, 3), Cal.

Orden Hapalidiales
Familia Hapalidiaceae
Subfamily Melobesioideae
Lithothamnion Phil., 1837

Lithothamnion sp.1, Cos.

Subclase Nemaliophyceae
Orden Acrochaetiales
Familia Acrochaetiaceae
Acrochaetium Nägeli, 1858

Acrochaetium sp. (2), Fil.

Orden Nemaliales
Familia Liagoraceae
Titanophycus Huisman, G. W. Saunders & A. R. Sherwood, 2006
Titanophycus validus (Harvey) Huisman, G. W. Saunders & A. R. Sherwood (1), Cor.
Trichogloeopsis I. A. Abbott & Doty, 1960
Trichogloeopsis pedicellata (M. Howe) I. A. Abbott & Doty (1), Cor.

Familia Galaxauraceae
Dichotomaria Lam., 1816

Dichotomaria marginata (J. Ellis & Solander) Lamarck (*, 1, 3, 4), Cal.
Dichotomaria obtusata (J. Ellis & Solander) J. V. Lamouroux (*, 1), Cal.
Galaxaura J. V. Lamour., 1812

Galaxaura rugosa (J. Ellis & Solander) J. V. Lamouroux (*, 1, 3), Cal.

Orden Ceramiales
Familia Ceramiaceae
Centroceras Kützing, 1841

Centroceras spp. (*, 4), Fil.

Ceramium Roth, 1797

Ceramium brevizonatum var. *caraibicum* H. E. Petersen & Børgesen (1, 3), Fil.
Ceramium cimbricum H. E. Petersen (1), Fil.
Ceramium nitens (C. Agardh) J. Agardh (*, 1, 4), Fil.

Family Dasyaceae
Dictyurus Bory in Bélanger, 1834

Dictyurus occidentalis J. Agardh (4), Fil.
Thuretia Decne., 1844

Thuretia bornetii Vickers (4), Cor.

Familia Delesseriaceae
Martensia Hering, 1841, nom. cons.

Martensia pavonia (J. Agardh) J. Agardh (*, 4), Fol.

Familia Rhodomelaceae
Alsidium C. Agardh, 1827

Alsidium triquetrum (Gmelin) García-Soto & López Bautista (1, 4), Cor.

Digenea C. Agardh, 1823

Digenea cf. *simplex* (Wulfen) C. Agardh (1), Cor.
Laurencia J. V. Lamouroux, 1813, nom. cons
Laurencia spp. (*, 1, 2,3, 4), Cor.
Acanthophora J.V. Lamouroux, 1813
Acanthophora spicifera (Vahl) Bergesen (4), Cor.
Neosiphonia M.-S. Kim & I.K. Lee, 1999
Neosiphonia sertularioides (Gratel.) K.W. Nam & P.J. Kang (3, 4), Fil.
Familia Spyridiaceae
Spyridia Harvey in Hooker, 1833
Spyridia filamentosa (Wulfen) Harvey (2), Fil.
Familia Wrangeliaceae
Spermothamnion Areschoug, 1847
Spermothamnion spp. (2), Fil.
Griffithsia C. Agardh, 1817, nom. cons.
Griffithsia globulifera Harvey ex Kützing (3, 4), Glo.
Griffithsia schousboei Montagne (3, 4), Glo.
Wrangelia C. Agardh, 1828
Wrangelia argus (Montagne) Montagne (3, 4), Fil.
Orden Gelidiales
Familia Gelidiaceae
Gelidium J. V. Lamouroux, 1813, nom. cons.
Gelidium pusillum (Stackhouse) Le Jolis, 1863 (2,4), Fil.
Familia Gelidiellaceae
Gelidiella J. Feldmann & G. Hamel, 1934
Gelidiella acerosa (Forsskål) J. Feldmann & G. Hamel (*, 1, 4), Fil.
Parviphycus Santelices, 2004
Parviphycus trinitatensis (W. R. Taylor) M. J. Wynne (2), Cor.
Familia Pterocladaceae
Pterocladella Santelices & Hommersand, 1997
Pterocladella capillacea (S. G. Gmelin) Santelices & Hommersand (1), Cor.
Orden Gigartinales
Familia Solieriaceae
Agardhiella F. Schmitz in F. Schmitz & Hauptfleich, 1896
Agardhiella subulata (C. Agardh) Kraft & M. J. Wynne (*), Cor.
Familia Cystocloniaceae
Hypnea J. V. Lamouroux, 1813
Hypnea cf. *musciiformis* (Wulfen) J. V. Lamouroux (1), Cor.
Hypnea valentiae (Turner) Montagne (*, 1, 4), Cor.
Familia Gigartinaceae
Chondracanthus Kützing, 1843
Chondracanthus acicularis (Roth) Fredericq (1), Fil.
Familia Solieriaceae
Eucheumatopsis Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties, 2019
Eucheumatopsis isiforme (C. Agardh) Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties (2), Cor.
Orden Gracilariales

Familia Gracilariaceae

Gracilaria Greville, 1830, nom. cons.

Gracilaria caudata J. Agardh (*), Cor.

Gracilaria mammillaris (Montagne) M. Howe (1), Cor.

Gracilaria blodgettii Harv. (4), Cor.

Orden Rhodymeniales

Familia Rhodymeniaceae

Botryocladia (J. Agardh) Kylin, 1931, nom. cons.

Botryocladia spinulifera W.R. Taylor & I. A. Abbott (4), Cor.

Coelarthrum Børgesen, 1910

Coelarthrum cliftonii (Harvey) Kylin (4), Glo.

Familia Champiaceae

Champia Desvaux, 1809

Champia minuscula A. B. Joly & Ugadim (2), Glo.

Champia parvula (C. Agardh) Harvey (2, 3, 4), Glo.

Familia Lomentariaceae

Ceratodictyon Zanardini, 1878

Ceratodictyon sp. (4), Cor.

Orden Peyssonneliales

Familia Peyssonneliaceae

Peyssonnelia Decaisne, 1841

Peyssonnelia sp. (*, 1), Cos.

Subphylum Rhodellophytina

Clase Stylonematophyceae

Orden Stylonematales

Familia Stylonemataceae

Stylonema Reinsch, 1875

Stylonema alsidii (Zanardini) (2), Fil.

Subphylum Metarhodophytina

Clase Compsopogonophyceae

Orden Erythropeltiales

Familia Erythrotrichiaceae

Erythrotrichia J. E. Areschoug, 1850, nom. cons.

Erythrotrichia carnea (Dillwyn) J. Agardh (2, 3, 4), Fil.

Sahlingia Kornmann, 1989

Sahlingia subintegra (Rosenvinge) Kornmann (2), Fil.

Phylum Chlorophyta

Clase Ulvophyceae

Orden Bryopsidales

Familia Halimedaceae

Halimeda J. V. Lamouroux, 1812, nom. cons.

Halimeda discoidea Decaisne (4), Cal.

Halimeda gracilis Harvey ex J. Agardh (*, 4), Cal.

Halimeda incrassata (J. Ellis) J. V. Lamouroux (*, 4), Cal.

Halimeda opuntia (Linnaeus) J. V. Lamouroux (*, 1, 4), Cal.

Halimeda scabra M. Howe (4), Cal.

Halimeda tuna (J. Ellis & Solander) J. V. Lamouroux (*, 1, 4), Cal.

Familia Bryopsidaceae

Bryopsis J. V. Lamouroux, 1809

Bryopsis pennata J. V. Lamouroux (1), Fil.

Bryopsis ramulosa Montagne (1), Fil.

Familia Codiaceae

Codium Stackhouse, 1797

Codium isthmocladum Vickers (1), Cor.

Codium taylorii P.C. Silva (4), Cor.

Familia Caulerpaceae

Caulerpa J. V. Lamouroux, 1809

Caulerpa ambigua Okamura (4), Fil.

Caulerpa macrophysa (Sonder exKützing) (1), Glo.

Caulerpa racemosa (Forsskål) J. Agardh (1), Glo.

Caulerpa verticillata J. Agardh (4), Fil.

Familia Udoteaceae

Rhypocephalus Kützing, 1843

Rhypocephalus phoenix (J. Ellis & Solander) Kützing (1), Corr.

Udotea J.V. Lamour., 1812

Udotea conglutinata (J. Ellis & Sol.) J.V. Lamour. (4), Corr.

Familia Dichotomosiphonaccae

Avrainvillea Decne., 1842

Avrainvillea sp. (4), Cor.

Orden Dasycladales

Familia Dasycladaceae

Neomeris J. V. Lamouroux, 1816

Neomeris annulate Dickie (1, 4), Fil.

Orden Cladophorales

Familia Valoniaceae

Valonia C. Agardh

Valonia macrophysa Kützing (*, 4), Glo.

Valonia utricularis (Roth) C. Agardh (4), Glo.

Valonia ventricosa J. Agardh (1, 3, 4), Glo.

Familia Boodleaceae

Boodlea G. Murray & De Toni, 1889 (4)

Boodlea sp., Fil.

Cladophoropsis Børgesen, 1905, nom. cons.

Cladophoropsis macromeres W.R. Taylor (4), Fil.

Cladophoropsis membranacea (C. Agardh) Børgesen (2, 3), Fil.

Familia Siphonocladaceae

Dictyosphaeria Decaisne ex Endlicher, 1842

Dictyosphaeria cavernosa (Forsskål) Børgesen (1, 4), Glo.

Emodesmis B.Ørgesen, 1912

Emodesmis verticillata (Kützing) Børgesen (4), Fil.

Familia Anadyomenaceae

Anadyomene J. V. Lamouroux, 1812, nom. cons.

Anadyomene stellata (Wulfen) C. Agardh (2, 4), Fol.

Familia Cladophoraceae

Chaetomorpha Kützing, 1845, nom. cons.

Chaetomorpha linum (O. F. Müller) Kützing (1, 2), Fil.

Cladophora Kützing, 1843, nom. cons.

Cladophora fuliginosa Kützing (2, 4), Fil.

Cladophora submarina P. L. Crouan & H. M. Crouan (2), Fil.

Orden Ulvales

Familia Ulvaceae

Ulva Linnaeus, 1753

Ulva compressa Linnaeus (2), Fol.

Ulva lactuca Linnaeus (1), Fol.

Ulva prolifera Müller (2), Fol.

4.2 Variación temporal

La temperatura promedio del mar fue de 27.9 °C. Esta aumentó desde abril a septiembre y descendió a partir de octubre con la llegada de los frentes fríos. Para enero se registraron valores mínimos de 25.8 °C, mientras que septiembre fue el mes más cálido con 29.4 °C (Fig. 4).

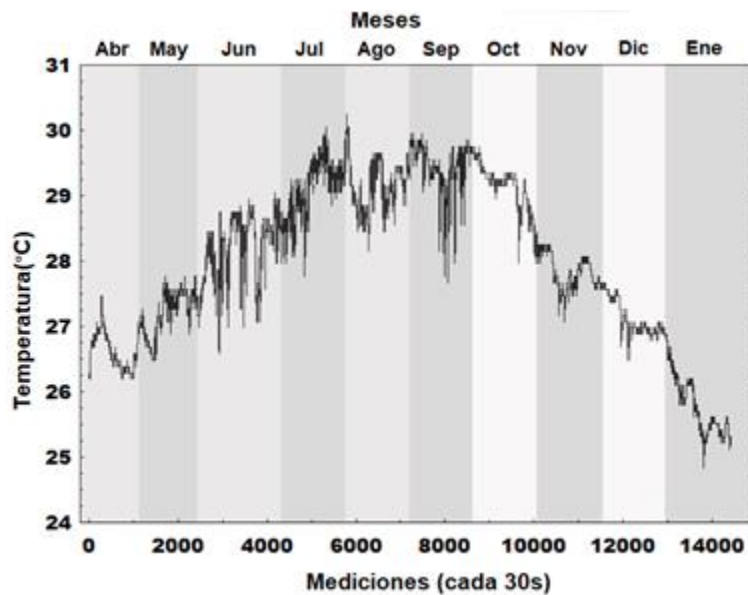


Figura 4. Fluctuación de la temperatura del mar en el sitio de estudio.

Cubrimiento de algas

La cobertura de macroalgas frondosas presentó diferencias significativas entre meses (K-W, $H = 20$, $p = 0.001$) y la mediana (\pm rango intercuartil) general fue $65\% \pm 45\%$. La cobertura máxima fue en enero ($95\% \pm 5\%$) y la mínima ocurrió en septiembre ($25\% \pm 15\%$) (Fig. 5A). La cobertura de las ACC no mostró diferencias significativas entre meses (K-W, $H = 8$, $p = 0.1$) y la mediana para todas las muestras fue de $70\% \pm 20\%$ (rango: 5%–90%) (Fig. 5B).

A pesar de la variación temporal que presentan las macroalgas frondosas, algunos géneros persistieron en el arrecife durante todo el estudio. Por ejemplo, *Lobophora* (35%), *Sargassum* (10%), *Amphiroa* (5%) y *Halimeda* (5%) (en paréntesis se muestra la abundancia general para el sitio). El resto de los géneros mostraron una abundancia por debajo de 1% (Fig. 6).

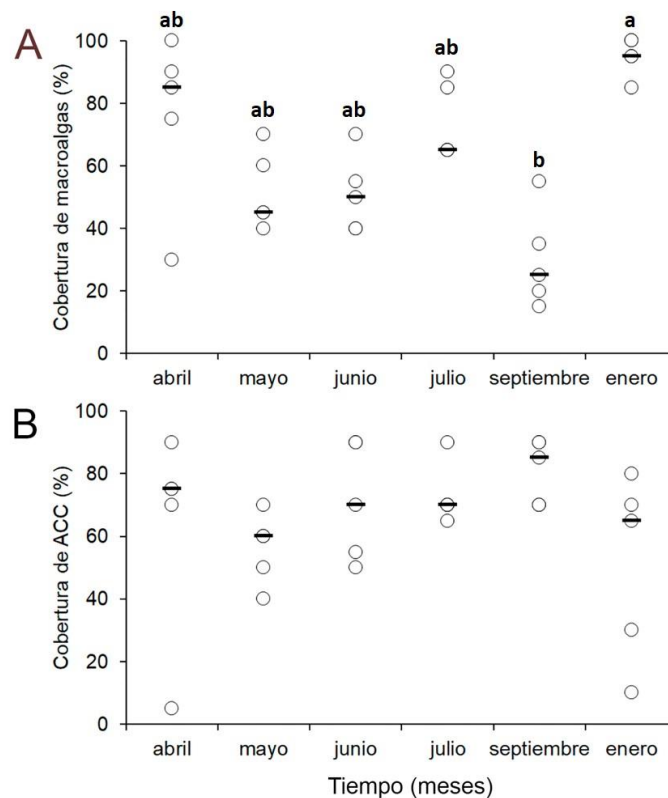


Figura 5. Variación temporal de la comunidad de (A) macroalgas frondosas y (B) algas coralinas costrosas (ACC). Círculos abiertos indican las observaciones (= réplicas) y barras horizontales la mediana.

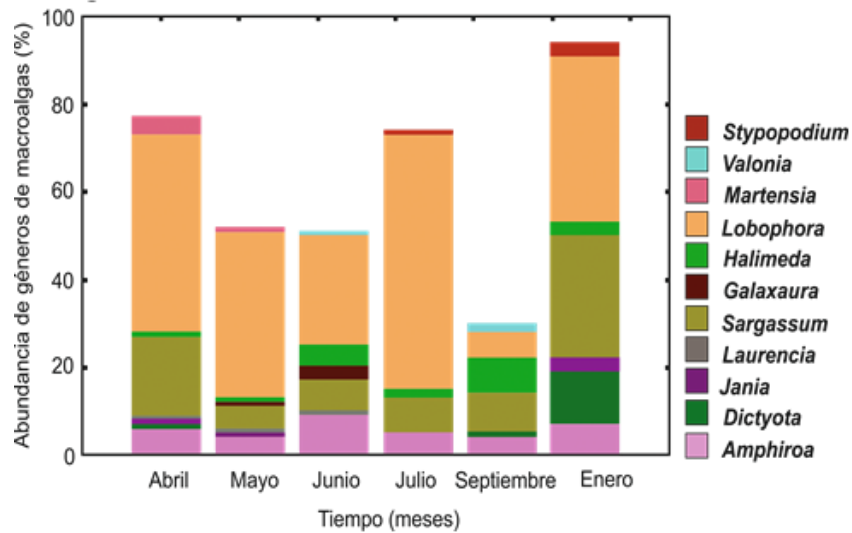


Figura 6. Composición y abundancia por géneros de macroalgas frondosas.

4.3 Reclutamiento y composición por tallas de reclutas y juveniles

Variación temporal

La densidad de reclutas y juveniles de coral mostró diferencias significativas entre meses (K-W, H = 20, p = 0.002). En los meses de abril y enero no se observaron reclutas ni juveniles de coral y la densidad máxima fue en septiembre con 64 m⁻² (Fig. 7).

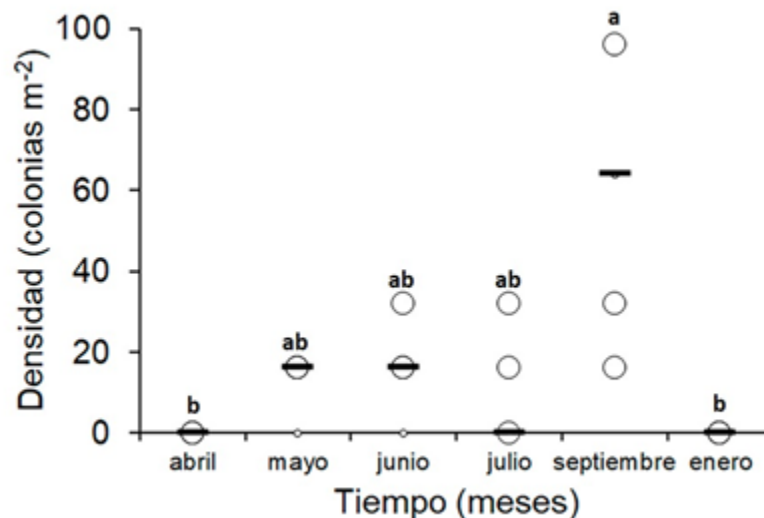


Figura 7. Variación temporal de reclutas y juveniles de coral. Círculos abiertos indican las observaciones (= réplicas) y barras horizontales la mediana.

Reclutas y juveniles de coral

Se identificaron 18 especies de colonias adultas de coral y dos especies pertenecientes a la clase Hydrozoa: *Millepora alcicornis* y *M. complanata*. Las especies de escleractíneos más abundantes fueron (en paréntesis se muestra la abundancia por especie): *Agaricia humilis* (7%), *Porites astreoides* (20%) y *Siderastrea siderea* (20%).

Se encontraron 53 reclutas y 44 juveniles pertenecientes a dos órdenes, siete familias y 13 especies. De estos, las especies dominantes fueron *S. siderea* que representó el 27% del total de reclutas y *Porites* spp. que presentó el 41% entre reclutas y juveniles. Se presentó un mayor porcentaje de colonias incubadoras (65%) que desovadoras (35%) (Tabla 1).

Lista sistemática de las especies registradas en el área de estudio.

- Phylum Cnidaria
- Clase Anthozoa
- Subclase Hexacoralia
- Orden Scleractinia
- Familia Agariciidae
 - Agaricia agaricites* (Linnaeus, 1758)
 - Agaricia lamarcki* (M. Edwards y Haime, 1851)
 - Agaricia humilis* (Verrill, 1902)
- Familia Astrocoeniidae
 - Stephanocoenia intersepta* (Lamarck, 1816)
- Familia Caryophylliidae
 - Eusmilia fastigiata* (Pallas, 1766)
- Familia Faviidae
 - Diploria labyrinthiformis* (Linnaeus, 1758)
 - Pseudodiploria strigosa* (Danna, 1846)
 - Pseudodiploria clivosa* (Ellis y Solander, 1786)
 - Favia fragum* (Esper, 1795)
 - Montastraea cavernosa* (Linnaeus, 1767)
 - Orbicella faveolata* (Ellis y Solander, 1786)
- Familia Meandriidae
 - Dichocoenia stokesi* (M. Edwards y Haime, 1848)
 - Meandrina meandrites* (Linnaeus, 1758)
- Familia Poritidae
 - Porites astreoides* (Lamarck, 1816)
 - Porites porites* (Pallas, 1766)
- Familia Siderastraeidae

Siderastrea radians (Pallas, 1766)
Siderastrea siderea (Ellis y Solander, 1786)
 Clase Hidrozoa
 Orden Capitata
 Familia Milleporidae
Millepora alcicornis (Linnaeus, 1758)
Millepora complanata (Lamarck, 1816)

Los reclutas-juveniles y las colonias adultas de coral incubadoras presentaron una densidad media de 2.4 colonias m⁻² y de 4.5 colonias m⁻² respectivamente. Para el caso de los reclutas-juveniles y las colonias adultas de coral desovadores la media fue de 2.6 y 3.0 colonias m⁻² respectivamente. No existen diferencias significativas (U de Mann-Whitney; U (11.5) p= 0.64) en cuanto a la densidad media de colonias que conforman cada modo reproductivo. Las especies *P. astreoides*, *P. porites* y *Agaricia* spp. presentaron la mayor densidad de colonias tanto en estado de recluta-juvenil y adulto, como especies incubadoras. Mientras que *S. siderea* como especie desovadora presentó la mayor densidad en cuanto a: los estadios presentados en este estudio y en comparación con el resto de las especies (Fig. 8).

Tabla 1. Abundancia y densidad media de reclutas y juveniles por taxón encontrados para el sitio. Proporción de especies incubadoras y desovadoras según su estrategia reproductiva.

Modo reproductivo	Especies	No. de colonias	Densidad media (colonias m ⁻²)
Incubadoras	<i>Agaricia</i> spp.	5	1.6
	<i>Porites astreoides</i>	13	4.2
	<i>Porites porites</i>	10	3.2
	<i>Porites</i> sp.	17	5.4
	<i>Siderastrea radians</i>	10	3.2
	<i>Dichocoenia stokesi</i>	5	1.6
	<i>Eusmilia fastigiata</i>	1	0.3
Desovadoras	<i>Diploria labyrinthiformis</i>	1	0.32
	<i>Montastraea cavernosa</i>	6	1.9
	<i>Siderastrea siderea</i>	25	8
	<i>Stephanocoenia intersepta</i>	1	0.3
Todas las especies		94	16.4

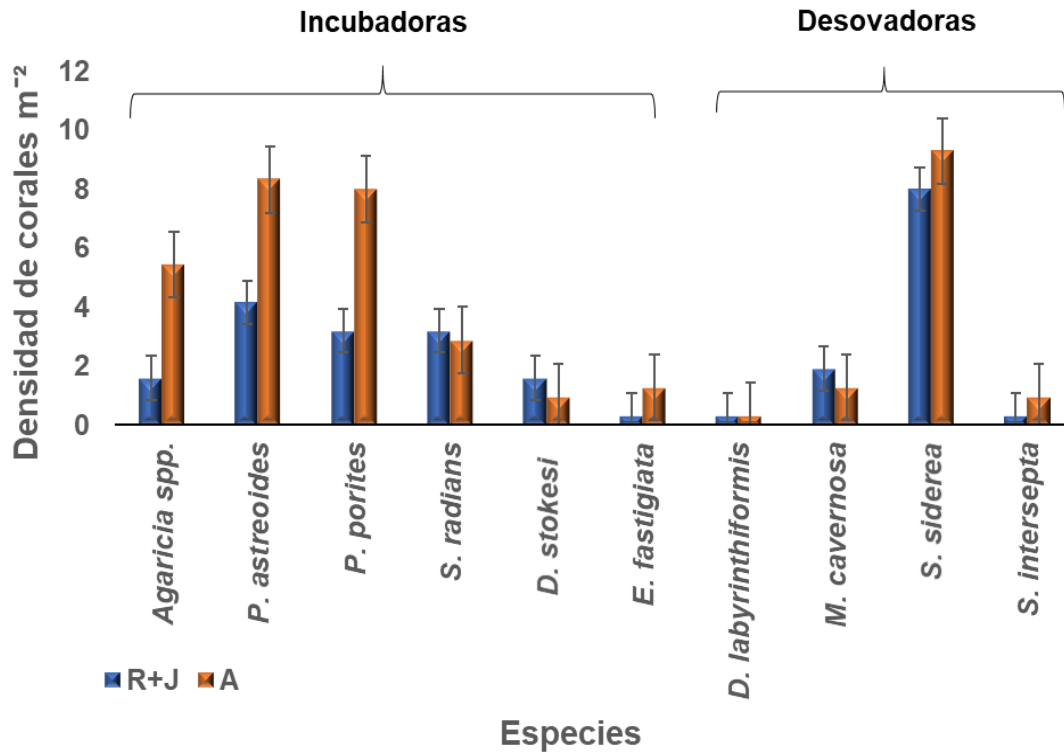


Figura 8. Densidad por especies de coral incubadoras y desovadoras presentes en el área experimental. Se agrupan las colonias según la especie y el estadio: reclutas y juveniles (R+J) y colonias adultas(A).

Respecto a la clase de tallas, se pudieron detectar colonias a partir de 0.5 cm de diámetro. Hubo un mayor número de corales en la clase de talla 1–1.5 cm de diámetro con representantes de casi todas las especies identificadas. Los resultados muestran que hay una disminución en la abundancia y diversidad de especies al alcanzar mayores tallas. Las especies *P. porites*, *Porites sp.* y *S. siderea* aparecieron en casi todas las clases de tallas (Fig. 9).

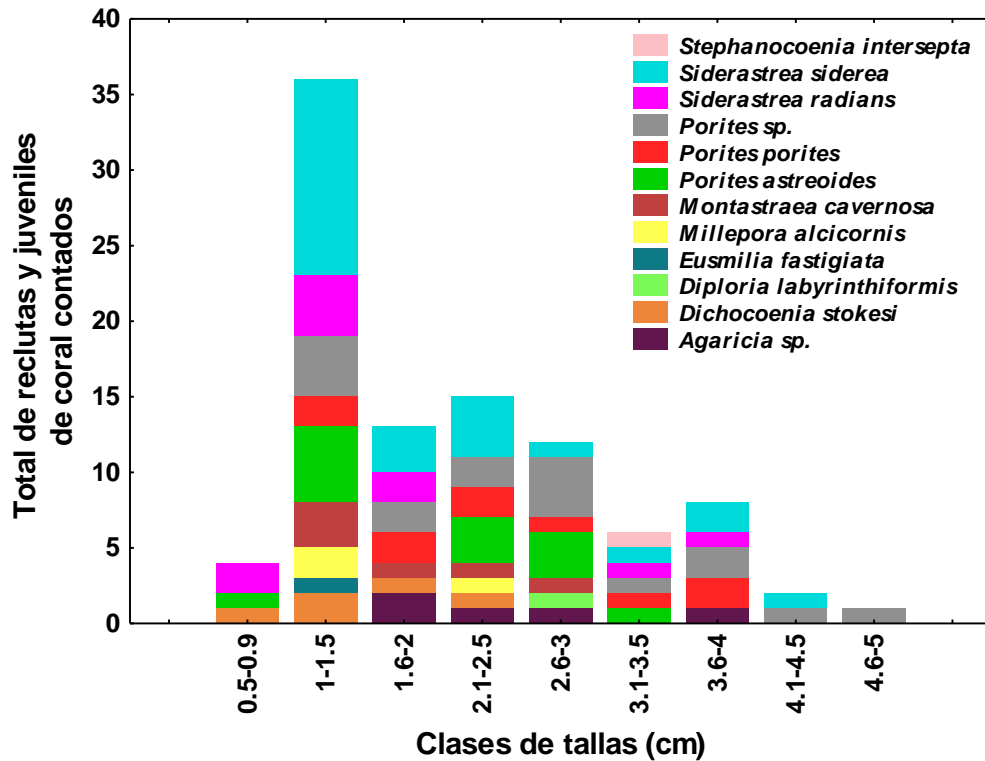


Figura 9. Composición por clases de tallas especies de reclutas y juveniles de coral.

4.4 Efecto de la canopia de macroalgas

Al inicio del experimento, cuando fue removida la canopia de macroalgas frondosas de todos los marcos que constituyeron los tratamientos, se estimó la cobertura de la canopia, de las ACC bajo ella y de los reclutas y juveniles de coral. Existió una correlación significativa entre la cobertura de macroalgas frondosas y de ACC ($R_s = 0.55$, $p = 0.004$, $N = 25$), donde a mayor cobertura de macroalgas frondosas, mayor cubrimiento por ACC. Al contrario, no existió correlación entre la cobertura de macroalgas frondosas y la densidad de reclutas y juveniles de coral ($R_s = 0.092$, $p = 0.66$, $N = 25$), ni tampoco hubo correlación entre la cobertura de ACC y la densidad de reclutas ($R_s = 0.063$, $p = 0.76$, $N = 25$).

Los efectos del tratamiento fueron estimados a partir de las diferencias entre las cinco UE de control y las cinco UE de tratamiento según el intervalo de tiempo correspondiente, generándose entonces 25 valores de efecto. Estos últimos se calcularon para la cobertura de ACC y la densidad de reclutas y juveniles. Los resultados del experimento demostraron que la ausencia sostenida en el tiempo de la canopia de macroalgas frondosas provocó una disminución significativa en la abundancia de ACC. El efecto de la remoción de macroalgas frondosas, calculado como la diferencia promedio entre controles y tratamiento, fue mayor que el efecto del tiempo y no existió interacción entre ambos términos en el diseño (Tabla 2). Para cada intervalo de tiempo hubo un efecto negativo en la cobertura de ACC. La mayor disminución de la cobertura de ACC se observó en los dos primeros intervalos de tiempo (18 y 32 días) correspondientes con los meses de abril y mayo (Fig. 10A).

La remoción experimental de macroalgas frondosas tuvo efectos significativos sobre la densidad de reclutas y juveniles de coral, pero también existió interacción significativa entre el tratamiento y el tiempo (Tabla 2). La densidad de reclutas y juveniles aumentó en los cuatro primeros intervalos de tiempo (18, 32, 63 y 90 días). Solo en aquellas parcelas que se mantuvieron desprovistas de la canopia algal por 137 días el número de reclutas y juveniles de corales disminuyó. De manera general la ausencia de macroalgas frondosas ejerció un efecto positivo pero dependiente del tiempo sobre la densidad de corales (Fig. 10B). Entre las especies de coral que incrementaron su densidad en ausencia de macroalgas frondosas se encontraron principalmente: *S. siderea*, *P. astreoides* y *Agaricia* sp.

Tabla 2. Resultados del PERMANOVA para el efecto de la remoción experimental de las macroalgas frondosas sobre la cobertura de algas coralinas costrosas (ACC) y la densidad de reclutas y juveniles de coral. El diseño es un bifactorial cruzado (Factores: Tratamiento y Tiempo). GL = Grados de libertad, ECV = Componente estimado de varianza (expresado como raíz cuadrada). Significación estadística (valor-p) en negrita.

Variable	Fuente de variación	GL	Valor-p	ECV
Cobertura de ACC	Tratamiento	1	0.0001	31
	Tiempo	4	0.0004	12
	Interacción	4	0.067	8
	Residual	40	-	15
Densidad de reclutas y juveniles	Tratamiento	1	0.0009	13
	Tiempo	4	0.0001	16
	Interacción	4	0.0089	15
	Residual	40	-	20

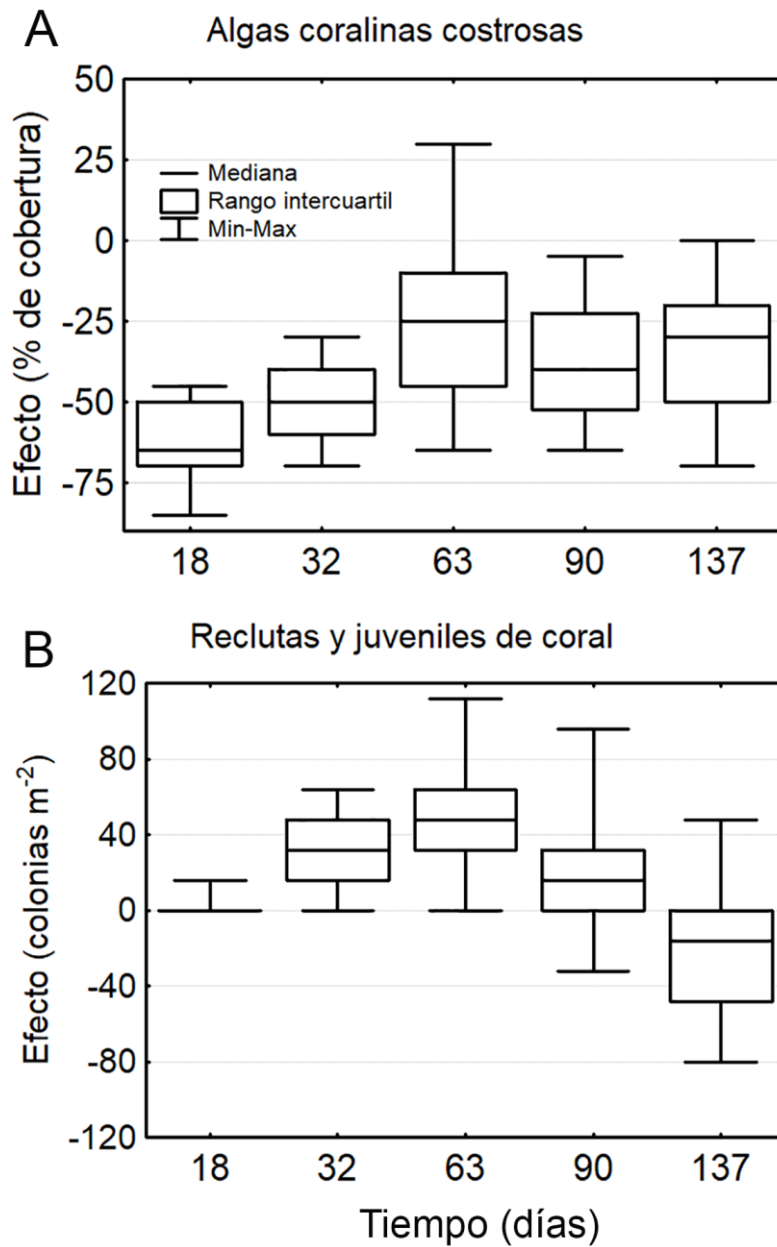


Figura 10. Efecto de la remoción experimental de la canopia de macroalgas frondosas sobre (A) la cobertura de ACC y (B) la densidad de reclutas y juveniles de coral.

5. DISCUSIÓN

Las especies *A. tribulus*, *H. tuna*, *Lobophora* cf. *variegata*, *Sargassum* spp., *G. acerosa*, *D. marginata*, *D. delicatula* y *S. zonale* son típicas de arrecifes coralinos del Caribe (Littler & Littler, 2000; Mumby *et al.*, 2007) y para Cuba, de acuerdo a Suárez & Cortés (1983), Ventura-Flores & Suárez (2013) y González-Sánchez *et al.* (2015). Sin embargo, el género *Dictyota* no resultó dominante como en otros arrecifes. González-Díaz *et al.* (2003), Valdivia (2004) y Ventura-Flores & Suárez (2013) señalan a la especie *L. variegata* como abundante, lo cual coincide con los resultados obtenidos en este trabajo. Esta puede ser encontrada en todas las zonas del arrecife pues son menos consumidas por herbívoros, debido a que presentan metabolitos secundarios, lo cual dificulta su ingestión y digestión (Morrow *et al.*, 2017). *Sargassum* spp. son características de arrecifes coralinos con cierto grado de disturbio, de acuerdo a Littler *et al.* (2009). Semejantes condiciones del litoral habanero se presentan en arrecifes de Belice (McClanahan *et al.*, 2002), donde están presentes las mismas especies de algas: *L. cf. variegata*, *Dictyota* spp., *Halimeda* spp. y *Sargassum* spp. Otros estudios en arrecifes, realizados por Haas & Wild (2010), Haas *et al.* (2010) y Fricke *et al.* (2014) señalan también a estos géneros como dominantes.

Las ACC son ubicuas y componentes dominantes en la comunidad arrecifal y su abundancia en ambientes protegidos y crípticos puede ser subestimada (Chisholm, 2003) y de igual forma ha ocurrido en muchas ocasiones para los arrecifes de Cuba. Estas promueven gran parte de la biodiversidad del arrecife y están asociadas típicamente a la salud del mismo. Tal como ocurrió para el área experimental, cubren una alta proporción del espacio, debido a su morfología plana que facilita su fácil sobrecrecimiento (McCoy & Kamenos, 2015).

Para Cuba solo hay consignadas 11 especies, según Cabrera *et al.* (2018), de las 91 especies que han sido registradas para el Atlántico por Wynne (2017). Se ha podido constatar que seis de las siete especies recolectadas para el área de estudio constituyen nuevos reportes para Cuba, ya que sus características morfológicas no coinciden con aquellas consignadas en la literatura en estudios previos.

Las algas se han clasificado de acuerdo a sus características ecológicas y biológicas, lo cual está relacionado con su morfología externa (Ceccarelli *et al.*, 2018). Las algas calcáreas articuladas como, *Amphiroa* spp., *Dichotomaria* spp., *Jania* spp., *G. rugosa* y *Halimeda* spp. son abundantes, lo que coincide con Valdivia (2004) y Ventura-Flores & Suárez (2013). Según Littler & Littler (1984) esto indica un arrecife con condiciones estables. Las algas filamentosas como *Dictyota* spp. y globosas como *Valonia* spp., pudieran ser el resultado de sobrepesca en la zona y enriquecimiento orgánico de las aguas por parte de las fuentes de contaminación cercanas (Duran *et al.*, 2018a).

De forma general la cobertura algal que se presentó en el área experimental durante los meses de muestreo fue elevada ($\leq 65\%$) y está dentro del rango registrado para la zona (20% a 98%) por Valdivia (2004), González (2006) y Semidey (2013). Según Williams & Polunin (2001) zonas del Caribe como Jamaica, Belice y Gran Caimán, experimentan una cobertura mayor del 78 %. Este excesivo cubrimiento de algas en el arrecife ha sido adjudicado al enriquecimiento de nutrientes y sobrepesca excesiva a la cual están sometidos estos ecosistemas en la actualidad (Del Monaco *et al.*, 2017).

El menor valor de cobertura fue en septiembre (22%), lo que puede deberse a la disminución en la salinidad (Connan & Stengel, 2011; Pereira *et al.*, 2018) tras el paso del huracán Irma por Cuba en esa fecha. Además, este evento climatológico arrasó con las algas frondosas de la zona bentónica, pero también se suma a este efecto, que según Jover *et al.* (2012) y Ventura-Flores & Suárez (2013), la menor riqueza de especies se evidencia para este mes, por tanto, pudiera afirmarse que la disminución de cobertura para septiembre pudo haber sido un efecto natural de la variación temporal, típico de las macroalgas (Brown *et al.*, 2018) y reforzado por las condiciones meteorológicas.

Las ACC son conocidas como organismos de crecimiento lento, que ocupan sustratos desnudos, los cuales son cubiertos por sus características de costrosas, debido a la fusión de su talo incrustante y muchas van a crecer bajo otros taxa de macroalgas (Asnaghi *et al.*, 2015); por lo que, para determinar la cobertura de las mismas se tuvo en cuenta a aquellas que se encontraron bajo la canopia de las macroalgas y los intervalos de tiempo empleados para el muestreo fueron similares a los de Mariath *et*

al. (2013). Se mostró una cobertura casi invariable en el tiempo, pero esto es coherente con los datos mostrados por Asnaghi *et al.* (2015). Estudios realizados por Valdivia (2004) y González (2006) exponen que la zona presenta un cubrimiento de ACC entre 0-5%, lo que contrasta con los elevados valores de ACC encontrados en la presente investigación, esto se debe a que estos autores no tienen en cuenta la cobertura bajo la canopia. Sin embargo, para los arrecifes de Australia (Conell, 2003), Brasil (Tâmega *et al.*, 2007) y para el Caribe mexicano (Hepburn *et al.*, 2015), se ha registrado un cubrimiento mayor del 74%, 80% y de 16 a 94.5% respectivamente, lo cual si concuerda con los resultados obtenidos aquí.

Otro de los grupos objeto de estudio en el presente trabajo fueron los reclutas y juveniles de coral. Para la región del Caribe hay registrado datos de densidades de 13 a 274 juveniles m⁻². Estas cifras corresponden a los años anteriores a 1980, pues a partir de esta fecha ocurrió la mortalidad masiva del erizo negro *Diadema antillarum*, lo cual repercutió de manera negativa en las comunidades de corales. Desafortunadamente, experimentos recientes con placas de asentamiento y estudios de reclutamiento indican bajos niveles de reclutas resultantes de la reproducción sexual (Edmunds *et al.*, 2015). Según Buglass (2014), después de la década de los 80 los valores de densidades están entre 0.8 a 12 juveniles m⁻². De modo que, los mayores valores de densidad encontrados en la actualidad corresponden con los valores mínimos de reclutamiento reportados antes de la década de los 80 y eso en conjunto con elevadas tasas de mortalidad de adultos (Doropoulos *et al.*, 2016) denota una alarmante tendencia que ha causado alteraciones en los arrecifes de coral.

A pesar de lo antes expuesto, los estudios realizados por González-Díaz (2010) demuestran que el sitio de estudio elegido en el presente trabajo se encuentra entre los de valores más elevado de reclutas y juveniles de coral para la zona (*S. siderea* = 1.6 colonias m⁻² y *M. cavernosa* = 1.7 colonias m⁻²). Por tanto, en la mayoría de las ocasiones es considerado poco contaminado y como sitio de referencia. Según estudios realizados por Perera (2008), la densidad de reclutas para La Habana (1.43 colonias m⁻²) es mayor que para Los Colorados (1.01 colonias m⁻²) y Punta Francés (0.97 colonias m⁻²). En el caso de Calle 16, Perera (2008) expone que el mes de

septiembre se encuentra entre la temporada de mayor densidad de reclutas (4.50 colonias m⁻²). Los resultados de este estudio muestran también a este mes como el de mayor densidad. El resto de los meses, presentaron valores de densidad similares a los obtenidos por Alcolado *et al.* (2012).

Según Kramer (2003), el tamaño muestral adecuado para representar el reclutamiento en un sitio es de 40 marcos de 25 cm x 25 cm. Los resultados expuestos en el presente estudio solo fueron basados en el área donde se implementó el experimento, de ahí el número reducido de marcos y por tanto se considera como un estudio piloto a partir del cual basarse para futuras investigaciones experimentales que aborden este tema. Para estimar la densidad por meses se utilizó la mediana y no la media, ya que según Weissgerber *et al.* (2015) cuando tenemos un tamaño de muestra pequeño es recomendable que se muestren todos los datos para evitar interpretaciones erróneas y de ahí el uso de la mediana.

Estudios previos han probado la hipótesis sobre la relación entre reclutas de coral, juvenil y comunidades adultas, con el objetivo de vincular la composición de la comunidad de reclutas a juveniles a adultos, pero esto ha resultado ser sumamente ambiguo. De modo que, la comunidad de colonias jóvenes no siempre refleja la comunidad de adultos (Green & Edmunds, 2011).

La posible relación que existe entre el éxito de reclutamiento y el modo reproductivo de la especie se pone de manifiesto en los resultados obtenidos para *Porites* spp. y *Siderastrea* spp., pues hay una relación positiva entre colonias jóvenes y colonias adultas. *S. radians* y *P. astreoides* son especies incubadoras y son dominantes en el arrecife, los mismos resultados fueron encontrados en varios arrecifes de Cuba y el Caribe (Alcolado *et al.*, 2010; Edmunds, 2010; González-Díaz *et al.*, 2018).

Particularmente, *P. astreoides* está entre las especies de coral más comunes en muchos arrecifes del Caribe y se encuentran en un amplio rango de profundidades y hábitats (Green *et al.*, 2008). Tiene la ventaja de ser más resistente a hábitats degradados debido a su rápida generación, disponibilidad de auto-fertilización, liberación de larvas maduras y de mayor talla, por lo que tienen mayor posibilidad de sobrevivir (Doropoulos *et al.*, 2015). Las plánulas liberadas son capaces de asentarse

en corto tiempo y en las cercanías de la colonia progenitora (Szmant, 1986). Este es el modo reproductivo predominante en el Caribe (Richmond & Hunter, 1990), pero tiene como desventaja el tamaño limitado de la colonia y son competitivamente inferiores (Doropoulos *et al.*, 2015).

Por otra parte, *S. siderea* de acuerdo a Gonzáles-Ferrer (2004) tiene una alta tasa de reclutamiento a pesar de ser una especie desovadora. Se plantea que son especies oportunistas de rápido crecimiento, resistentes al oleaje y a la sedimentación (Alcolado *et al.*, 2012). Szmant (1986) sugiere que especies que viven en ambientes inestables y sufren elevadas tasas de mortalidad tienden a presentar elevadas tasas de reclutamiento. En el caso de, *Agaricia spp.* y *M. cavernosa* en los cayos de la Florida y el Caribe tienen altos porcentajes de juveniles en términos de reclutamientos en las últimas décadas (Edmunds *et al.*, 2004) y esto es coherente con las densidades encontradas para estas especies en la estación de estudio.

En este sentido, varias investigaciones han tenido como resultado que las poblaciones de especies incubadoras han aumentado su número e importancia relativa, mientras que especies liberadoras de gametos y constructoras de arrecifes han disminuido sus tasas de reclutamiento en todo el Caribe (Green & Edmunds, 2011). Esta tendencia ha sido explicada por el hecho de que las especies incubadoras alcanzan su madurez sexual al alcanzar tallas más pequeñas que las liberadoras de gametos, y se reproducen sucesivamente durante todo el año, lo cual provoca que el proceso de reclutamiento sea menos vulnerable a variaciones puntuales de las condiciones ambientales (Vermeij, 2005). Mientras que aquellos taxa desovadores están siendo especialmente afectados en el Caribe, a causa de eventos de blanqueamiento que ocurren entre los períodos de agosto a octubre (Buglass, 2014). Tal como se muestra en los resultados, las especies desovadoras se presentan con valores bajos de densidad.

Las especies encontradas para el sitio coinciden con Edmunds (2000) en Islas Vírgenes, Vidal *et al.* (2005) en el Caribe colombiano y Humanes & Bastidas (2015) en el Caribe. La diferencia en la estructura de las tallas de las poblaciones de corales puede deberse a la combinación de mortalidades altas y tasas de crecimiento bajas,

que pudieran evitar que las colonias alcancen tallas grandes, lo que provoca una distribución por tallas de la población con asimetría positiva (Lirman & Fong, 2007; Albright *et al.*, 2008). En el área experimental se evidenció que a medida que los individuos ganan en talla, disminuye el número de estos, y se muestra también una disminución en la riqueza de especies.

Se ha logrado demostrar, como se ha dicho anteriormente, que la canopia de macroalgas frondosas contribuye a regular la estructura de la comunidad al ejercer efectos positivos o negativos y en este aspecto fue dirigido el experimento realizado, al tratar de explicar cómo interactúan las macroalgas frondosas con ACC y corales jóvenes.

Muchas ACC crecen bajo la protección de varias algas conspicuas y su morfología depende de las características del sitio (Cornwall *et al.*, 2015), esto podría deberse a su habilidad de proliferar ante bajas condiciones de luz (Duran *et al.*, 2018b). Las especies que crecen en el área experimental tienen un talo fino e incrustante, lo que puede estar relacionado con el grado de disturbio. Estas formas son más abundantes en zonas productivas y donde la intensidad de herbivorismo ha sido reducida (Steneck, 1986) como ha sucedido en toda la zona del litoral habanero (Duran *et al.*, 2018a).

Al mantener en el tiempo las parcelas desprovistas de macroalgas frondosas, las ACC disminuyeron su crecimiento, esto podría deberse al pastoreo por peces loros, erizos, estrellas de mar, lapas (Patellacea) y quitones (Polyplacophora) (McCoy & Kmnos, 2015). McClanahan (1997) sugiere lo contrario, que en sitios con alta presión de pastoreo se reduce la cobertura de macroalgas y por tanto, aumenta la cobertura de ACC, aunque estudios recientes han encontrado resultados diferentes. O'Leary & McClanahan (2010) demostraron que los erizos provocan una baja tasa de crecimiento en las ACC, de modo que estos ejercen una mayor presión de pastoreo sobre las ACC al compararlo con los peces herbívoros, debido a que causan bioerosión. El efecto de estos organismos no fue objeto de estudio en este trabajo, pero podría ser una de las posibles causas del decremento en el tiempo de las ACC. Además, estas quedaron expuestas a una mayor intensidad de luz, y según Bessell-Browne *et al.* (2017) el exceso de radiación solar puede causar un daño físico en las ACC o de acuerdo a

Duran *et al.* (2018b) pudo haber ocurrido un efecto de fotoinhibición en las mismas y esto ligado a la acumulación de sedimento sobre ellas, pudo haber provocado un efecto negativo en su crecimiento. Otra posible explicación de su disminución sería la variación estacional y un cambio en la composición de las ACC conducido por el disturbio físico (Asnaghi *et al.*, 2015).

Los dos primeros intervalos de tiempo en el experimento mostraron una disminución de ACC entre 40% y 70% de cobertura. Estos períodos corresponden con los meses de abril y mayo donde las temperaturas tomadas en el área oscilaron entre los 26 y 27 °C, siendo entre los rangos de temperatura más bajos que se muestran en el período de experimentación. De acuerdo a Short *et al.* (2015) las épocas del año donde más baja son las temperaturas se corresponde con una tasa más baja de crecimiento de ACC lo que concuerda con los datos.

Una importante característica de las ACC es su capacidad de mantener su epitalo libre de epífitas, lo que les permite competir exitosamente por el espacio con otros organismos del bentos. Hasta la fecha, tres mecanismos han sido sugeridos como posibles estrategias usadas por las ACC para prevenir el asentamiento de esporas de macroalgas. Aquellas que se adhieren a la superficie de las ACC pueden ser removidas por el desprendimiento de las capas superficiales de células. El segundo mecanismo es una estrategia química por medio de la producción de compuestos alelopáticos que también reducen el asentamiento de esporas de otras algas. El tercero está relacionado con las propiedades de los microorganismos asociados en la superficie del alga. En el caso de *P. onkodes*, *T. pustulatum* y *Neogoniolithon spp.* se ha comprobado que evitan el asentamiento de esporas mediante mecanismos de desprendimiento de células. La mayoría de los estudios referidos a las propiedades de las ACC contra macroalgas frondosas han sido realizados principalmente en ambientes templados, pero son escasos para regiones tropicales (Hawaii y Australia). Esta habilidad de las ACC de prevenir el asentamiento por macroalgas puede potencialmente mejorar la resiliencia del arrecife (Gomez-Lemos & Diaz-Pulido, 2017). Lo antes planteado no concuerda con lo observado para el área, donde las ACC pueden servir como sustrato a otras

macroalgas, de modo que se pudiera decir que los mecanismos antes expuestos no son del todo exitosos o que el sitio tiene un elevado suministro de esporas de algas.

Los resultados hasta la fecha demuestran una considerable varianza en como las macroalgas afectan diferencialmente a los corales. Algunas macroalgas han mostrado ser más dañinas que otras, mientras que algunos corales al parecer son más susceptibles o resistentes (Bonaldo & Hay, 2014).

El recubrimiento de los arrecifes después de disturbios, requiere del reabastecimiento de poblaciones de coral. Estas nuevas poblaciones deben competir en un escenario dominado por algas bentónicas. Las macroalgas pueden competir con corales mediante interacciones físicas como: sobrecrecimiento, asfixia, sombreo 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).

El relativo rol de las algas al dañar directamente los corales seguido de su muerte no está claro y es variable (Del Monaco *et al.*, 2017). Por este motivo, numerosos diseños experimentales han sido desarrollados para estudiar el efecto competitivo entre algas bentónicas sobre el crecimiento de juveniles de coral (Venera-Ponton *et al.*, 2011). Para ello se han establecido tratamientos en los cuales se ha llevado a cabo la remoción de las algas alrededor de corales y otros donde las algas se mantienen intactas, pero hasta la fecha existen aún muchas incertidumbres y discrepancia entre los estudios. Se plantea que existe una correlación negativa entre la abundancia de macroalgas y reclutas de coral, sin embargo, los mecanismos que conducen estos patrones y las investigaciones sobre la interacción alga-coral no han recibido suficiente atención. Esto se debe en parte al desafío asociado a reclutas de coral, por su pequeña talla y la tendencia a asentarse en hábitats crípticos (Webster *et al.*, 2015).

En ambientes dominados por algas es probable que las colonias sobrevivientes provean pocas larvas, las cuales tienen que asentarse en este ambiente hostil con una alta biomasa algal o no sobrevivir (Denis *et al.*, 2014). El asentamiento de las larvas y su supervivencia explican mucho acerca de la variación en las poblaciones adultas. El

evento de reclutamiento se desarrolla mediante una secuencia de procesos en el bentos que permiten la supervivencia después del post-asentamiento. Pero si alguno de estos factores que actúa en conjunto se ve desfavorecido o falla, entonces el éxito del reclutamiento está limitado. Durante estadios tempranos de vida del coral, estos son altamente vulnerables, y el éxito del asentamiento depende de cómo el coral responda y su interacción con el ambiente físico y biota bentónica. Las algas constituyen un importante grupo taxonómico con el cual tienen que interactuar, además de las comunidades microbianas asociadas a estas (Denis *et al.*, 2014).

El experimento realizado demuestra un efecto positivo, pero débil, de la ausencia sostenida en el tiempo de las macroalgas frondosas sobre la densidad de reclutas y juveniles. *Porites* spp. y *Siderastrea* spp. contribuyeron al aumento de la densidad en el área, debido a su característica ecológicas y biológicas. Autores como Bulleri *et al.* (2018), llevaron a cabo un experimento de campo durante ocho meses, en el cual se removió la canopia del género *Turbinaria* con el fin de conocer las posibles influencias de la comunidad de bacterias en el reclutamiento de coral. Fue evidente que la composición de bacterias disminuía en ausencia de las macroalgas, pero también la densidad de reclutas aumentó.

La manipulación de las algas se podría semejar al efecto que ejercen los herbívoros, los cuales crean frecuentes disturbios en el arrecife, lo que reduce la competencia espacial entre algas y corales y esto podría favorecer el reclutamiento de las larvas de coral (Belliveau & Paul, 2002). Se evidencia que para el último intervalo de tiempo hubo una disminución en el número de reclutas, estas colonias permanecieron un período de tiempo mayor expuestas a la luz lo cual pudo haber afectado a las mismas o pudieron verse dañadas por la depredación de organismos coralinóvoros (Venera-Ponton *et al.*, 2011). También, en esta etapa pasó el huracán Irma y se conoce que los individuos de coral de talla pequeña son más vulnerables a eventos climatológicos (Leong *et al.*, 2018); de este modo pudiera sugerirse que las macroalgas frondosas ejercen un efecto protector sobre los corales jóvenes.

Los reclutas y juveniles de coral, presentaron elevada densidad en septiembre (Fig. 7), este mes coincide con el último intervalo de tiempo tratado en el experimento en el cual

ocurrió una disminución de colonias de coral (Fig. 10B), de modo que estos resultados se contraponen. Los datos de reclutas-juveniles de corales que se representan para el mes de septiembre fueron aquellos que se mantuvieron en contacto directo con la canopia algal. Mientras que los datos correspondientes al experimento, se corresponden con los reclutas y juveniles donde la canopia algal estuvo ausente. Esto es un indicador del posible efecto protector que pudieran tener las macroalgas frondosas ante un huracán.

La mayoría de los autores plantean que las macroalgas inhiben el asentamiento de larvas de coral (Vermeij *et al.*, 2009; Swierts & Vermeij, 2016). A pesar de la elevada cobertura de algas en el sitio, se observaron reclutas bajo la canopia, por lo que estas pueden no estar inhibiendo totalmente el reclutamiento como a menudo ha sido planteado; pero si puede ocurrir que ocasionen una mayor mortalidad después de asentadas las larvas y solo sobrevivan un número bajo de individuos (Birrell *et al.*, 2008 y Webster *et al.*, 2015) o incluso pudieran estar inhibiendo el crecimiento de los corales por competencia (Duran *et al.*, 2018a). En los cayos de Florida (Moulding, 2005; Burkepile *et al.*, 2013) y Curazao (Vermeij *et al.*, 2011) la abundancia de reclutas es baja cuando hay elevada abundancia de algas, lo mismo ocurre en nuestra área. A pesar de esto, queda comprobado que algunos corales pueden asentarse e incluso lograr sobrevivir en dichas condiciones. De modo que no se puede generalizar que las algas constituyen una barrera para el reclutamiento como plantean Asnaghi *et al.* (2014).

No solo se debe tener en cuenta la cobertura algal, sino también las especies. En el caso de *L. variegata*, por ser una de las más abundantes, se conoce que liberan compuestos alelopáticos que perturban el asentamiento de las larvas de coral (Olsen *et al.*, 2015); esto se debe a los metabolitos liberados que modifican el pH, la concentración de nutrientes y los niveles de carbono orgánico en el agua de mar (Lee *et al.*, 2012). Al contrario de algunos especímenes pertenecientes al Phylum Rhodophyta que inducen el asentamiento y la metamorfosis de invertebrados, como es el caso de *Laurencia* spp. y algunas de las pertenecientes al grupo de las ACC (Voss, 2016).

Las ACC proveen señales biológicas y físicas que facilitan el asentamiento y metamorfosis de las plánulas de coral y octocoral (Swanson *et al.*, 2006; Ritson-Williams *et al.*, 2010; Weiss & Martindale, 2017). Esto se debe a que incrementan la rugosidad de la superficie, de modo que en comparación con rocas desnudas son un sustrato más adecuado (Bulleri *et al.*, 2009). Se han registrado alrededor de 25 especies de ACC, que junto a microorganismos asociados, inducen el asentamiento (Birrell *et al.*, 2008). Para las especies identificadas en el área como: *H. boergesenii* se ha comprobado que induce el asentamiento y metamorphosis de *Agaricia* en el Caribe (Ritson-Williams *et al.*, 2016), *Neogoniolithon* sp. mejora la supervivencia durante los estados tempranos del coral (Nelson, 2009) y la bacteria que está en la superficie de *P. onkodes* promueve la metamorfosis de la larva (Voss, 2016).

Se obtuvieron resultados relacionados con la cobertura de ACC y la densidad de reclutas y juveniles de coral y a pesar de no haber una marcada significación, hay una tendencia que a medida que aumenta la cobertura de las ACC aumenta la densidad de corales. Esto podría deberse a las características de algunas especies de algas coralinas como fue mencionado anteriormente (Segal *et al.*, 2012). Pero este tema requiere ser tratado con otro nivel de profundidad y hacer otro tipo de investigación. Por ejemplo, aislar diferentes especies de ACC y probar cada una como inductor del reclutamiento.

Como ha quedado expuesto anteriormente, en el presente trabajo se ha descrito la diversidad, la dinámica temporal de macroalgas frondosas, de ACC y de reclutas juveniles de coral a lo largo de nueve meses en un arrecife costero. El experimento de campo apoyó la hipótesis del efecto positivo de la canopia de macroalgas frondosas en el beneficio de las ACC. Al contrario, se observó un efecto positivo de la ausencia de la canopia respecto a los reclutas y juveniles de coral.

6. CONCLUSIONES

1. Las especies de macroalgas frondosas predominantes fueron *Lobophora* cf. *variegata* y *Sargassum* sp., lo que coincide con otros arrecifes coralinos degradados de Cuba y del Caribe, los cuales han estado sometidos a eutrofización y disminución de herbívoros.
2. Se registraron siete especies de algas coralinas costrosas para este arrecife: *Porolithon onkodes*, *Hydrolithon* sp., *Lithothamnion* sp., *Neogoniolithon* sp. 1, *Neogoniolithon* sp. 2, *Neogoniolithon* sp. 3 y *Neogoniolithon* sp. 4. Las últimas seis especies constituyen nuevos posibles reportes para Cuba.
3. La cobertura de las macroalgas frondosas varió significativamente entre meses con rango entre 22% en septiembre y 95% en enero. Las algas coralinas costrosas tuvieron una variación temporal no significativa con una mediana de 70% a través de los meses.
4. La densidad de reclutas y juveniles de coral en este arrecife varió significativamente entre meses. Las especies dominantes fueron *S. siderea*, *P. astreoides* y *P. porites*, lo que se debe en gran medida a la historia de vida y a las estrategias reproductivas de estos corales.
5. El experimento de campo apoyó la hipótesis del efecto positivo de la canopia de macroalgas frondosas sobre las ACC, posiblemente porque la canopia protege a las algas costrosas del pastoreo por herbívoros, elevada intensidad de luz y/o daño físico.

6. El experimento de campo refutó la hipótesis del efecto positivo de la canopia de macroalgas frondosas sobre los reclutas y juveniles de coral. La ausencia de la canopia provocó que los reclutas y juveniles de coral aumentaran su densidad indicando un posible efecto negativo de las macroalgas frondosas sobre los reclutas.

7. RECOMENDACIONES

1. Realizar experimentos de campo en varios arrecifes de Cuba para generalizar si la interacción entre la canopia de macroalgas frondosas, las algas coralinas costrosas y los reclutas-juveniles de coral siguen el mismo patrón.
2. Desarrollar experimentos de laboratorio, en los cuales se puede analizar el efecto directo entre macroalgas frondosas, algas coralinas costrosas y reclutas de coral.
3. Extender las colectas en otros sitios del país y así realizar un estudio florístico más amplio referente a las algas coralinas costrosas.

8. REFERENCIAS

- Adjeroud, M., Kayal, M., Penin, L. (2016). Importance of recruitment processes in the dynamics and resilience of coral reef assemblages. En S. Rossi (ed.), *Marine Animal Forests: The ecology of benthic biodiversity hotspots* (pp. 1-21). doi: 10.1007/978-3-319-17001-5_12-1.
- Albright, R., Mason, B., Langdon, C. (2008). Effect of aragonite saturation state on settlement and post-settlement growth of *Porites astreoides* larvae. *Coral Reefs*, 27, 485–490.
- Alcolado, P. M., Morgan, I. E., Kramer, P. A., Ginsburg, R. N., Blanchon, P., De la Guardia, E., Kosminin, V., González-Ferrer, S., Hernández, M. (2010). Condition of remote reefs off southwest Cuba. *Cienc. Mar.*, 36, 179-197.
- Alcolado, P. M., Caballero, H., Alcolado, P. M., Lopeztegui, A. (2012). Reclutamiento de corales pétreos en arrecifes coralinos a diferentes distancias de fuentes de contaminación en La Habana, Cuba. *Rev. Biol. Trop.*, 60 (3), 981-994.
- Alfonso, Y., Martínez-Daranas, D. (2009). Variaciones espacio-temporales en la cobertura del macrofitobentos en un área costera al norte de Ciudad de la Habana, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 30, 187-201.
- Anthony, K., Kline, D., Díaz-Pulido, G. (2008). Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 105, 17442–17446.
- Arias-González, J. E., Fung, T., Seymour, R. M., Garza-Pérez, J. R., Acosta-González, G., Bozec, Y-M., Johnson, C. R. (2017). A coral-algal phase shift in Mesoamerica not driven by changes in herbivorous fish abundance. *PLoS ONE*, 12(4): e0174855.
- Arnold, S., Steneck, R., Mumby, P. (2010). Running the gauntlet: inhibitory effects of algal turfs on the processes of coral recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 414, 91-105.
- Asnaghi, V. F., Thrush, S., Hewitt, J. E., Mangialajo, L., Cattaneo-Vietti, R., Chiantore, M. (2014). Colonisation processes and the role of coralline algae in rocky shore community dynamics. *J. Sea Res.*, 95, 132-138.
- Asnaghi, V., Thrush, F. S., Hewitt, J. E., Mangialajo, L., Cattaneo-Vietti, R., Chiantore, M. (2015). Colonisation processes and the role of coralline algae in rocky shore community dynamics. *J. Sea Res.*, 95, 132–138.
- Bakker, D. M., Duyl, F. C., Bak, R. P. M., Nugues, M. M., Nieuwland, G., Meesters, E. H. (2016). 40 Years of benthic community change on the Caribbean reefs of Curacao and Bonaire: the rise of slimy cyanobacterial mats. *Coral Reefs*, doi: 10.1007/s00338-016-1534-9.
- Balata, D., Piazzini, L., Rindi, F. (2011). Testing a new classification of morphological functional groups of marine macroalgae for the detection of responses to stress. *Mar. Biol.*, 158, 2459–2469.

- Beatty, D. S., Clements, C. S., Stewart, F. J., Hay, M. E. (2018). Intergenerational effects of macroalgae on a reef coral: major declines in larval survival but subtle changes in microbiomes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 589, 97-114.
- Belliveau, S., Paul, V. (2002). Effects of herbivory and nutrients on the early colonization of crustose coralline and fleshy algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 232, 105-114.
- Bellgrove, A., McKenzie, P. F., Cameron, H., Pocklington, J. B. (2017). Restoring rocky intertidal communities: Lessons from a benthic macroalgal ecosystem engineer. *Mar. Pollut. Bull*, 117(1-2), 17-27.
- Bessell-Browne, P., Negri, A.P., Fisher, R., Clode, P. L., Jones, R. (2017). Impacts of light limitation on corals and crustose coralline algae. *Sci. Rep.*, | 7:11553 | doi:10.1038/s41598-017-11783.
- Birrell, C. L., McCook, L. J., Willis, B. L., Harrington, L. (2008). Chemical effects of macroalgae on larval settlement of the broadcast spawning coral *Acropora millepora*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 362, 129-137.
- Bonaldo, R. M., Hay, M. E. (2014). Seaweed-Coral Interactions: Variance in Seaweed Allelopathy, Coral Susceptibility, and Potential Effects on Coral Resilience. *PLoS ONE*, 9,1, e85786.
- Box, S., Mumby, P. (2007). Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 342, 139–149.
- Branchini, S., Pensa, F., Neri, P., Tonucci, B., Mattielli, L., Collavo, A., Sillingardi, M., Piccinetti, C., Zaccanti, F., Goffredo, S. (2015). Using a citizen science program to monitor coral reef biodiversity through space and time. *Biodivers. Conserv.*, 24, 319–336.
- Brown, K. T., Bender-Champ, D., Bryant, E. P., Dove, S., Hoegh-Guldberg, O. (2017). Human activities influence benthic community structure and the composition of the coral-algal interactions in the central Maldives. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 497, 33–40.
- Brown, K. T., Bender-Champ, D., Kubicek, A., van der Zande, R., Achlatis, M., Hoegh-Guldberg, O., Dove, S. G. (2018). The dynamics of coral-algal interactions in space and time on the Southern Great Barrier Reef. *Front. Mar. Sci.*, 5, 181.
- Bruno, J., Sweatman, H., Precht, W., Selig, E., Schutte, V. (2009). Assessing evidence of phase shifts from coral to macroalgal dominance on coral reefs. *Ecology*, 90, 1478-1484.
- Buglass, S. (2014). A study on the recovery of Tobago's coral reefs following the 2010 mass bleaching event. Master's Thesis. University College London, United Kingdom. 56pp.
- Bulleri, F., Tamburello, L., Benedetti-Cecchi, L. (2009). Loss of consumers alters the effects of resident assemblages on the local spread of an introduced macroalgae. *Oikos*, 118, 269–279.

- Bulleri, F., Thiault, L., Mills, S. C., Nugues, M. M., Eckert, E. M., Corno, G., Claudet J. (2018). Erect macroalgae influence epilithic bacterial assemblages and reduce coral recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 597, 65–77.
- Burkepile, D. E., Allgeier, J. E., Shantz, A. A., Pritchard, C. E., Lemoine, N. P., Bhatti, L. H., Layman, C. A. (2013). Nutrient supply from fishes facilitates macroalgae and suppresses corals in a Caribbean coral reef ecosystem. *Sci. Rep.*, 3: e1493.
- Cabrera, A., Jover, A., Suárez, A. M. (2018). Algas coralinas (Rhodophyta, Corallinophycidae) de Cuba: estado actual de su conocimiento. *ALGAS*, 33-41.
- Cárdenas, C. A., Davy, S. K., Bell, J. J. (2015). Influence of canopy-forming algae on temperate sponge assemblages. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1-12, doi: 10.1017/S0025315414002057.
- Carlson, D. B. (2002). Production and supply of larvae as determinants of zonation in a brooding tropical coral. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 268, 33-46.
- Ceccarelli, D. M., Löffler, Z., Bourne, D. G., Al Moajil-Cole, G. S., Boström-Einarsson, L., Evans-Illidge, E., Fabricius, K., Glasl, B., Marshall, P., McLeod, I., Read, M., Schaffelke B., Smith A. K., Jorda, G.T., Williamson, D. H., Bay, L. (2018). Rehabilitation of coral reefs through removal of macroalgae: state of knowledge and considerations for management and implementation. *Restoration Ecol.*, doi: 10.1111/rec.12852.
- Chisholm, J. (2000). Calcification by crustose coralline algae on the northern Great Barrier Reef, Australia. *Limnol. Oceanogr.*, 45(7), 1476–1484.
- Chisholm, J. (2003). Primary productivity of reef-building crustose coralline algae. *Limnol. Oceanogr.*, 48 (4),1376–1387.
- Clements, C. S., Rasher, D. B., Hoey, A. S., Bonito, V. E., Hay, M. E. (2018). Spatial and temporal limits of coral-macroalgal competition: the negative impacts of macroalgal density, proximity, and history of contact. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 586, 11-20.
- Connan, S., Stengel, D. B. (2011). Impacts of ambient salinity and copper on brown algae: 2. Interactive effects on phenolic pool and assessment of metal binding capacity of phlorotannin. *Aquat. Toxicol.*, 104, 1-13.
- Connell, S. D. (2003). The monopolization of understory habitat by subtidal encrusting coralline algae: a test of the combined effects of canopy-mediated light and sedimentation. *Mar. Biol.*, 142, 1065-1071.
- Cornwall, C. E., Pilditch, C. A., Hepburn, C. D., Hurd, C. L. (2015). Canopy macroalgae influence understory corallines' metabolic control of near-surface pH and oxygen concentration. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 525, 81–95.
- Davies, S., Meyer, E., Guermond, S., Matz, M. (2014). A cross-ocean comparison of responses to settlement cues in reef-building corals. *PeerJ*, 2: e333, doi: 10.7717/peerj.333.

- Del Monaco, C., Hay, M. E., Gartrell, P., Mumby P. J., Diaz-Pulido, G. (2017). Effects of ocean acidification on the potency of macroalgal allelopathy to a common coral. *Sci. Rep.*, | 7:41053 | doi: 10.1038/srep41053.
- Denis, V., Loubeyres, M., Doo, S. S., de Palmas, S., Keshavmurthy, S., Hsieh, H. J., Chen, C. A. (2014). Can benthic algae mediate larval behavior and settlement of the coral *Acropora muricata*? *Coral Reefs*, 33, 431– 440.
- Diaz-Pulido, G., Garzón-Ferreira, J. (2002). Seasonality in Algal Assemblages on Upwelling-influenced Coral Reefs in the Colombian Caribbean. *Bot. Mar.*, 45, 284–292.
- Diaz-Pulido, G. Harii, S. McCook, L. J., Hoegh-Guldberg, O. (2010). The impact of benthic algae on the settlement of a reef-building coral. *Coral Reefs*, 29, 203–208.
- Doropoulos, C., Ward, S., Díaz-Pulido, G., Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. (2012). Ocean acidification reduces coral recruitment by disrupting intimate larval-algal settlement interactions. *Ecol. Lett.*, 15, 338–346.
- Doropoulos, C., Ward, S., Roff, G., González-Rivero, M., Mumby, P. J. (2015). Linking Demographic Processes of Juvenile Corals to Benthic Recovery Trajectories in Two Common Reef Habitats. *PLoS ONE*, doi: 10.1371/journal.pone.0128535.
- Doropoulos, C., Roff, G., Bozec, Y.-M., Zupan, M., Werninghausen, J., Mumby, P. J. (2016). Characterizing the ecological trade- offs throughout the early ontogeny of coral recruitment. *Ecol. Monograph.*, 86(1), 20–44.
- Doropoulos, C., Evensen, N. R., Gómez-Lemos, L. A., Babcock, R. C. (2017). Density-dependent coral recruitment displays divergent responses during distinct early life-history stages. *R. Soc. open sci.*, 4: 170082, doi: org/10.1098/rsos.170082.
- Doropoulos, C., Gómez-Lemos L. A., Babcock, R. C. (2018). Exploring variable patterns of density-dependent larval settlement among corals with distinct and shared functional traits. *Coral Reefs*, 37, 25–29.
- 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., Gonzalez-Díaz, S. P. (2018a). Fishing, pollution, climate change, and the long term decline of coral reefs off Havana, Cuba. *B. Mar. Sci.*, 94, 213-228.
- Duran, A., Collado-Vides, L., Palma, L., Burkepile, D. E. (2018b). Interactive effects of herbivory and substrate orientation on algal community dynamics on a coral reef. *Mar. Biol.*, 165:156, doi: org/10.1007/s00227-018-3411-2.
- Edmunds, P. J. (2000). Patterns in the distribution of juvenile corals and coral reef community structure in St. John, US Virgin Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 202, 113–124.

- Edmunds, P. J., Bruno, J. F., Carlon, D. B. (2004). Effects of depth and microhabitat on growth and survivorship of juvenile corals in the Florida Keys. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 278, 115–124.
- Edmunds, P. J. (2010). Population biology of *Porites astreoides* and *Diploria strigosa* on a shallow Caribbean reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 418, 87–104.
- Edmunds, P., Nozawa, Y., Villanueva, R. (2014). Refuges modulate coral recruitment in the Caribbean and the Pacific. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 454, 78–84.
- Edmunds P. J., Steneck, A. S., Albright, R., Carpenter, R. C., Chui, A. P. Y., Fan, T.-Y., Harii, S., G, Kitano, H., Kurihara, H., Legendre, L., Mitarai, S., Muko, S., Nozawa, Y., Padilla-Gamino, J., Price, N. N., Sakai, K., Suzuki, G., van Oppen, M. J. H, Yarid, A., Gates, R. D. (2015). Geographic variation in long-term trajectories of change in coral recruitment: a global-to-local perspective. *Mar. and Freshwater. Res.*, 66, 609–622, doi: org/10.1071/MF14139.
- English, S., Wilkinson, C., Baker, V. (1997). Survey manual for tropical marine resources. Australian Institute of Marine Science, Australia, 205pp.
- Fabricius, K. E., De'ath, G. (2001). Environmental factors associated with the spatial distribution of crustose coralline algae on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 19, 303-309.
- Fabricius, K. E. (2005). Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis. *Mar. Pollut. Bull.*, 50, 125-146.
- Figueiredo, M., Kain, J., Norton, T. (1996). Biotic interactions in the colonization of crustose coralline algae by epiphytes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 199, 303-318.
- Figueiredo, M. A. O., Kain, J. M., Norton, T. A. (2000). Responses of crustose corallines to epiphyte and canopy cover. *J. Phycol.*, 36, 17-24.
- Foster, N., Box, S., Mumby, P. (2008). Competitive effects of macroalgae on the fecundity of the reef-building coral *Montastraea annularis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 367, 143–152.
- Foster, N., Heyward, A. J., Gilmour, J. P. (2018). Split spawning realigns coral reproduction with optimal environmental windows. *Nat. Commun.*, 9, 718.
- Fricke, A., Teichberg, M., Nugues, M., Beilfuss, S., Bischof, K. (2014). Effects of depth and ultraviolet radiation on coral reef turf algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 461, 73–84.
- Gersun, L., Anderson, R. J., Hart, J. R., Maneveldt, G. W., Bolton, J. J. (2016). Sublittoral seaweed communities on natural and artificial substrata in a high-latitude coral community in South Africa. *Afr. J. Mar. Sci.*, 38, 303-331.
- Glassom, D., Zakai, D., Chadwick-Furman, N. E. (2004). Coral recruitment: a spatiotemporal analysis along the coastline of Eilat, northern Red Sea. *Mar. Biol.*, 144, 641-651.
- Gomez-Lemos, L. A., Diaz-Pulido, G. (2017). Crustose coralline algae and associated microbial biofilms deter seaweed settlement on coral reefs. *Coral Reefs*, 36(2), 453-462.

- González, O. (2006). Variaciones espaciales y temporales de las enfermedades en dos arrecifes de la región occidental de Cuba. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Marinas. Universidad de La Habana. 49 pp.
- 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., Álvarez Fernández, S., Perera Pérez, O. (2010). High spatial variability of coral, sponges and gorgonian assemblages in a well preserved reef. *Rev. Biol. Trop.*, 58(2), 621-634.
- González-Díaz, S. (2010). Efecto acumulativo de agentes estresantes múltiples sobre los corales hermatípicos de la región noroccidental de Cuba. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones Marinas. 100 pp.
- González-Díaz, P., González-Sansón, G., Aguilar, C., Álvarez, S., Perera, O., Hernández, L., Ferrer, V.M., Cabrales, Y., Armenteros, M., de la Guardia, E. (2018). Status of Cuban coral reefs. *B. Mar. Sci.*, 94, 229-247.
- González-Ferrer, S. (2004). Corales pétreos. Jardines sumergidos de Cuba. La Habana: Academia. 317 pp.
- González-Sánchez, P., Martínez-Daranas, B., Esquivel, M., Areces-Mallea, A. (2015). Macrofitobentos del sublitoral somero del municipio Playa, La Habana, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 35(2), 55-73.
- González-Sansón, G., Aguilar, C. (2004). Los ecosistemas marinos de la región noroccidental de Cuba. Un: Diagnóstico ambiental del Golfo de México. INE-en SEMARNAT. México, D.F. 626 pp.
- 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.
- Green, D. H., Edmunds, J. (2011). Spatio-temporal variability of coral recruitment on shallow reef in St. John, US Virgin Islands. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 397, 220-229.
- Guiry, M. D., Guiry, G. M. (2018). Algae Base. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; consultado el 15 de noviembre de 2018.
- Haas, A. F., Wild, C. (2010). Composition analysis of organic matter released by Cosmopolitan coral reef-associated green algae. *Aquat. Biol.*, 10 (2), 131–138.
- Haas, A. F., Naumann, M. S., Struck, U., Mayr, C., el-Zibdah, M., Wild, C. (2010). Organic matter release by coral reef associated benthic algae in the Northern Red Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 389(1-2), 53-60.
- Harrington, L., Fabricius, K., De'ath, G. (2004). Recognition and selection of settlement substrata determine post settlement survival in corals. *Ecology*, 85, 3428-3437.

- Hepburn, L. J., Blanchon, P., Murphy, G., Cousins, L., Perry, C. T. (2015). Community structure and palaeoecological implications of calcareous encrusters on artificial substrates across a Mexican Caribbean reef. *Coral Reefs*, 34, 189–200.
- Hill, J., Wilkinson, C. (2004). Methods for Ecological Monitoring of Coral Reefs. A Resource for Managers. Version 1. Australia Institute of Marine science and Reef Check. 112 pp.
- Humanes, A., Bastidas, C. (2015). In situ settlement rates and early survivorship of hard corals: a good year for a Caribbean reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 539, 139-151.
- Irizarry-Soto, E., Weil, E. (2009). Spatial and temporal variability in juvenile coral densities, survivorship and recruitment in La Parguera, southwestern Puerto Rico. *Caribb. J. Sci.*, 45, 2-3, 269-281.
- James, M., Crabbe, C. (2012). Environmental effects on coral growth and recruitment in the Caribbean. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 92(4), 747–752.
- Jokiel, P., Rodgers, K., Kuffner, I., Andersson, A., Cox, E., Mackenzie, F. (2008). Ocean acidification and calcifying reef organisms: a mesocosm investigation. *Coral Reefs*, 27, 473–483.
- Jompa, J., McCook, L. (2003). Coral–algal competition: macroalgae with different properties have different effects on corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 258, 87–95.
- Jover, A. C., Reyes, L. M., Gómez, L. M., Suárez, A. M. (2012). Variación espacial y temporal de las macroalgas del mesolitoral rocoso en Aguadores-Baconao, Cuba I: composición. *Rev. Invest. Mar.*, 32(1), 38-49.
- Keats, D., Knight, M., Pueschel, C. (1997). Antifouling effects of epithallial shedding in three crustose coralline algae (Rhodophyta, Corallinales) on a coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 213, 281 –293.
- Kramer, P. (2003). Synthesis of coral reef health indicators for the western Atlantic: Results of the AGRRA Program (1997-2000). In J.C. Lang (ed.). Status of Coral Reefs in the Western Atlantic: Results of Initial Surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program. *Atoll. Res. Bull.*, 496, 1-57.
- Kuffner, I., Walters, L., Becerro, M., Valerie, J., Ritson-Williams, R., Beach, K. (2006). Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 323, 107-117.
- Kuffner, I., Andersson, A., Jokiel, P., Rodgers, K., Mackenzie, F. (2008). Decreased abundance of crustose coralline algae due to ocean acidification. *Nat. Geosci.*, 1, 114-117.
- Lapointe, B. (1997). Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and southeast Florida. *Limnol. Oceanogr.*, 42, 1119-1131.
- Lee, C. S., Walford, J., Goh, B. P. L. (2012). The effect of benthic macroalgae on coral settlement. In K. –S. Tan (Ed.), Contributions to marine science: A commemorative volume celebrating 10 years of research on St John's Island (pp. 89-93). Singapore: National University of Singapore.

- Leong, R. C., Marzinelli E. M., Low, J., Bauman, A. G., Lim, E. W. X., Lim, C. Y., Steinberg, P. D., Guest, J. R. (2018). Effect of Coral-Algal Interactions on Early Life History Processes in *Pocillopora acuta* in a Highly Disturbed Coral Reef System. *Front. Mar. Sci.*, 5:385, doi: 10.3389/fmars.2018.00385.
- Lirman, D., Fong, P. (2007). Is proximity to land-base sources of coral stressors an appropriate measure of risk to coral reefs? An example from the Florida Reef Tract. *Mar. Pollut. Bull.*, 54, 779-791.
- Littler, M. M., Littler, D. S. (1984). Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 74, 13-34.
- Littler, M. M., Littler, D. S. (2000). Caribbean Reef Plants. An Identification Guide to the Reef Plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico. Washington: Off Shore Graphic, Inc.
- Littler, D. S., Littler, M. M., Hanisak, M. D. (2008). Submersed Plants of the Indian River Lagoon. A Floristic Inventory and Field Guide. OffShore Graphics, Inc. Washington, D.C. 286 pp.
- Littler, M. M., Littler, D. S., Brooks, B. L. (2009). Herbivory, Nutrients, Stochastic Events, and Relative Dominances of Benthic Indicator Groups on Coral Reefs: A Review and Recommendations. *Smithson. Contrib. Mar. Sci.*, 38, 401-414.
- Littler, M. M., Littler, D. S. (2013). The nature of crustose coralline algae and their interactions on reefs. *Smithson. Contrib. Mar. Sci.*, 39, 200-212.
- Lowe, R. L., LaLiberte, G. D. (2017). Benthic stream algae: distribution and structure. In *Methods in Stream Ecology, Volume 1 (Third Edition)* (pp. 193-221).
- Mateo-Cid, L. E., Mendoza-González, C., Gabrielson P. W. (2014). *Neogoniolithon* (Corallinales, Rhodophyta) on the Atlantic coast of Mexico, including *N. siankanensis* sp. nov. *Phytotaxa*, 190 (1), 064–093.
- Mariath, R., Riosmena, R., Figueiredo, M. (2013). Succession of crustose coralline red algae (Rhodophyta) on coral reefs exposed to physical disturbance in the southwest Atlantic. *Helgol. Mar. Res.*, 67, 687-696.
- Martoja, R., Martoja-Pierson, M. (1970). *Técnicas de Histología Animal*. Barcelona: Toray-Masson, 370 pp.
- McClanahan, T. R. (1997). Primary succession of coral-reef algae: differing patterns on fished versus unfished reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 218, 77-102.
- McClanahan, T. R., Cokos, B. A., Sala, E. (2002). Algal growth and species composition under experimental control of herbivory, phosphorus and coral abundance in Glovers Reef, Belize. *Mar. Pollut. Bull.*, 44: 41-451.
- 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, 400–417.

- McCoy, S., Kmnennos, N. (2015). Coralline algae (Rhodophyta) in a changing world: integrating ecological, physiological, and geochemical responses to global change. *J. Phycol.*, 51, 6-24.
- McField, M., Kramer, P. (2007). Healthy Reefs for Healthy People: A Guide to Indicators of Reef Health and Social Well-being in the Mesoamerican Reef Region. With contributions by M. Gorrez and M. McPherson. Franklin Trade Graphics, Miami, Unit State of America. 208 pp.
- Melville, A., Connell, S. (2001). Experimental effects of kelp canopies on subtidal coralline algae. *Austral. Ecol.*, 26, 102-108.
- Morales-Castilla, I., Matias, M. G., Gravel, D., Araujo, M. B. (2015). Inferring biotic interactions from proxies. *Trends Ecol.Evol.*, 30(6), 347-356.
- Moreira-González, A. R., Fernández-Garcés, R. I., Gómez-Batista, M., León-Pérez Á. R., Castellanos-González, M. E., Cabrales-Caballero, Y., Garcia-Moya, A., Fujii, M.T., Suárez-Alfonso, A. M. (2019). Marine red algae from central-southern coast of Cuba. *Reg. Studies Mar. Sci.*, 25,100450.
- Morrow, K. M., Bromhall, K., Motti, C. A., Munn, C. B., Bourne, D. G. (2017). Allelochemicals produced by brown macroalgae of the *Lobophora* genus are active against coral larvae and associated bacteria, supporting pathogenic shifts to *Vibrio* dominance. *Appl. Environ. Microbiol.*, 83: e02391-16. <https://doi.org/10.1128/AEM.02391-16>.
- Moulding, A. L. (2005). Coral recruitment patterns in the Florida Keys. *Rev. Biol. Trop.*, 53, 75-82.
- Mumby, P. J., Hastings, A., Edwards, H. J. (2007). Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Letters*, 450.
- Mwachireya, S., Nzioka, A., Mutiso, D. (2017). Coral Recruit-Algae Interactions in Coral Reef Lagoons are Mediated by Riverine Influences. *Int. J. Ecol.*, ID 1351854, 10 pp.
- Nelson, W. A. (2009). Calcified macroalgae- critical to coastal ecosystems and vulnerable to change: a review. *Mar. Freshwater. Res.*, 60, 787-801.
- O'Leary, J. K., McClanahan, T. R. (2010). Trophic cascades result in large scale coralline algae loss through differential grazer effects. *Ecology*, 91, 3584-3597.
- O'Leary, J., Potts, D., Braga, J., McClanahan, T. (2012). Indirect consequences of fishing: reduction of coralline algae suppresses juvenile coral abundance. *Coral Reefs*, 31, 547-559.
- Olsen, K., Paul, V. J., Ross, C. (2015). Direct effects of elevated temperature, reduced pH, and the presence of macroalgae (*Dictyota* spp.) on larvae of the Caribbean coral *Porites astreoides*. *Bull. Mar. Sci.*, 91(2), 000-000.
- Ordoñez, A., Wangpraseurt, D., Heidelberg, N. L., Kühl, M., Diaz-Pulido, G. (2019). Elevated CO2 Leads to Enhanced Photosynthesis but Decreased Growth in Early Life Stages of Reef Building Coralline Algae. *Front. Mar. Sci.*, 5:495, doi: 10.3389/fmars.2018.00495.

- Pereira, D. T., Simioni, C., Ouriques, L. C., Ramlov, F., Maraschin, M., Steiner, N., Chow, F., Bouzon, Z. L., Schmidt, É. C. (2018). Comparative study of the effects of salinity and UV radiation on metabolism and morphology of the red macroalga *Acanthophora spicifera* (Rhodophyta, Ceramiales). *Photosynthetica*, 56 (3), 799-810.
- Perera, O. (2008). Variaciones espaciales y temporales en el reclutamiento y la salud de corales hermatípicos en arrecifes de la región occidental de Cuba. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Marinas. 117 pp.
- Quéré, G., Nugues, M. (2015). Coralline algae disease reduces survival and settlement success of coral planulae in laboratory experiments. *Coral Reefs*, doi: 10.1007/s00338-015-1292-0.
- Quéré, G., Meistertzheim, A., Steneck, R., Nugues, M. (2015). Histopathology of crustose coralline algae affected by white band and white patch diseases. *PeerJ*, 3: e1034.
- Reich, H. G., Robertson, D. L., Goodbody-Gringley, G. (2017). Do the shuffle: Changes in Symbiodinium consortia through out juvenile coral development. *PLoS ONE*, 12(2), e 0171768, doi: 10.1371/journal.pone.0171768.
- Richmond, R. H., Hunter, C. L. (1990). Reproduction and recruitment of corals: Comparisons among the Caribbean, the Tropical Pacific, and the Red Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 60, 185-203.
- Richmond, R. H., Tisthammer, K. H., Spies, N. P. (2018). The Effects of Anthropogenic Stressors on Reproduction and Recruitment of Corals and Reef Organisms. *Front. Mar. Sci.*, 5, 226, doi: 10.3389/fmars.2018.00226.
- Ritson-Williams, R., Paul, V. J., Arnold, S. N., Steneck, R. S. (2010). Larval settlement preferences and post-settlement survival of the threatened Caribbean corals *Acropora palmata* and *A. cervicornis*. *Coral Reefs*, 29, 71-81.
- Ritson-Williams, R., Arnold, S. N., Paul, V. J. (2016). Patterns of larval settlement preferences and post-settlement survival for seven Caribbean corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 548, 127–138.
- Segal, B., Berenguer, V., Castro, C. B. (2012). Experimental recruitment of the Brazilian endemic coral *Mussismilia braziliensis* and conditioning of settlement plates. *Cienc. Mar.*, 38, 1-10.
- Semidey, A. (2013). Determinación rápida de disturbios ambientales en el ecosistema arrecifal mediante el empleo del macrofitobentos. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Marinas. 92 pp.
- Short, J., Foster, T., Falter, J., Kendrick, G. A., McCulloch, M. T. (2015). Crustose coralline algal growth, calcification and mortality following a marine heatwave in Western Australia. *Cont. Shelf. Res.*, 106, 38-44.

- Sneed, J., Sharp, K., Ritchie, K., Paul, V. (2017). The chemical cue tetrabromopyrrole from a biofilm bacterium induces settlement of multiple Caribbean corals. *Proc. R. Soc. B*, 281, 20133086, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.3086>.
- StatSoft Inc. (1996): STATISTICA for Windows. Tulsa, OK, USA.
- Steneck, R. S. (1986). The ecology of coralline algal crusts: Convergent patterns and adaptive strategies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 17, 273-303.
- Steneck, R. S., Dethier, M. N. (1994). A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 476-498.
- Suárez, A. M. & Cortés, I. (1983). Riqueza del fitobentos en una zona de la costa norte de la Habana. Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 4(1), 3-21.
- Suárez, A. M., Gil, L., Poseck, R. (1989). Variación del epifitismo en *Styopodium zonale* (Lamouroux) Papenfuss a lo largo de un año. Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 10(1), 3-20.
- Suárez, A. M., Martínez-Daranas, B., Alfonso, Y. (2015). Macroalgas marinas cubanas. La Habana: Editorial UH. 264 pp.
- Swanson, R. L., Nys, R., Huggett, M. J., Green, J. K., Steinberg, P. (2006). In situ quantification of a natural settlement cue and recruitment of the Australian sea urchin *Holopneustes purpurascens*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 314, 1-14.
- Swierts, T., Vermeij, M. J. A. (2016). Competitive interactions between corals and turf algae depend on coral colony form. *PeerJ*, 4: e1984, doi: 10.7717/peerj.1984.
- Szmant, A. M. (1986). Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Corals reefs*, 5, 43-54.
- Tâmega, F. T. S., Figueiredo, M.A.O. (2007). Distribution of crustose coralline algae (Corallinales Rhodophyta) in the Abrolhos reefs Bahia Brazil. *Rodriguésia*, 58(4), 941-947.
- Tebben, J., Motti, C., Siboni, N., Tapiolas, D., Negri, A., Schupp, P., Kitamura, M., Hatta, M., Steinberg, P., Harde, T. (2015). Chemical mediation of coral larval settlement by crustose coralline algae. *Sci. Rep.*, 5, e10803.
- Tompkins, P., Wolff, M. (2017). Galápagos macroalgae: A review of the state of ecological knowledge. *Rev. Biol. Trop.*, 65 (1), 375-392.
- Tribollet, A., Aeby, G., Work, T. (2011). Survey and determination of coral and coralline algae diseases/lesions in the lagoon of New Caledonia. Scientific Report. COMPONENT 3D—Project 3D3 Studies of coral diseases in New Caledonia. New Caledonia: CRISP.
- Valdivia, A. (2004). Variación espacial y temporal de las asociaciones de algas en zonas del sublitoral norte habanero, Cuba. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana. 127pp.
- Vargas-Ángel, B. (2010). Crustose coralline algal diseases in the US-Affiliated Pacific Islands. *Coral Reefs*, 29, 943-956.

- 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.
- Ventura-Flores, A., Suárez, A. M. (2013). Variación espacio temporal de las macroalgas en un arrecife costero de La Habana, Cuba. *ECOVIDA*, 4(1), 55-69.
- Vermeij, M. (2005). Substrate composition and adult distribution determine recruitment patterns in a Caribbean brooding coral. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 295, 123-133.
- Vermeij, M., Smith, J., Smith, C., Thurber, R., Sandin, S. (2009). Survival and settlement success of coral planulae: independent and synergistic effects of macroalgae and microbes. *Oecologia*, 159, 325-336.
- Vermeij, M., Dailer, M., Smith, C. (2011). Crustose coralline algae can suppress macroalgal growth and recruitment on Hawaiian coral reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 422, 1-7.
- Vidal, A. M., Villamil C. M., Acosta, A. (2005). Composición y densidad de corales juveniles en dos arrecifes profundos de San Andrés isla, Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 34, 211-225.
- Villas-Bôas, A. B., Figueiredo, M., Villaça, R. (2005). Colonization and growth of crustose coralline algae (Corallinales, Rhodophyta) on the Rocas Atoll. *Braz. J. Oceanogr.*, 53(3/4), 147-156.
- Voss, J. N. (2016). Coral recovery on phase-shifted reefs depend upon the type of macroalgae present. Master Thesis. Nova Southeastern University. Retrieved from NSUWorks, (435) http://nsuworks.nova.edu/occ_stuetd/435.
- Webster, N., Soo, R., Cobb, R., Negri, A. (2011). Elevated seawater temperature causes a microbial shift on crustose coralline algae with implications for the recruitment of coral larvae. *ISME Journal*, 5, 759–770.
- Webster, N., Uthicke, S., Botte, E., Flores, F., Negri, A. (2013). Ocean acidification reduces induction of coral settlement by crustose coralline algae. *Global Change Biology*, 19, 303–315.
- Webster, F. J., Babcock, R. C., Keulen, M. V., Loneragan, N. R. (2015). Macroalgae inhibits larval settlement and increases recruit mortality at Ningaloo Reef, Western Australia. *PLoS One*, 10, e0124162.
- Weiss, A., Martindale, R. (2017). Crustose coralline algae increased framework and diversity on ancient coral reefs. *PLoS One*, 12, e0181637.
- Weissgerber, T. L., Milic, N. M., Winham, S. J., Garovic, V. D. (2015). Beyond Bar and Line Graphs: Time for a New Data Presentation Paradigm. *PLoS Biology*, doi: 10.1371/journal.pbio.1002128.
- Williams, I. D., Polunin, N. V. C. (2001). Large-scale associations between macroalgal cover and grazer biomass on mid-depth reefs in the Caribbean. *Coral Reefs*, 19(4), 358-366.

- Wismer, S., Hoey, A. S., Bellwood, D. R. (2009). Cross-shelf benthic community structure on the Great Barrier Reef: relationships between macroalgal cover and herbivore biomass. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 376, 45–54.
- Worms. (2018). World Register of Marine Species. Database online, consultada 17 de diciembre de 2018 en: <http://www.marinespecies.org/>.
- Wynne, M. J. (2017). A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical Western Atlantic: fourth revision. *Nova Hedwigia*, 28-34 pp.
- Zlatarski, V., Martínez-Estalella, N. (2018). Los escleractinios de Cuba con datos de los organismos acompañantes. Edit. Academia de Ciencias de Bulgaria, 471pp.