

Condition of remote reefs off southwest Cuba

Condición de arrecifes remotos en el suroeste de Cuba

PM Alcolado^{1*}, IE Morgan², PA Kramer³, RN Ginsburg², P Blanchon⁴, E de la Guardia⁵, V Kosminin⁶, S González-Ferrer¹, M Hernández¹

¹ Instituto de Oceanología, Ave 1^a No. 18406, Rpto. Flores, Playa, Ciudad de La Habana, Cuba.

*E-mail: pmalcolado@yahoo.es

² Marine Geology and Geophysics, Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami, 4600 Rickenbacker Causeway, Miami, FL 33129, USA.

³ The Nature Conservancy, Miami, FL, USA.

⁴ Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad de Sistemas Arrecifales, Puerto Morelos, AP 1152, Cancún 77500, Quintana Roo, México.

⁵ Centro de Investigaciones Marinas, Calle 16, entre 1^a y 3^a, Miramar, Ciudad de La Habana, Cuba.

⁶ Department of Environmental Protection, Bureau of Beaches and Coastal Systems, 3900 Commonwealth Blvd, MS 300, Tallahassee, FL 32399-3000, USA.

ABSTRACT. There are few comprehensive studies on the condition of reefs that are remote from direct anthropogenic pressures and, therefore, ecological baseline data are scarce. To help address this deficiency, the community condition of the little-studied remote reefs along a 200-km-long tract bordering the Gulf of Batabano (southwest Cuba) was assessed. The reef-front coral communities (38 sites), where *Montastraea* spp. is the most common coral, were homogeneous along the entire reef tract. The reef-crest coral communities (30 sites), however, could be differentiated into three geographically distinct areas by their abundances of *Acropora palmata* and *Diploria clivosa*; the former predominated at 26 of the 30 reef-crest sites, but most colonies were “standing dead”. This observation is similar to the massive declines of acroporid coral populations that have been documented throughout the Caribbean region. Mean coral cover (19–26%) was similar to the regional average (19–23%), but was surprisingly high (72%) at a protected reef-crest site close to an extensive mainland coastal mangrove (Ciénaga de Zapata). At this site, *A. palmata* and other acroporids were abundant and healthy, and *Diadema antillarum* density was higher than in the other surveyed areas. Reduced hurricane impact at this more sheltered site may have either circumvented a synergy with overfishing, hurricane destruction, and recruitment failure (widely reported at other degraded reefs), or maintained a high diademid population that facilitated coral recruitment and allowed rapid coral recovery following damage.

Key words: AGRRA, coral reef, *Diadema*, health assessment, hurricanes, Cuba.

RESUMEN. Existen pocos estudios exhaustivos sobre la condición de arrecifes que se encuentran lejos de presiones antropogénicas directas y, por lo tanto, la base de datos ecológicos es escasa. Para ayudar a resolver esta deficiencia, se investigó la condición de la comunidad coralina en arrecifes remotos, poco estudiados, a lo largo de un tramo de arrecifes de 200 km que colinda con el Gofu de Batabanó en el suroeste de Cuba. Las comunidades coralinas del arrecife frontal (38 sitios), en donde *Montastraea* spp. es el coral más común, fueron homogéneas a lo largo de todo el tramo arrecifal. Sin embargo, las comunidades coralinas de las crestas arrecifales (30 sitios) se pudieron diferenciar en tres áreas geográficas distintas con base en la abundancia de *Acropora palmata* y *Diploria clivosa*. *Acropora palmata* predominó en 26 de los 30 sitios de cresta arrecifal, pero la mayoría de las colonias se encontraban “muertas en pie”. Esta observación es similar a los reportes de deterioro masivo de las poblaciones de acropóridos que se han documentado a través de la región del Caribe. La cobertura coralina media (19–26%) fue similar a la media regional (19–23%) pero fue sorprendentemente alta (72%) en un sitio protegido en la cresta arrecifal cercano a una extensa zona costera continental de manglar (Ciénaga de Zapata). En este sitio, *A. palmata* y otros acropóridos eran abundantes y sanos, y la densidad de *Diadema antillarum* fue más alta que en las otras áreas de muestreo. El reducido impacto de huracanes en este sitio más protegido pudo haber evitado una sinergia con la sobrepesca, la destrucción por huracanes y el fracaso en el reclutamiento (ampliamente reportado en otros arrecifes degradados), o pudo haber mantenido una alta población de *Diadema* que facilitó el reclutamiento de corales y permitió una rápida recuperación de estos después de ser dañados.

Palabras clave: AGRRA, arrecife coralino, *Diadema*, evaluación de salud, huracanes, Cuba.

INTRODUCTION

Recent studies have documented the Caribbean-wide decline in the health of coral-reef communities (Aronson and Pretch 2001, Gardner *et al.* 2003). This decline has been attributed to the synergistic effects of both local and regional

INTRODUCCIÓN

Estudios recientes han documentado un deterioro en la salud de las comunidades de arrecifes coralinos en el Caribe (Aronson y Pretch 2001, Gardner *et al.* 2003). Este deterioro se ha atribuido a los efectos sinérgicos de presiones locales

pressures, most of which stem directly and indirectly from anthropogenic activities (Ginsburg and Glynn 1994, Hoegh-Guldberg *et al.* 2007, Jackson 2008). Of particular concern has been (a) the ongoing loss of coral cover (Gardner *et al.* 2003), particularly the region-wide decline of the major reef-building corals such as acroporids (Aronson and Precht 2001); (b) the decline of *Diadema antillarum* (Philippi 1845) sea-urchin populations (Lessios *et al.* 1984); and (c) the associated increase in macroalgal cover on once healthy reefs (Hughes 1994, Pandolfi *et al.* 2005).

Given the close proximity of human populations to many reefs, it is difficult to tease apart the effects resulting from local versus regional pressures (Edmunds and Bruno 1996). Although local anthropogenic pressures are generally ubiquitous in the Caribbean (and have been for some time; Jackson *et al.* 2001), studies of reef tracts remote from human population centers do exist but, as a consequence of that remoteness, are not well represented in the literature. Studying remote reefs can therefore provide insight into the effects of regional pressures on reefs and present an opportunity to document whether the declines seen in well-studied areas close to coastal population centers are mirrored in more remote areas.

The extensive reef tracts along the southwest of the Cuban Archipelago (Gulf of Batabano) provide a good opportunity to study remote reefs. First, the condition of coral communities on these reefs has not been evaluated quantitatively, except locally at Cayo Largo (Alcolado *et al.* 2001), although there are descriptions of the species and their basic distributions (Duarte-Bello 1949, Kühlmann 1971, Zlatarski and Martinez-Estalella 1982). Second, the area's historically low human-population density means that anthropogenic impacts are likely to be reduced relative to other sites in the region. Here we present a large-scale, quantitative analysis of the reef-building scleractinians and hydrozoan coral community of this large, yet poorly-known, area of the Caribbean. We describe spatial and depth-related variation in community composition, as well as the condition of the Gulf of Batabano corals, algae, and *Diadema* sea urchin populations in 2001. These data provide a historic ecological baseline that enables us to evaluate factors influencing community structure and condition, and to gauge future change.

MATERIAL AND METHODS

Setting

In March 2001 we studied the reefs along the southern and eastern borders of the Gulf of Batabano (fig. 1), located on the southwest coast of Cuba (22.0°N, 83.0°W). This study, CUB-AGRRA, part of the Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (Lang 2003), is also part of a larger national project within the Institute of Oceanology in Havana. East of the study area is a national park (Parque Nacional Ciénaga de Zapata) that encompasses some outstanding coral reef areas.

y regionales, la mayoría de las cuales resultan directa e indirectamente de actividades antropogénicas (Ginsburg y Glynn 1994, Hoegh-Guldberg *et al.* 2007, Jackson 2008). De particular preocupación han sido (a) la pérdida continua de cobertura de coral (Gardner *et al.* 2003), específicamente la disminución en toda la región de los principales corales constructores de arrecife como los acropóridos (Aronson y Precht 2001), (b) la disminución de las poblaciones del erizo *Diadema antillarum* (Philippi 1845) (Lessios *et al.* 1984) y (c) el incremento asociado con la cobertura de macroalgas en arrecifes que antes eran saludables (Hughes 1994, Pandolfi *et al.* 2005).

Dada la cercana proximidad de muchos arrecifes a poblaciones humanas, es difícil separar los efectos resultantes de las presiones locales de los de las regionales (Edmunds y Bruno 1996). Aunque las presiones antropogénicas locales son generalmente ubicuas en el Caribe (y lo han sido por algún tiempo; Jackson *et al.* 2001), existen estudios sobre extensiones arrecifales lejanas de centros de poblaciones humanas pero, como consecuencia de su lejanía, no están bien representadas en la literatura. El estudio de arrecifes remotos, por lo tanto, puede proveer información sobre el efecto de las presiones regionales sobre los arrecifes y representa una oportunidad de documentar si el deterioro observado en arrecifes cercanos a centros de poblaciones costeras se refleja en áreas más remotas.

Los extensos tramos arrecifales a lo largo del suroeste del Archipiélago Cubano (Golfo de Batabanó) proveen una buena oportunidad para estudiar arrecifes remotos. Primero, la condición de las comunidades coralinas en estos arrecifes no ha sido evaluada cuantitativamente, excepto localmente en Cayo Largo (Alcolado *et al.* 2001), aunque existen descripciones de especies y de su distribución básica (Duarte Bello 1949, Kühlmann 1971, Zlatarski y Martinez-Estalella 1982). Segundo, la históricamente baja densidad poblacional humana en el área significa que los impactos antropogénicos sean posiblemente reducidos en comparación con otros sitios en la región. En este estudio presentamos un análisis cuantitativo a gran escala de los escleractinios constructores de arrecife y de la comunidad coralina de hidrozoos en esta gran área, hasta ahora poco conocida del Caribe. Además, describimos la variación espacial y batimétrica de la composición de la comunidad coralina, así como la condición de los corales, algas y poblaciones del erizo *Diadema* en el Golfo de Batabanó en 2001. Estos datos proveen una línea base ecológica e histórica que nos permite evaluar los factores que influyen la estructura comunitaria y su condición, así como calibrar cambios futuros.

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona de estudio

En marzo del 2001, estudiamos los arrecifes a lo largo de los bordes sur y este del Golfo de Batabanó (fig. 1), que se

The Gulf of Batabano is a wide, shallow insular platform, 3–6 m deep (Ionin *et al.* 1977). To the east, the platform is bordered for nearly 65 km by a series of reef crests and a few small sandy cays. This platform drops abruptly into a deep (>1500 m) and narrow re-entrant, the Gulf of Cazones, which terminates northward near the coast as a large circular feature, called Ensenada de Cazones (fig. 1). The southern platform margin (>150 km) is fringed by reefs and a chain of small Holocene limestone cays, known as Los Canarreos (fig. 1). This area has a series of nearly continuous linear reef crests occurring along its entire length. A large island, Isla de la Juventud, occurs in the southern central portion of the platform (fig. 1) and the reefs along its southern shore mark the western extent of shallow reef development in the Gulf of Batabano. Further west from this site, shallow reefs are small and discontinuous (Ionin *et al.* 1977), and their development is likely prevented by the narrow shelf (<200 m), which does not exceed the width-threshold required for linear breakwater reef development (Blanchon *et al.* 1997).

In our study area, extensive mangrove forests border the mainland coast and cays, while the southern half of Isla de la Juventud is covered by almost intact coastal forests on karst topography. Because of the historical limited accessibility of the mangrove swamps on the mainland, and to the relative difficulty in reaching Los Canarreos, there has been little coastal development or modification in the area. Only a few resorts and a small marina are found on Cayo Largo (fig. 1) and permanent human settlements are located mostly in the northern half of Isla de la Juventud. As with other areas in the

localizan en el suroeste de Cuba (22.0°N, 83.0°W). Este estudio, CUB-AGRRA (parte del Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment; Lang 2003), forma parte también de un proyecto nacional más grande del Instituto de Oceanología en La Habana. Al este del área de estudio se encuentra un parque nacional (Parque Nacional Ciénaga de Zapata) que abarca algunas áreas de arrecife de coral sobresalientes.

El Golfo de Batabanó es una plataforma insular amplia y poco profunda (3–6 m) (Ionin *et al.* 1977). Hacia el este, la plataforma está bordeada, a lo largo de casi 65 km, por una serie de crestas arrecifales y algunos cayos arenosos pequeños. Esta plataforma cae abruptamente en una reentrante profunda (>1500 m) y angosta, el Golfo de Cazones, que termina hacia el norte cerca de la costa como un rasgo circular, llamado Ensenada de Cazones (fig. 1). Al sur, el margen de la plataforma (>150 km) está bordeado por arrecifes y por una cadena de pequeños cayos de calizas del Holoceno (Los Canarreos; fig. 1). Esta área tiene una serie de crestas arrecifales lineales continuas que aparecen a lo largo de toda su extensión. Una isla grande, la Isla de la Juventud (o “Isla”), se encuentra en la parte central sur de la plataforma (fig. 1) y los arrecifes a lo largo de su costa sur marcan la extensión occidental del desarrollo arrecifal poco profundo en el Golfo de Batabanó. Más al oeste de este sitio, los arrecifes someros son pequeños y discontinuos (Ionin *et al.* 1977) y su desarrollo está limitado posiblemente por una plataforma angosta (<200 m), que no excede el ancho mínimo requerido para el desarrollo de la línea de rompiente arrecifal (Blanchon *et al.* 1997).

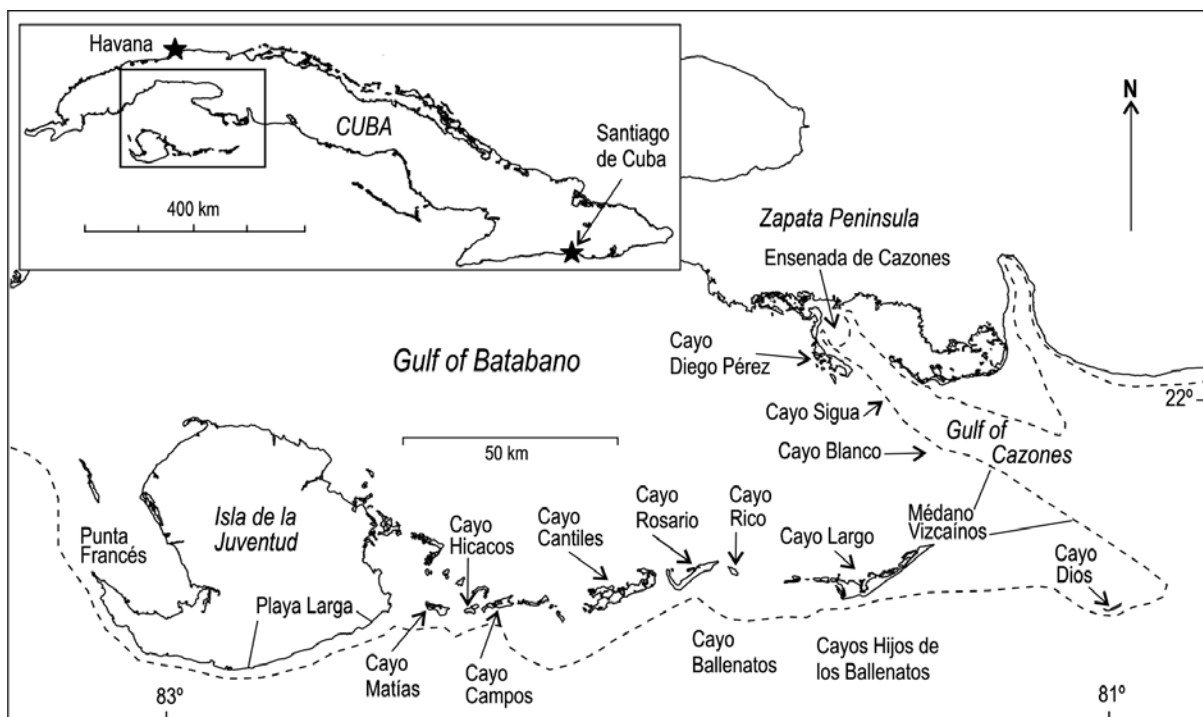


Figure 1. Map of Cuba showing the study locations in the Gulf of Batabanó.

Figura 1. Mapa de Cuba mostrando las localidades de estudio en el Golfo de Batabanó.

Caribbean, however, there has been extensive fishing activity in the Gulf of Batabano, and unregulated fishing led to the collapse of the grouper, snapper, and mullet fisheries by 1980 (Claro *et al.* 2001). The area remains an important multispecies fishery, with more than 60% of the total lobster catch and important contributions from grunts and tuna (Claro *et al.* 2001).

Methods

To ensure proper representation of all the reefs in the sub-region, we used satellite images to identify reef habitat and systematically sampled the study area. Within a given reef, we haphazardly chose individual sites representative of the area, surveying the reef-crest zone (mean depth: 1.2 ± 0.45 m SD, $n = 30$ sites) and the sloped areas of the reef-front zone (mean depth: 12 ± 2.6 m, $n = 38$ sites) (appendix 1). Within a 100-m radius of the GPS coordinate of each site, we placed four to seven 10-m benthic transects in a haphazard fashion and used the AGRRA protocol version 3.1 for the collection of our data (Kramer and Lang 2003). Sampling was done by SCUBA diving at both shallow and deeper sites.

To calculate percent coral cover, we determined the proportion of each transect that was covered by live hard coral. To assess community structure and health, the following data were recorded for each hard coral (~10 cm in diameter) under the transect line: species, colony diameter, percent colony area that exhibited old partial colony mortality (hereafter old mortality), percent colony area that exhibited recent partial colony mortality (hereafter recent mortality), signs of disease (identified if possible), and signs of bleaching. Diameter is defined as the maximum dimension of the colony as viewed from above, old mortality as any dead area in which the calyx structure was no longer visible, and recent mortality as exposed skeleton in which the calyx structure was still visible. A colony that was 100% dead (i.e., no live tissue remaining but still standing and recognizable to species), was scored as "standing dead". *Acropora palmata* (Lamarck 1816) colonies are difficult to differentiate from one another when they are growing in a thicket. In this case, colonies were approximated by branching from the trunk. We recorded *D. antillarum* individuals within a 1-m belt along the coral transect line and were careful to inspect all shelter-providing spaces (crevices, overhangs).

As per AGRRA, the algal community was split into three functional groups: crustose coralline algae, fleshy algae, and geniculate calcareous macroalgae (like *Halimeda* spp.). To determine the relative abundance of each group, we laid four to five quadrats of 0.25×0.25 m directly below the transect line every 2 m (Kramer and Lang 2003). The relative algal abundance was estimated only when the quadrat covered an area with >80% devoid of sessile macroinvertebrates (sponges, ascidians, corals). If this criterion was not met, we laid the quadrat within a 1-m radius of the reference point on the transect line or did not collect data for that quadrat.

En el área de estudio, extensos bosques de manglar bordean la costa y los cayos, mientras que la mitad sur de la Isla está cubierta por bosques costeros intactos sobre una topografía kárstica. Debido a que históricamente la accesibilidad a los manglares de la isla principal de Cuba, ha sido limitada y a la dificultad relativa para llegar a Los Canarreos, el desarrollo costero y las modificaciones en el área han sido pocos. Solo unos pocos desarrollos turísticos y una pequeña marina se encuentran en Cayo Largo (fig. 1) y los asentamientos humanos permanentes se localizan principalmente en la mitad norte de la Isla. Como en otras áreas del Caribe, sin embargo, en el Golfo de Batabanó ha habido una actividad pesquera extensiva, y la pesca no regulada provocó el colapso de las pesquerías de mero, pargo y salmonete hacia 1980 (Claro *et al.* 2001). El área permanece como un sitio importante para la pesca de múltiples especies, con más del 60% del total de captura de langosta, e importantes contribuciones de roncós y atún (Claro *et al.* 2001).

Método

Para asegurar una adecuada representación de todos los arrecifes en la sub-región, utilizamos imágenes de satélite para identificar el hábitat arrecifal y muestreamos de manera sistemática el área de estudio. Dentro de cada arrecife, escogimos al azar sitios individuales representativos del área; realizando muestreos en la zona de la cresta arrecifal (profundidad media: 1.2 ± 0.45 m SD, $n = 30$ sitios) y en el área de la pendiente de la zona frontal del arrecife (profundidad media: 12 ± 2.6 m, $n = 38$ sitios) (apéndice 1). En cada sitio muestreamos de cuatro a siete transectos bénticos de 10-m, que se colocaron al azar dentro de un radio de 100 m a partir de las coordenadas del GPS, y colectamos los datos siguiendo el protocolo AGRRA versión 3.1 (Kramer y Lang 2003). Para el muestreo se utilizó buceo autónomo tanto en sitios someros como profundos.

Para calcular el porcentaje de cobertura coralina, determinamos la proporción de cada transecto que estaba cubierta por coral duro vivo. Para evaluar la estructura comunitaria y la salud se tomaron los siguientes datos a cada coral duro (~10 cm de diámetro) que quedó bajo el cordel del transecto: especie, diámetro de la colonia, porcentaje del área de la colonia que exhibía mortalidad parcial antigua (de aquí en adelante mortalidad antigua), el porcentaje del área de la colonia que exhibía mortalidad parcial reciente (de aquí en adelante mortalidad reciente), signos de enfermedad (identificada si era posible) y signos de blanqueamiento. El diámetro se define como la dimensión máxima de la colonia vista desde arriba, la mortalidad antigua como cualquier área muerta en la que la estructura de los cálices ya no era visible y la mortalidad reciente como el esqueleto expuesto en el cual la estructura de los cálices aún era visible. Una colonia que estuviera 100% muerta (por ejemplo, que no tenía restos de tejido vivo pero todavía estaba de pie y se podía reconocer su especie), se clasificó como "muerta en pie" y los corales

Statistical analysis

To explore spatial- and depth-related variation in the coral community composition, we performed hierarchical cluster analyses. Similarity matrices were calculated using the average coral colony counts by site, $\log(x+1)$ transformed. The sites were clustered by the group-average linking method and analyzed with the Bray-Curtis similarity index. To test whether the difference between groups generated by the cluster analysis was significant, we performed an analysis of similarities (ANOSIM), analogous to ANOVA but more appropriate for multivariate data of this type (Clarke 1993). The test returns the Global R, a value between 0 and 1, which defines how well the clusters are separated (where values approaching 1 denote well-defined clusters). Generally speaking, a Global R value >0.5 indicates that clusters are well separated from one another.

To examine the effects of depth and spatial arrangement on our biotic parameters, we performed *t*-tests or one- and two-way ANOVAs as required. To avoid pseudoreplication (Hulbert 1984), we averaged the pertinent values from the transects at each site and used this average by site in our analyses. Percent live coral cover was corrected for any sand patch cover (Kramer and Lang 2003) and all proportional data were arcsine transformed (Zar 1996). We performed a Kruskal-Wallis (*H*) nonparametric test if the plots of predicted values as a function of residuals indicated a deviation from normality, and if log transformation did not improve the situation. Because of unequal group sizes, we used Tukey's honestly significant difference (HSD) test for unequal sample sizes in all of our *post hoc* comparisons (Sokal and Rohlf 1981). We used the Plymouth Marine Laboratory's PRIMER version 5 (Clarke and Gorley 2001) for cluster analyses and STATISTICA version 6 (StatSoft Inc. 2002) in all of our analyses.

RESULTS

Community composition

We counted and measured 4800 live and dead coral colonies ($n = 1719$ at reef-crest sites and $n = 3081$ at reef-front sites; 38 species, appendix 2) from 10 families. At the reef-crest sites, 51.4% of the colonies were *A. palmata*. At the reef-front sites, 40.1% were of the genus *Montastraea*: *M. annularis* (Ellis and Solander 1786), *M. cavernosa* (Linnaeus 1767), *M. franksi* (Gregory 1895), and *M. faveolata* (Ellis and Solander 1786). *Siderastrea siderea* (Ellis and Solander 1786) was present at all reef-front sites (and in 40% of reef-crest sites), while *Agaricia undata* (Ellis and Solander 1786), *Isophyllia sinuosa* (Ellis and Solander 1786), *Mycetophyllia ferox* (Wells 1973), *Scolymia lacera* (Pallas 1766), and *Solesnastrea bournoni* (M. Edw. and Haime 1850) were each recorded at a single reef-front site.

individuales como "esqueleto(s) en pie". Las colonias de *Acropora palmata* (Lamarck 1816) son difíciles de diferenciar una de otra cuando están creciendo en un macizo. En este caso, las colonias se definieron con base en las ramificaciones a partir del tronco. Se registraron los individuos de *D. antillarum* dentro de 1 m a lo largo del cordel del transecto, inspeccionando cuidadosamente todos los espacios de refugio (grietas, salientes).

De acuerdo con el protocolo AGRRA, la comunidad de algas se dividió en tres grupos funcionales: algas coralinas incrustantes, algas carnosas y macroalgas calcáreas geniculadas (como *Halimeda* spp.). Para determinar la abundancia relativa de cada grupo, colocamos de cuatro a cinco cuadrados (0.25×0.25 m) directamente debajo del cordel del transecto cada 2 m (Kramer y Lang 2003). La abundancia relativa de las algas se estimó solo cuando el cuadrado cubría un área con $>80\%$ sin macroinvertebrados sésiles (esponjas, ascidias, corales). Si este criterio no se cumplía, colocábamos el marco cuadrado dentro de un radio de un metro del punto de referencia en el cordel del transecto o no colectábamos datos para ese cuadrado.

Análisis estadístico

Para explorar las variaciones en la composición de la comunidad coralina relacionadas con el espacio y la profundidad, realizamos un análisis de conglomerados jerárquico. Las matrices de similitud se calcularon usando el promedio de los conteos de las colonias de coral por sitio, transformados $\log(x+1)$. Los sitios se agruparon por el método de ligamiento promedio entre grupos y se analizaron con el índice de similitud de Bray-Curtis. Para probar si la diferencia entre los grupos generada por el análisis de conglomerados era significativa, aplicamos un ANOSIM (análisis de similitud), análogo a ANOVA pero más apropiado para datos multivariados de este tipo (Clarke 1993). La prueba brinda la "R global", un valor entre 0 y 1, que define que tan bien separados están los grupos (en donde los valores que se acercan a 1 indican grupos bien definidos). En términos generales, un valor R global >0.5 indica que los grupos están bien separados unos de otros.

Para probar los efectos de la profundidad y del ordenamiento espacial en nuestros parámetros bióticos, realizamos pruebas de *t* o ANOVAs de una o dos vías según como fuese requerido. Para evitar la pseudoreplicación (Hulbert 1984), promediamos los valores pertinentes a partir de los transectos en cada sitio y utilizamos este promedio por sitio en nuestros análisis. El porcentaje de cobertura de coral vivo se corrigió en caso de presencia de parches de arena (Kramer y Lang 2003) y todos los datos en proporciones fueron transformados al arcoseno (Zar 1996). Se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis (*H*) cuando las gráficas de valores pronosticadas como una función de los residuales indicaban una desviación de la normalidad, y cuando la transformación logarítmica no corrigiera esta situación.

Cluster analysis revealed structure on two levels. First, the coral community was clearly partitioned by zone. There was no further pattern in the reef-front community, but the reef-crest communities separated into three groups (fig. 2, Global $R = 0.628$, $P = 0.001$), which corresponded to three, distinct areas (fig. 1): Isla de la Juventud; Los Canarreos, referring only to the cays to the east along the southern margin of the shelf; and the crests bordering the Gulf of Cazonos (hereafter the Cazonos margin). This general spatial structure held with and without the inclusion of standing dead colonies in the analysis. We thus included "area" (Isla de la Juventud, Los Canarreos, and the Cazonos margin) as an independent variable in our analyses.

Description of reef-crest sites

The reef-crest sites in the three areas differed significantly by the relative abundance of three species: *Acropora palmata* ($H = 17.0$, $P = 0.0002$), *Diploria clivosa* (Ellis and Solander 1786; $F = 1.55$, $t = 3.6$, $P = 0.004$), and *Porites astreoides* (Lamarck 1816; $H = 9.8$, $P = 0.007$). The abundance of *A. palmata* showed a gradient, with highest abundance along the Cazonos margin, medium abundance along Los Canarreos, and low abundance at the Isla de la Juventud sites (all comparisons $P < 0.05$, fig. 3). For *A. palmata* only, standing dead colonies were common in all three areas and with the exception of a few sites, the number of standing dead was roughly proportional to the total number of *A. palmata* colonies at each site (fig. 4). Thus, the gradient of *A. palmata* held with and without standing dead colonies in the analysis. *Diploria clivosa* showed the opposite pattern to *A. palmata*, with highest abundance along Isla de la Juventud, lower along Los Canarreos, and virtually absent at the sites along the Cazonos margin (fig. 3). Finally, the abundance of *P. astreoides* was highest at the Los Canarreos reef-crest sites ($P < 0.0005$ for both comparisons), but it was not significantly different between the Cazonos margin and Isla de la Juventud sites.

Coral cover

Mean percent live coral cover ranged from 6.6% to 71.6% (mean: $26.1\% \pm 2.6\%$ SE) at the reef-crest sites and from 2.3% to 39.6% (mean: $19.4\% \pm 1.2\%$) at the reef-front sites. The highest coverage was at the reef-crest site of the southern edge of Ensenada de Cazonos (site 1, appendix 1; fig. 1), where *A. palmata* was overwhelmingly dominant (84.5% of all colonies counted at this site). Percent live coral cover was highest at reef-crest sites along the Gulf of Cazonos margin ($P < 0.05$ for both comparisons, mean: $36.9\% \pm 47.4\%$), but did not differ between the reef-sites along Los Canarreos (mean: $18.4\% \pm 19.7\%$) and Isla de la Juventud (mean: $20.4\% \pm 25.0\%$). Mean coral cover did not differ significantly among reef fronts of the three areas.

Debido al tamaño desigual de los grupos, usamos la prueba HSD de Tukey para tamaños de muestra desiguales en todas las comparaciones *post hoc* (Sokal y Rohlf 1981). Para el análisis de conglomerados utilizamos el programa PRIMER, versión 5 del Plymouth Marine Laboratory (Clarke y Gorley 2001) y para el resto de los análisis, el programa STATISTICA versión 5 (StatSoft Inc. 2002).

RESULTADOS

Composición de la comunidad

Contamos y medimos 4800 colonias de coral vivas y muertas ($n = 1719$ en los sitios de cresta arrecifal y $n = 3081$ en los sitios de arrecife frontal; 38 especies (apéndice 2) de 10 familias. En los sitios de cresta arrecifal, 51.4% de las colonias fueron *Acropora palmata*, mientras que en los de arrecife frontal 40.1% fueron del género *Montastraea* (*M. annularis* (Ellis y Solander 1786), *M. cavernosa* (Linnaeus 1767), *M. franksi* (Gregory 1895) y *M. faveolata* (Ellis y Solander 1786). *Siderastrea siderea* (Ellis y Solander 1786) estuvo presente en todos los sitios de arrecife frontal (y en 40% de los sitios de cresta arrecifal), mientras que *Agaricia undata* (Ellis y Solander 1786), *Isophyllia sinuosa* (Ellis y Solander 1786), *Mycetophyllia ferox* (Wells 1973), *Scolymia lacera* (Pallas 1766) y *Solesnastrea bournoni* (M. Edw. y Haime 1850) sólo se registraron en un sitio de arrecife frontal.

En análisis de conglomerados reveló estructura a dos niveles. Primero, la comunidad coralina estuvo claramente dividida por zona. En la comunidad del arrecife frontal no se registró otro patrón, pero las comunidades de cresta arrecifal se separaron en tres grupos (fig. 2, R Global = 0.628, $P = 0.001$) que correspondieron a tres áreas distintas: La Isla de la Juventud (de aquí en adelante la Isla), Los Canarreos (refiriéndose sólo a los cayos al este a lo largo del borde sur de la plataforma) y las crestas que bordean el Golfo de Cazonos (de aquí en adelante margen Cazonos, fig. 1). Esta estructura espacial general se mantuvo con y sin la inclusión de las colonias muertas en pie en el análisis. Por lo tanto incluimos "área" (Isla, Los Canarreos y el margen Cazonos) como una variable independiente en nuestros análisis.

Descripción de los sitios de cresta arrecifal

Los sitios de cresta arrecifal en las tres áreas difirieron significativamente por la abundancia relativa de tres especies: *Acropora palmata* ($H = 17.0$, $P = 0.0002$), *Diploria clivosa* (Ellis and Solander 1786; $F = 1.55$, $t = 3.6$, $P = 0.004$), y *Porites astreoides* (Lamarck 1816; $H = 9.8$, $P = 0.007$). La abundancia de *A. palmata* presentó un gradiente con el valor más alto en el margen Cazonos, abundancia media a lo largo de Los Canarreos y abundancia baja en los sitios de la Isla (todas las comparaciones $P < 0.05$, fig. 3). En el caso de *A. palmata*, las colonias muertas en pie

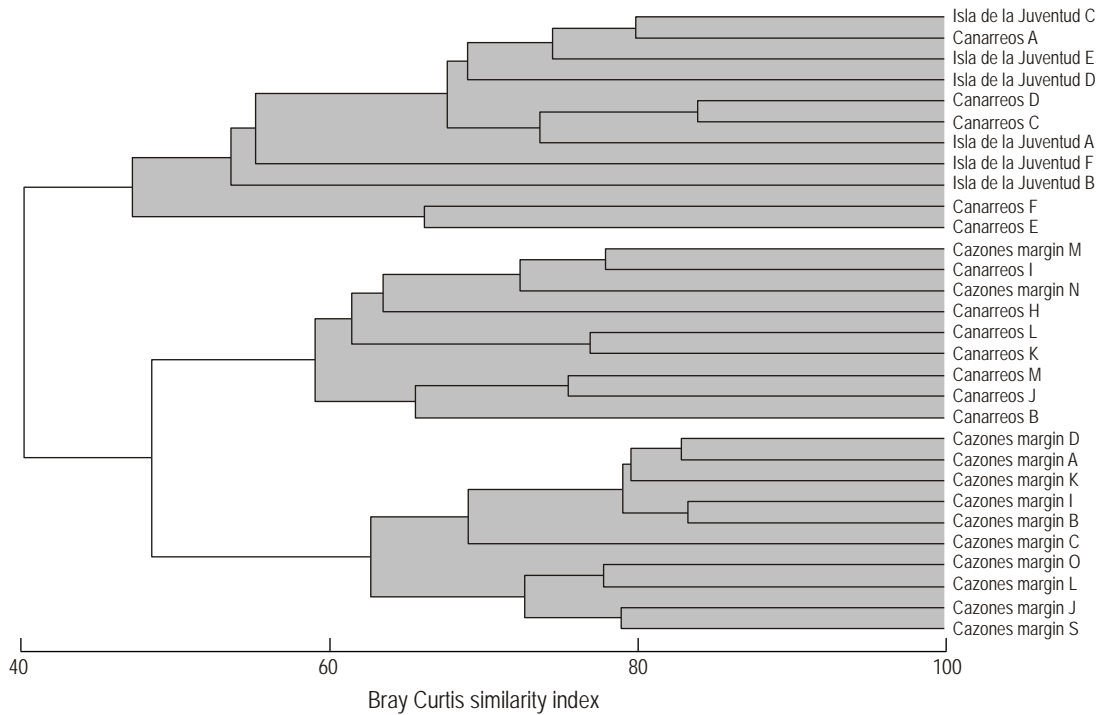


Figure 2. Dendrogram based on hierarchical cluster analysis of reef-crest sites. This analysis does not include standing dead colonies. The three clusters correspond to Isla de la Juventud, Los Canarreos, and the Cazonos margin (from top to bottom). The letters following each area represent the site code from appendix 2. Canarreos A, D, C, F and E, although in the Isla de la Juventud cluster, correspond to the reef-crest sites on the adjacent cays to the west of Isla de la Juventud (appendix 2).

Figura 2. Dendrograma basado en el análisis jerárquico de conglomerados en los sitios de cresta arrecifal. Este análisis no incluye conolonias muertas en pie. Los tres grupos corresponden a las áreas de Isla de la Juventud, Canarreos y Margen Cazonos (de arriba hacia abajo). Las letras después de cada área representan el código del sitio del apéndice 2. Canarreos A, D, C, F y E, aunque en el grupo de Isla, corresponden a sitios de cresta arrecifal en los cayos adyacentes al oeste de Isla de la Juventud (apéndice 2).

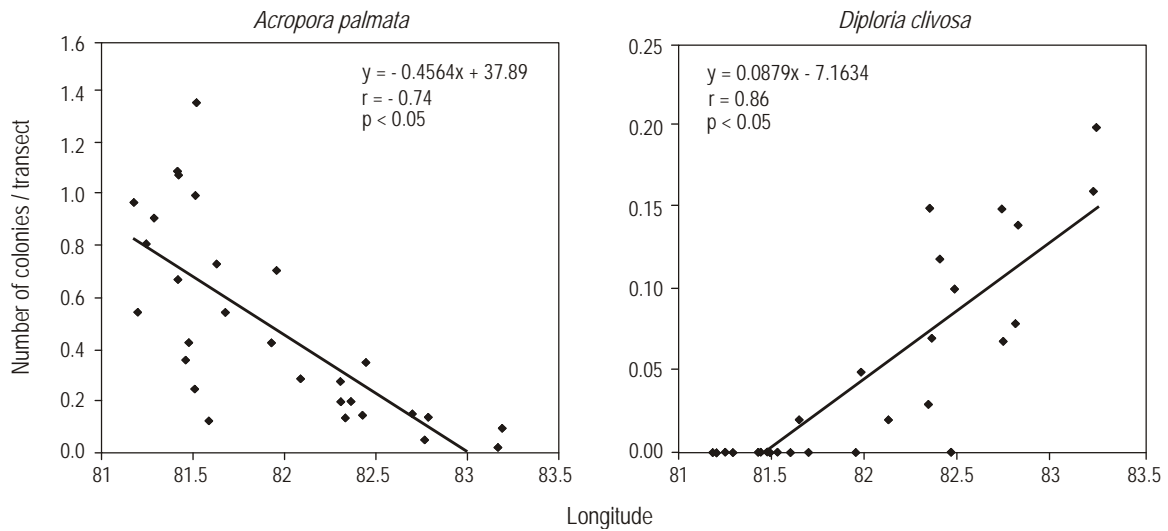


Figure 3. Opposing geographical trends in *Acropora palmata* (black squares) and *Diploria clivosa* (grey triangles). The arrow indicates the gradient of decreasing hurricane frequency (Lewis and Hsu 1992) and increasing wind.

Figura 3. Tendencias geográficas opuestas en *Acropora palmata* (cuadros negros) y *Diploria clivosa* (triángulos grises). La flecha indica el gradiente de disminución de la frecuencia de huracanes (Lewis y Hsu 1992) y el incremento en el viento.

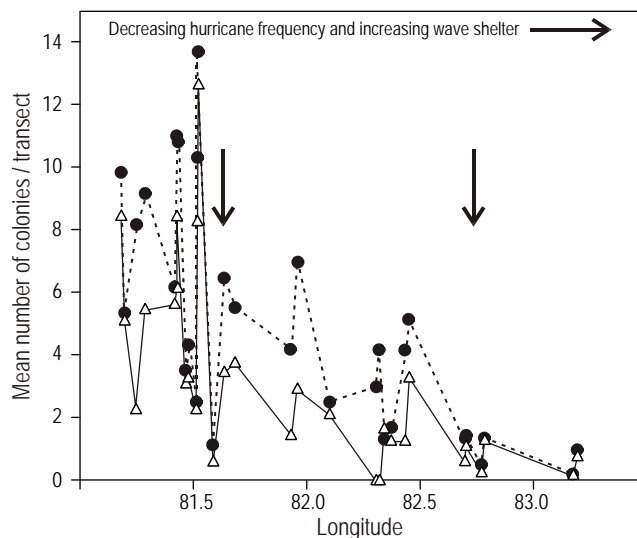


Figure 4. The mean number of *Acropora palmata* colonies including standing dead (as a proxy for population prior to assumed die-off) (dashed line, black circles) as compared with the number of living *A. palmata* colonies (solid line, grey triangles), illustrating that death was roughly proportional to abundance. The three areas are denoted on the graph between arrows (note some overlap in using longitude).

Figura 4. Número medio de colonias de *Acropora palmata* incluyendo las muertas en pie (como un proxy a la población antes de la supuesta mortandad masiva) (línea discontinua, círculos negros) en comparación con el número de colonias vivas de *A. palmata* (línea solida, triángulos grises) que ilustra que la mortandad fue aproximadamente proporcional a la abundancia. Las tres áreas se muestran en la gráfica entre flechas (nótese cierto traslapo al usar longitud).

Partial mortality

Of the 4800 colonies examined, 3336 showed signs of old partial mortality (488 were 100% dead; mean old mortality without standing dead: $24.0\% \pm 1.08\%$ SE), while 575 colonies showed signs of recent partial mortality (mean: $1.82\% \pm 0.22\%$). Among the most common reef-building species, the prevalence of old partial mortality was related to colony size (fig. 5). When including standing dead, there was no obvious spatial pattern in the distribution of colonies showing old partial mortality; however, there was some effect of zone ($P = 0.007$). The reef-crest colonies had higher mortality than the reef-front colonies ($P = 0.018$, mean_{reef-crest}: $36.1\% \pm 2.69\%$ and mean_{reef-front}: $28.2\% \pm 2.02\%$ dead tissue per colony). There was no spatial- or habitat-related pattern to recent partial mortality. If the standing dead are removed from the analysis, there is no zone-related pattern to old partial mortality (mean_{reef-crest}: $22.9\% \pm 1.35\%$ and mean_{reef-front}: $24.9 \pm 1.61\%$ dead tissue per colony) (table 1). *Acropora palmata* was the only species with high enough numbers of standing dead in the crest ($n = 294$) to account for such differences (other species <11 colonies 100% dead).

fueron comunes en las tres áreas y, con la excepción de algunos sitios, el número de esqueletos en pie fue aproximadamente proporcional al número total de colonias de *A. palmata* en cada sitio (fig. 4). Por lo tanto, el gradiente de *A. palmata* se mantuvo con y sin la presencia de las colonias muertas en pie en el análisis. *Diploria clivosa* mostró un patrón opuesto al de *A. palmata* presentando la mayor abundancia a lo largo de la Isla, menor a lo largo de Los Canarreos y estuvo virtualmente ausente de los sitios a lo largo del margen Cazones (fig. 3). Finalmente, los sitios de cresta arrecifal en Los Canarreos tuvieron mayor abundancia de *P. astreoides* ($P < 0.0005$ en ambas comparaciones) pero la abundancia no fue significativamente diferente entre los sitios de la Isla y del margen Cazones.

Cobertura de coral

El porcentaje de cobertura promedio de coral vivo tuvo un intervalo entre 6.6% y 71.6% (media: $26.1\% \pm 2.6$ SE%) en los sitios de cresta arrecifal y de 2.3% a 39.6% (media: $19.4\% \pm 1.2\%$) en los sitios de arrecife frontal. La cobertura mayor se registró en el sitio de cresta arrecifal del borde Sur de la Ensenada de Cazones (cresta arrecifal Ensenada de Cazones; sitio 1, apéndice 1; fig. 1), en donde *Acropora palmata* fue abrumadoramente dominante (84.5% de todas las colonias contadas en este sitio). El porcentaje de coral fue más alto en los sitios de cresta arrecifal a lo largo del margen Golfo de Cazones ($P < 0.05$ para ambas comparaciones, media: $36.9\% \pm 47.4\%$) pero no difirió entre los sitios de cresta arrecifal en Los Canarreos (media: $18.4 \pm 19.7\%$) y la Isla (media: $20.4\% \pm 25.0\%$). La cobertura promedio de coral no varió significativamente entre los arrecifes frontales de las tres áreas.

Mortalidad parcial

De las 4800 colonias examinadas, 3336 mostraron signos de mortalidad parcial antigua (488 presentaron mortalidad de 100%; la mortalidad antigua promedio sin incluir a las colonias muertas en pie: $24.0\% \pm 1.08\%$ SE) mientras que 575 colonias mostraron signos de mortalidad parcial reciente (media: $1.82\% \pm 0.22\%$). En las especies constructoras arrecifales más comunes, la prevalencia de mortalidad parcial antigua estuvo relacionada con el tamaño de la colonia (fig. 5). Cuando se incluyeron las colonias muertas en pie, no hubo un patrón espacial obvio en la distribución de las colonias mostrando mortalidad parcial antigua, sin embargo, hubo algún efecto de la zona ($P = 0.007$). Las colonias en las crestas arrecifales tuvieron mayor mortalidad que las colonias en los arrecifes frontales ($P = 0.018$, media_{cresta}: $36.1\% \pm 2.69\%$ y media_{frontal}: $28.2\% \pm 2.02\%$ tejido muerto por colonia). No hubo ningún patrón especial o de hábitat relacionado con la mortalidad parcial reciente. Al quitar los esqueletos en pie del análisis no hubo un patrón relacionado con la zona en la mortalidad parcial antigua (media_{cresta}: $22.9\% \pm 1.35\%$ y media_{frontal}: $24.9\% \pm 1.61\%$ tejido muerto

The proportion of *A. palmata* colonies that were 100% dead was highest at Los Canarreos ($P < 0.05$) and not different between the other two areas.

In the case of *S. siderea*, *M. annularis*, *M. cavernosa*, and *M. franksi*, the median size of the colonies showing partial mortality and the median colony size of the standing dead was equal. Modes showed the same pattern as the median for all species, with the exception of *S. siderea*, for which the mode colony size in standing dead was larger than the mode colony size in those with partial mortality (fig. 5).

Coral diseases and bleaching

As expected for the spring season, the prevalence of coral bleaching was not widespread at our study sites, affecting only 28 of 4312 live colonies. There was no one species particularly affected nor was there any depth or spatial patterning to the bleaching occurrences. Disease was slightly more common; 63 of the 4312 live colonies showed signs of disease, of which 46 were identifiable. There was no apparent depth or spatial patterning in occurrences. White-band

por colonia) (tabla 1). *Acropora palmata* fue la única especie con un número elevado de esqueletos en pie en las crestas ($n = 294$) que pudo explicar tal diferencia (otras especies < 11 colonias 100% muertas). La proporción de colonias de *A. palmata* que se encontraban 100% muertas fue más alta en Los Canarreos ($P < 0.05$) y no hubo diferencia entre las otras dos áreas.

En *S. siderea*, *M. annularis*, *M. cavernosa* y *M. franksi* la media del tamaño de las colonias que mostraron mortalidad parcial y la mediana del tamaño de las colonias muertas en pie fue igual. Las modas mostraron el mismo patrón que las medianas en todas las especies con excepción de *S. siderea*, en donde la moda del tamaño de las colonias muertas en pie fue mayor que la moda del tamaño de las colonias con mortalidad parcial (fig. 5).

Enfermedades de coral y blanqueamiento

Como se esperaba para la temporada de primavera, la prevalencia de coral blanqueado no fue común en nuestros sitios de estudio y afectó solo a 28 de las 4312 colonias.

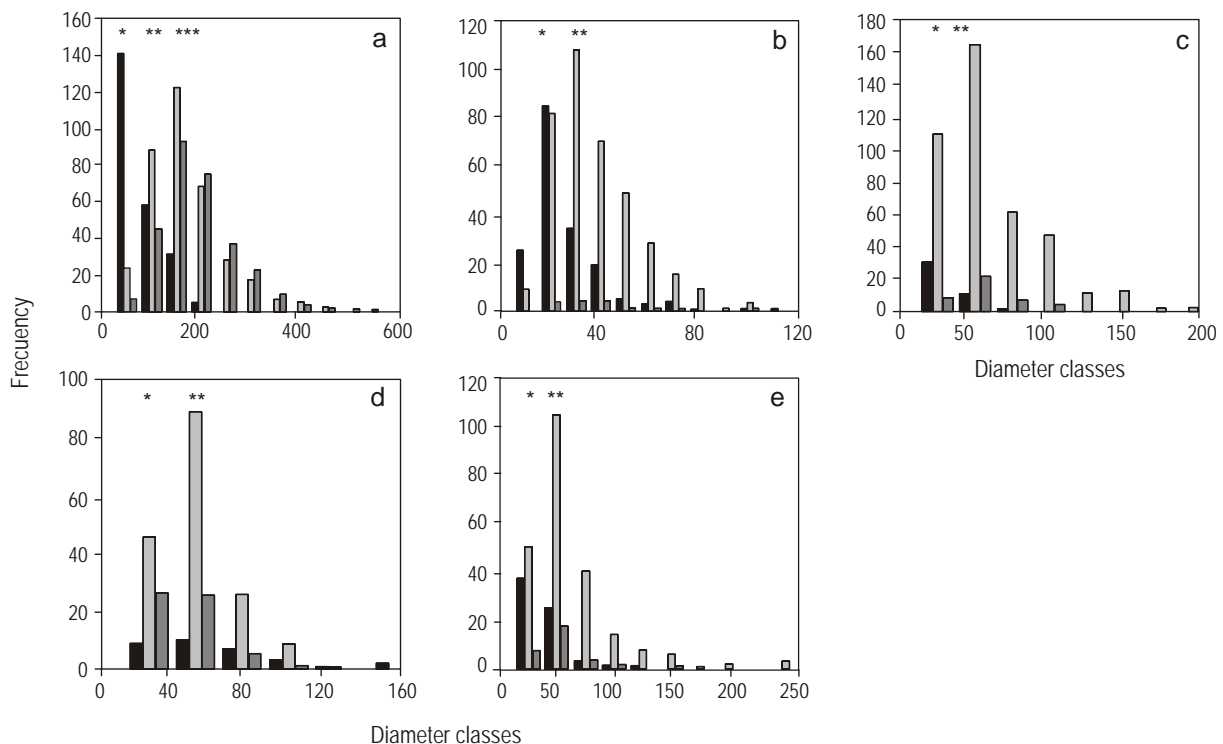


Figure 5. Frequency of colonies per diameter class (x axis) showing no mortality (black bars), and 100% mortality (dark grey bars), and some partial mortality (light grey bars), for (a) *Acropora palmata*, (b) *Siderastrea siderea*, (c) *Montastraea annularis*, (d) *M. cavernosa*, and (e) *M. franksi*. The asterisks denote median colony size for colonies with no mortality (*), colonies with partial mortality (**), and standing dead colonies (***).

Figura 5. Frecuencia de colonias por clase de diámetro (eje x), mostrando no mortalidad (barras negras), mortalidad parcial (barras gris claro) y 100% de mortalidad (barras gris oscuro) para (a) *Acropora palmata*, (b) *Siderastrea siderea*, (c) *Montastraea annularis*, (d) *M. cavernosa* y (e) *M. franksi*. El asterisco denota la mediana del tamaño de las colonias para colonias sin mortalidad (*), colonias con mortalidad parcial (**) y colonias muertas en pie (***).

disease was present in 1.3% of all live *Acropora palmata* colonies and in one out of 32 colonies of *A. cervicornis* (Lamarck 1816). Black-band was the most common disease, affecting 0.3% of all living colonies (species affected: *Diploria* spp., *Montastraea* spp., *Agaricia agaricites* (Linnaeus 1758), *Porites porites* (Pallas 1766), and *S. siderea*). Dark-spots, white plague, and white spot were also present in lesser numbers. Red-band and yellow-blotch were not seen; however, undescribed disease-like “conditions” were noted for 18 colonies, so we cannot say with certainty that these diseases are absent from the subregion.

Other (relief, algae, *Diadema*)

In general, the density of *Diadema antillarum* was higher at reef-crest sites than at reef-front sites (0.18 ± 0.07 SE ind m^{-2} and 0.037 ± 0.018 ind m^{-2} , respectively). *Diadema* densities were 6 to 100 times higher at the reef-crest sites along the Cazonos margin (mean: 0.45 ± 0.13 ind m^{-2}) than at all other sites where it occurred (mean: 0.004 – 0.07 ind m^{-2}). The reef-crest site at Ensenada de Cazonos, close to the Ciénaga de Zapata swamp (site 1; fig. 1), had the highest density of *Diadema* (mean: 1.67 ± 0.18 ind m^{-2}). The next highest densities were found at the reef-crest sites of the Cazonos margin between Cayo Diego Pérez and Cayo Blanco (mean: 0.33 – 0.83 ind m^{-2} ; fig. 1); however, the southernmost reef-crest sites along this margin had few or no individuals. At Los Canarreos, *Diadema* was absent from all reef-crest sites but was present in two reef-front sites (Cayo Largo and Cayo Campos; site 4, appendix 1; fig. 1). With the exception of one reef-crest site (Punta Francés; site 1, appendix 1; fig. 1; mean: 0.03 ± 0.02 ind m^{-2}), the sea urchin was virtually absent at Isla de la Juventud.

Relative abundance of crustose coralline algae did not differ amongst the three areas nor between the two zones (mean: $26.5\% \pm 1.7\%$ SE, range: 8.2–64.6%). Fleishy macroalgae were a consistently bigger contributor to the algal community at reef-front sites (mean: $33.0\% \pm 3.0\%$) than at reef-crest sites ($17.8\% \pm 3.2\%$) ($H = 10.47$, $P = 0.001$). In general, fleshy macroalgae were the least important at the reef-crest sites of the Cazonos margin (mean_{Cazonos}: $5.02\% \pm 2.1\%$, mean_{Canarreos}: $27.6\% \pm 5.8\%$, mean_{Juventud}: $23.9\% \pm 4.0\%$). Relative abundance of calcareous macroalgae did not differ amongst the three areas nor between the two zones (mean: $4.8\% \pm 0.4\%$, range: 0–13%).

DISCUSSION

The partitioning of the Gulf of Batabano hard-coral community into “reef crest” and “reef front” is commonly observed elsewhere in the Caribbean (Goreau 1959, Lewis 1960, Geister 1977, Liddell and Ohlhorst 1987). Our data are consistent with the zonation reported by Geister (1977) who broadly ascribed the differences in the biota of these two zones to different degrees of wave exposure. Ecological

Ninguna especie fue particularmente afectada, ni se encontró un patrón de profundidad o espacial con la aparición de blanqueamiento. Las enfermedades fueron ligeramente más comunes; 63 de las 4312 colonias vivas mostraron signos de enfermedad, de las cuales 46 fueron identificables. No se registró un patrón aparente en las apariciones en relación a la profundidad o el espacio. La enfermedad banda blanca se presentó en 1.3% de todas las colonias vivas de *Acropora palmata* y en una de las 32 colonias de *A. cervicornis* (Lamarck 1816). La banda negra fue la enfermedad más común, afectando el 0.3% de todas las colonias vivas (especies afectadas: *Diploria* spp., *Montastraea* spp., *Agaricia agaricites* (Linnaeus 1758), *Porites porites* (Pallas 1766), *S. siderea*). Las manchas oscuras, la plaga blanca y las manchas blancas estuvieron presentes en menor cantidad. Las enfermedades banda roja y banda amarilla no se registraron, sin embargo, en 18 colonias fueron registradas “condiciones” no descritas parecidas a enfermedades, por lo tanto no podemos decir con seguridad que estas enfermedades estuvieran ausentes en la sub-región.

Otros (relieve/ algas/ *Diadema*)

En general, la densidad de *Diadema antillarum* fue más alta en los sitios de cresta arrecifal que en los de arrecife frontal (0.18 ± 0.07 SE ind m^{-2} y 0.037 ± 0.018 ind m^{-2} , respectivamente). La densidad de *Diadema* fue de 6 a 100 veces mayor en los sitios de cresta arrecifal a lo largo del margen Cazonos (media: 0.45 ± 0.13 ind m^{-2}) que en los otros sitios en los que estuvo presente (media: 0.004 – 0.07 ind m^{-2}). El sitio de cresta arrecifal de Ensenada de Cazonos, cerca del pantano de la Ciénaga de Zapata (sitio 1, fig. 1), tuvo la mayor densidad de *Diadema* (media: 1.67 ± 0.18 ind m^{-2}). La siguiente mayor densidad se encontró en los sitios de cresta arrecifal en el margen Cazonos entre Cayo Diego Pérez y Cayo Blanco (media: 0.33 – 0.83 ind m^{-2} fig. 1). Sin embargo, en los sitios de cresta arrecifal localizados más al sur a lo largo de este margen tuvieron pocos individuos o ninguno. En Los Canarreos, *Diadema* estuvo ausente de todos los sitios de cresta arrecifal, pero estuvo presente en dos sitios de arrecife frontal (Cayo Largo y Cayo Campos; sitio 4; apéndice 1; fig. 1). Con la excepción de un sitio de cresta arrecifal (Punta Francés; sitio 1, apéndice 1; fig. 1; media: 0.03 ± 0.02 ind m^{-2}), el erizo estuvo virtualmente ausente en la Isla de la Juventud.

La abundancia relativa de las algas coralinas costrosas no difirió entre las tres áreas ni entre las dos zonas (media: $26.5\% \pm 1.7\%$ SE, intervalo: 8.2%–64.6%). Las macroalgas carnosas fueron consistentemente un mayor contribuyente a la comunidad algal en los sitios de arrecife frontal (media: $33.0\% \pm 3.0$ SE%) que en los sitios de cresta arrecifal ($17.8\% \pm 3.2\%$) ($H = 10.47$, $P = 0.001$). En general, en los sitios de cresta arrecifal las macroalgas carnosas fueron las menos importantes en el margen Cazonos (media_{Cazonos}: $5.02\% \pm 2.1\%$, media_{Canarreos}: $27.6\% \pm 5.8\%$, media_{Juventud}:

Table 1. Results of the two-way ANOVA examining the effects of “area” (the Cazones margin, Los Canarreos, and Isla de la Juventud) and “zone” (reef crest and reef front) on various measures of community health and composition.**Tabla 1.** Resultados del ANOVA de dos vías que examina el efecto de “area” (el margen de Cazones, Los Canarreos e Isla de la Juventud) y “zona” (cresta arrecifal y arrecife frontal) en varias medidas de composición y salud de la comunidad

Dependent variable	Model	d.f.	<i>F</i>	<i>P</i> value	<i>R</i> ²
Arcsine-corrected coral cover	Area	2	10.53	<0.0005	0.352
	Zone	1	8.19	0.006	
	Area * Zone	6	3.89	0.026	
	Error	62			
Rank-transformed <i>H'</i>	Area	2	2.04	NS	0.787
	Zone	1	125.6	<0.0005	
	Area * Zone	6	11.0	<0.0005	
	Error	62			
Rank-transformed <i>J''</i>	Area	2	4.07	0.022	0.417
	Zone	1	20.04	<0.0005	
	Area * Zone	6	2.70	NS	
	Error	62			
Arcsine average % old mortality (with standing dead)	Area	2	3.13	NS	0.222
	Zone	1	7.67	0.007	
	Area * Zone	6	1.90	NS	
	Error	62			
Arcsine average % recent mortality	Area	2	0.80	NS	0.214
	Zone	1	3.82	NS	
	Area * Zone	6	3.35	NS	
	Error	62			

zonation based on wave exposure alone is somewhat idealized given that other biotic (recruitment, competition) and abiotic factors (sedimentation, light regime, storms) play a role in community composition (Geister 1977, Liddell and Ohlhorst 1987, Blanchon *et al.* 1997, Karlson 1999). Thus, deviations from Geister's (1977) descriptions are somewhat expected. Batabano reefs, in particular those along Los Canarreos and Isla de la Juventud, are fully exposed to open-ocean wave fields and storm swells from the greater Caribbean, so this variable is likely a significant force structuring the composition of hard-coral communities.

Our data show that the hard-coral community of reef fronts in the study area is homogeneous, which could indicate that factors responsible for community structure are acting at least on a subregional scale. However, reef-crest communities split into three areas (fig. 6). Given that the patterns of species reflect a spatial gradient of abundances, the variable(s) responsible for such an outcome should also act along a gradient. Sediment flux, in particular, could explain the distribution of the species most involved in the partitioning, *A. palmata*, which is sensitive to that factor (Rogers 1983, Abdel-Salam 1988). This species is generally unable to remove coarser sediments (250–2000 μm) and only weakly

23.9% \pm 4.0%). La abundancia relativa de las macroalgas calcáreas no difirió entre las tres áreas ni entre las dos zonas (media: 4.8% \pm 0.4%, intervalo: 0–13%).

DISCUSIÓN

La división de la comunidad de corales duros del Golfo de Batabanó en “cresta arrecifal” y en “arrecife frontal” es comúnmente observada en otros lugares del Caribe (Goreau 1959, Lewis 1960, Geister 1977, Liddell y Ohlhorst 1987). Nuestros datos son consistentes con la zonación reportada por Geister (1977) quien atribuyó las diferencias en la biota de estas dos zonas a diferentes grados de exposición al oleaje. La zonación ecológica basada en la exposición al oleaje por sí misma está en cierta forma idealizada dado que otros factores bióticos (reclutamiento, competencia) y abióticos (sedimentación, régimen de luz, tormentas) juegan un papel en la composición de la comunidad (Geister 1977, Liddell y Ohlhorst 1987, Blanchon *et al.* 1997, Karlson 1999). Por lo tanto, desviaciones con respecto a las descripciones de Geister (1977) son de esperarse. Los arrecifes de Batabanó, en particular aquellos a lo largo de Los Canarreos y de la Isla, están totalmente expuestos al oleaje del océano abierto y al

able to remove finer sediments (62–250 μm) (Hubbard and Pocock 1972). With these habitat constraints (and assuming simple community structuring), the species pattern would suggest that there is a gradient of sedimentation stress, being lowest along the Cazonos margin and highest along Isla de la Juventud. Both Isla de la Juventud and Canarreos are fully exposed to strong south winds that precede cold fronts and suspend significant amounts of sediment from September to April (Rodríguez and Ballester 1991). Sediment plumes originating from the inshore areas of the Gulf have also been observed to outflow between Los Canarreos cays and sweep towards the southern coast of Isla de la Juventud. Indeed, the satellite images of Acker *et al.* (2004) taken during and shortly after the passage of Hurricane Michelle through the eastern half of the Gulf of Batabano, suggest that Canarreos and Isla de la Juventud are more prone to sediment impact than the Cazonos margin, given the net westward water current trend (Blázquez-Echandi and Romeu 1982). Thus, as it is the western-most zone, elevated sediment flux, mediated by frequent storms, may prevent *A. palmata* from taking hold as a dominant community member along the island subregion (fig. 6).

In terms of coral health, the old partial mortality data are consistent with the control by coral species and colony size reported elsewhere (Meesters *et al.* 1996, Kramer 2003). Our data show that the smallest colonies of the most common species presented no old mortality, indicating healthy, growing populations. In addition, given that the extent of old and recent partial mortality in the Gulf of Batabano seems to be independent of reef zone and area (barring the *A. palmata* results), whichever force caused these colonies to die (or to suffer lesions) presumably acts at the subregional scale. The question remaining is whether the mortality seen on a remote reef tract such as this, is the reflection of a natural level of mortality or does it indicate an impacted or unhealthy ecosystem?

The conclusions from our cluster analysis did not differ significantly with the inclusion of standing dead colonies in the data; therefore, we assume that the species composition of these sites has not changed appreciably over time. Coral cover in the Gulf of Batabano is comparable to most other sites in the Caribbean (see AGRRA surveys; Lang 2003) and so a decline has clearly taken place. The extent of decline in living tissue, however, is difficult to quantify given the paucity of previous studies at our sites. Consequently, where such data do exist, it is important to set our conclusions within the context of these older descriptions. In the mid-1970s, Zlatarski and Martínez-Estalella (1982) qualitatively described species composition at 13 of our reef sites. Site-by-site, the community composition of hard corals in the 1970s was very similar to that of 2001. However, there is one striking difference: *Acropora cervicornis* was common in both reef crests and reef fronts. In 2001 many of these sites had either dead *A. cervicornis* thickets or were covered in undifferentiated coral gravel. This observation is consistent

mar de fondo de tormenta del gran Caribe, por lo que esta variable es posiblemente una fuerza importante en estructurar la composición de las comunidades de corales duros.

Nuestros datos indican que la comunidad de corales duros en los arrecifes frontales del área de estudio es homogénea, lo que puede indicar que los factores responsables de estructurar a la comunidad están actuando por lo menos a escala subregional. Sin embargo, las comunidades de las crestas arrecifales se dividen en tres áreas (fig. 6). Dado que los patrones de las especies reflejan un gradiente espacial de abundancia, la(s) variable(s) responsable(s) de tal resultado también deberían actuar a lo largo de un gradiente. El flujo de sedimentos, en particular, podría explicar la distribución de las especies que están más involucradas en la zonación, por ejemplo *A. palmata*, que son sensibles a ese factor (Rogers 1983, Abdel-Salam 1988). Esta especie generalmente es incapaz de remover sedimentos más gruesos (250–2000 μm) y sólo es ligeramente capaz de remover sedimentos más finos (62–250 μm) (Hubbard y Pocock 1972). Con estas limitaciones de hábitat (y suponiendo una estructura comunitaria simple), el patrón de especies podría sugerir que hay un gradiente de estrés por sedimentación, siendo más bajo en el margen Cazonos y más alto a lo largo de la Isla. Tanto la Isla como Canarreos están totalmente expuestos a vientos fuertes del sur que preceden a los frentes fríos y suspenden cantidades significativas de sedimento de septiembre a abril (Rodríguez y Ballester 1991). Las plumas de sedimento que se originan en las áreas costeras del Golfo también se han observado saliendo entre los cayos de Los Canarreos y fluyendo hacia la costa sur de la Isla. De hecho, las imágenes de satélite de Acker *et al.* (2004), tomadas durante y poco después del paso del Huracán Michele a través de la mitad este del Golfo de Batabanó, sugieren que Los Canarreos y la Isla de la Juventud son más propensos al impacto de sedimentos que el margen Cazonos, dada la tendencia neta de la corriente del agua hacia el oeste (Blázquez-Echandi y Romeu 1982). Por lo tanto, el ser la zona más hacia el oeste, y tener un flujo elevado de sedimento, mediado por la frecuencia de tormentas, puede prevenir que *A. palmata* se convierta en el miembro dominante de la comunidad a lo largo de la subregión de la Isla (fig. 6).

En términos de la salud coralina, nuestros datos de mortalidad parcial antigua son consistentes con el control por especie de coral y tamaño de las colonias reportados para otros lugares (Meesters *et al.* 1996, Kramer 2003). Nuestros datos muestran que las colonias más pequeñas en las especies más comunes no presentan mortalidad antigua, indicando poblaciones sanas en crecimiento. Aunado a lo anterior, dado que en el Golfo de Batabanó la magnitud de la mortalidad parcial antigua y reciente parece ser independiente de la zona arrecifal y del área (exceptuando los resultados de *A. palmata*), cualquiera que haya sido la fuerza que causó que estas colonias murieran (o sufrieran lesiones) presumiblemente actúa a una escala subregional. La pregunta que permanece es si la mortalidad observada en una extensión

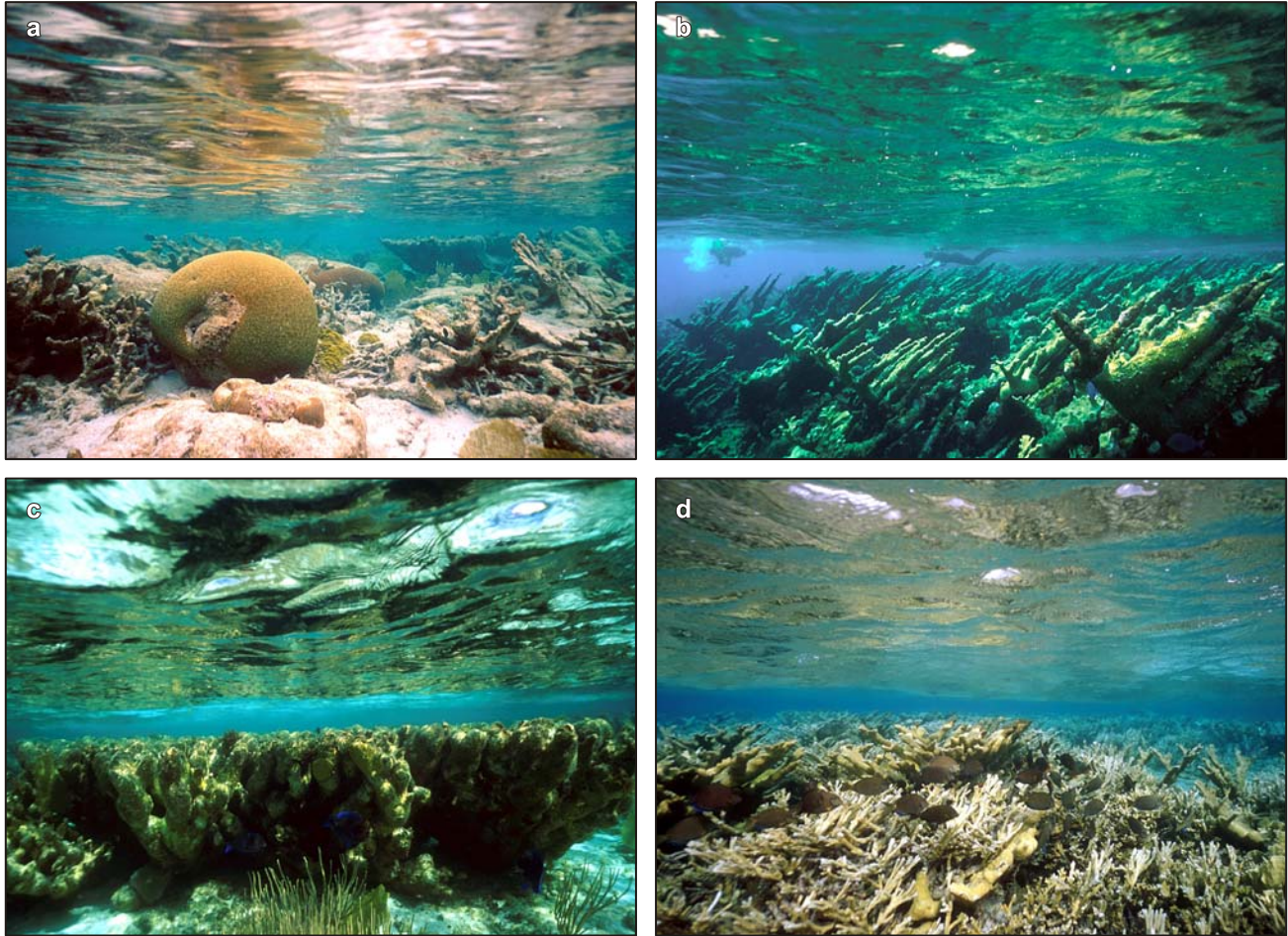


Figure 6. Variation in reef-crest zones. **(a)** The western part of the study area, towards Isla de la Juventud, has a reef-crest coral community characterized by a significant proportion of *Diploria clivosa*. **(b, c)** In the central part of the study area, Los Canarreos, reef-crest communities are dominated by dense thickets of *Acropora palmata*, which are largely “standing dead”. **(d)** In the northern part of the study area, along the Cazonos margin, *A. palmata* thickets have more live cover (largely due to re-sheeting), but at the most protected site, they form dense thickets, up to 70% cover.

Figura 6. Variación en las zonas de cresta arrecifal. **(a)** La parte oeste del área de estudio, hacia la Isla de la Juventud, tiene una comunidad coralina en la cresta arrecifal caracterizada por una proporción significativa de *Diploria clivosa*. **(b, c)** En la parte central del área de estudio, Los Canarreos, las comunidades de las cresta arrecifales están dominadas por macisos densos de *Acropora palmata*, que en su mayoría están compuestos por esqueletos en pie. **(d)** En el tercio más al norte del área de estudio, a lo largo del margen de Cazonos, los macisos de *A. palmata* tienen una mayor cobertura viva (en su mayoría por crecimiento secundario (*re-sheeting*)); sin embargo, en el sitio más protegido éstos forman macisos densos con coberturas de hasta 70%.

with the massive decline in the abundance of *A. cervicornis* reported throughout the Caribbean (Aronson and Precht 2001). In addition, Kühlmann (1971) had quantitatively described the species composition and condition at two of our reef-crest sites in 1966. In that year, 40% of the substrate at one reef-crest site (Cayo Rosario, appendix 1) was covered with live *A. palmata*. Although it is impossible to compare coverage, given that colonies in 1966 were alive at this site and that 83% of the colonies were standing dead in 2001, we can assume that a decline in *A. palmata* has occurred in 35 years, as documented for other Caribbean subregions (Aronson and Precht 2001). Personal observations over a 30-year period corroborate that these remote reefs have suffered

arrecifal remota tal como ésta ¿es un reflejo de un nivel de mortalidad natural, o indica un ecosistema impactado o enfermo?

La conclusión de nuestro análisis de conglomerados no difirió significativamente al incluir en los datos a las colonias muertas en pie, por lo tanto asumimos que la composición de especies en estos sitios no ha cambiado apreciablemente en el tiempo. La cobertura coralina en el Golfo de Batabanó es comparable a muchos otros sitios en el Caribe (ver muestreos AGRRA; Lang 2003) y por lo tanto, claramente, ha ocurrido un deterioro. La magnitud de la disminución en el tejido vivo, sin embargo, es difícil de cuantificar dada la escasez de estudios previos en nuestros sitios. Por lo tanto, en los casos

great declines in acroporid populations. Indeed, the reefs of Cayo Cantiles and Cayo Diego Pérez were healthy in May 1988 (PMA, pers. obs.). Soon afterwards, in September 1988, Hurricane Gilbert devastated virtually all reef-crest colonies of *A. palmata* along the southern margin of the Gulf of Batabano. Eleven days after its passage, almost all colonies were fragmented and fully bleached according to two marine biologists from the Fisheries Research Center at Havana (ME Ponce and R Puga, pers. comm.). Since Gilbert, these corals apparently have not recovered (S Lorenzo, Instituto de Oceanología pers. comm.; PMA, pers. obs. 2007).

The other reef-crest site on Isla de la Juventud (along Playa Larga) described by Kühlmann (1971) was comparable between years and both of these older studies (Zlatarski and Martínez-Estalella (1982) and Kühlmann (1971)) report that *A. palmata* was not a dominant member of reef-crest communities along the island, an observation that matches our data.

These descriptions and our data illustrate that remote reefs have experienced the same declines in acroporid populations and corresponding coral cover seen elsewhere in the Caribbean. Given the absence of large-scale coastal development close to the area the only potential factors that could contribute to such a decline are overfishing, disease, bleaching, and hurricane impact, or some synergistic interaction amongst these factors.

Significant variation in coral cover within the study area may provide insight into the role of these factors and potential synergies. The average coral cover in our study area was remarkably comparable to the regional average (reef crests: regional and our study area 19%; reef-fronts: regional 23% and our study area 26%; Kramer 2003). The higher coral cover at reef-crest sites than at reef-front sites is likely due to the thicker, apparently healthier stands of *A. palmata* along the Cazonas margin. Despite the presence of standing dead colonies, some of the reef crests in this area, in particular those closest to Ensenada de Cazonas, have a remarkably high live cover, comparable with *Acropora* reefs described throughout the Caribbean in the 1950s and 1960s (fig. 6). These healthy populations could indicate the following: (1) a dominance by asexual growth of a few clones genetically resilient to the pathogens affecting the Caribbean, (2) faster recovery by re-growth of surviving colonies, or (3) that the pressures affecting the rest of the subregion have not targeted these sites (or colonies) to the same extent. Given that the sites close to Ensenada de Cazonas also held the highest densities of *Diadema*, another organism hit by a region-wide pathogen in 1983 (Lessios *et al.* 1984), we favor the third less-affected scenario, although faster coral recovery perhaps related to significant, but non-excessive, amounts of naturally-sourced mangrove nutrients (*cf.* Fernández de la Llera *et al.* 1990), cannot be ruled out by favoring coral heterotrophy (Schuttenberg and Marshall 2008). Field experiments have shown decreased fecundity and fertilization success in Pacific *Acropora* spp. subjected to slight increases

en los que tales datos si existen es importante situar nuestras conclusiones dentro del contexto de las descripciones más antiguas.

A mediados de los 1970s, Zlatarski y Martínez-Estalella (1982) describieron cualitativamente la composición de especies en 13 de nuestros sitios arrecifales. En todos esos sitios la composición de la comunidad de corales duros en los 1970s era muy similar a la de 2001. Sin embargo, hay una diferencia notable: *Acropora cervicornis* era común tanto en las crestas arrecifales como en los arrecifes frontales. En 2001, muchos de estos sitios tenían macizos muertos de *A. cervicornis* o estaban cubiertos por grava coralina no diferenciada. Esta observación es consistente con la disminución masiva en la abundancia de *A. cervicornis* reportada para todo el Caribe (Aronson y Precht 2001). Adicionalmente, Kühlmann (1971) describió cuantitativamente la composición de especies y la condición en dos de nuestros sitios en crestas arrecifales en 1966. En ese año, 40% del sustrato en uno de los sitios de cresta arrecifal (Cayo Rosario, apéndice 1) estaba cubierto con *A. palmata* viva. Aunque es imposible comparar la cobertura, dado que las colonias en 1966 estaban vivas en este sitio y que 83% de las colonias estaban en muertas en pie en 2001, podemos suponer que en los últimos 35 años ha ocurrido una disminución de *A. palmata*, como se ha documentado para otras subregiones del Caribe (Aronson y Precht 2001). Observaciones personales en un periodo de 30 años corroboran que estos arrecifes remotos han sufrido una importante disminución en las poblaciones de acropóridos. De hecho, los arrecifes de Cayo Cantiles y Cayo Diego Pérez estaban sanos en Mayo de 1988 (PMA obs. Pers.). Poco después, en septiembre de 1988, el Huracán Gilberto devastó virtualmente a todas las colonias de *A. palmata* en la cresta arrecifal a lo largo del borde sureste del Golfo de Batabanó. Once días después del paso del huracán, casi todas las colonias estaban fragmentadas y completamente blanqueadas, según dos biólogos marinos del Centro de Investigaciones Pesqueras de La Habana (ME Ponce y R Puga, com. pers.). Desde Gilberto, estos corales aparentemente no se han recuperado (S Lorenzo, Instituto de Oceanología, com. pers., PMA, obs. pers. 2007).

El otro sitio en la cresta arrecifal en la Isla (a lo largo de Playa Larga) descrito por Kühlmann (1971) es comparable entre los años, y ambos estudios antiguos (Zlatarski y Martínez-Estalella (1982) y Kühlmann (1971)) reportan que *A. palmata* no era un miembro dominante en las comunidades de cresta arrecifal a lo largo de Isla de Juventud; una observación que coincide con nuestros datos.

Estas descripciones y nuestros datos ilustran que los arrecifes remotos han experimentado las mismas disminuciones en las poblaciones de acropóridos y la correspondiente cobertura coralina registrada en otros lugares del Caribe. Considerando la ausencia de grandes desarrollos costeros cerca del área, los únicos factores potenciales que podrían contribuir a dicho deterioro son la sobrepesca, las

in nitrogen concentrations in the water column (Ward and Harrison 2000, Harrison and Ward 2001).

An explanation of why reefs in this area may be less affected by diseases and retain a high coral cover and *Diadema* density may be related to their sheltered position and protection from the frequent hurricane impacts that western Cuba generally suffers (Lugo 2000). Indeed, Lewis and Hsu (1992) show a clear trend of eastward increase in tropical storm frequency across the Gulf of Batabano (approximately from 58 to 40 storms between 1886 and 1988, respectively, from the western to the eastern parts of the study area). Additionally, coral reefs from the eastern-shelf border and Ensenada de Cazonos are more sheltered against trade winds, cold fronts, and strong south winds, given the geographical and geomorphologic settings of the Gulf of Cazonos, which restrict wind fetch in varying degree, but mostly towards the latter area.

Of the other pressures, absence of overfishing is unlikely, given that a fishing cooperative operated nearby on the adjacent mainland. Indeed, overfishing of herbivorous fish may be partially responsible for the anomalous abundance of *Diadema* on these reefs (Hay 1984). Lack of bleaching also seems unlikely given the prevalence of very shallow substrates where water temperature is likely to be enhanced, not suppressed. Absence or reduction of physical damage during hurricanes, however, would clearly circumvent a synergy between overfishing, hurricane destruction, and recruitment failure (attributable to either disease or macroalgal blooms), which has been widely reported on other degraded reefs (e.g., Hughes 1994, Aronson and Precht 2001). Alternatively, reduced hurricane impact may be responsible for the maintenance of a high diademid population, which has elsewhere been shown to facilitate coral recruitment (Edmunds and Carpenter 2001, Mumby *et al.* 2007).

Hurricane impact is responsible for structuring shallow-reef communities and has likely played a positive role in maintaining their healthy condition (Highsmith 1982, Blanchon *et al.* 1997). More recently, however, this role may have become more negative, and decline induced by overfishing and disease has been perpetuated by physical coral destruction and habitat flattening and an ensuing recruitment bottleneck (Mumby and Steneck 2008, Álvarez-Filip *et al.* 2009, Mumby 2009). Areas protected from hurricane impact, like those reported from southwest Cuba, may have either escaped this decline or recovered more quickly from it. Either way, this implies that the condition of remote Caribbean reefs outside the major hurricane belt should be significantly better than those affected by it.

ACKNOWLEDGEMENTS

We sincerely acknowledge the sponsorship from the National Geographic Society's Committee on Research and Exploration, and from the Ocean Research and Education

enfermedades, el blanqueamiento y el impacto de huracanes, o una interacción sinérgica entre estos factores.

La variación significativa en la cobertura coralina dentro del área de estudio puede proporcionar una visión del papel de estos factores y de las sinergias potenciales. La cobertura de coral promedio en nuestra área de estudio fue notablemente comparable al promedio regional (crestas arrecifales: regional y en nuestra área de estudio 19%; arrecifes frontales: regional 23% y en nuestra área de estudio 26%; Kramer 2003). El que la cobertura coralina fuera más alta en los sitios de cresta que en los frontales es posiblemente debido a la presencia de macizos de *A. palmata* más tupidos y aparentemente sanos en el margen Cazonos. A pesar de la presencia de colonias muertas en pie, algunas de las crestas en esta área, en particular aquellas cercanas a la Ensenada de Cazonos, tienen una cobertura viva notablemente alta, comparable con la de los arrecifes de *Acropora* descritos a lo largo del Caribe en los 1950s y 1960s (fig. 6). Estas poblaciones sanas podrían indicar: (1) una dominancia por crecimiento asexual de algunos clones genéticamente resistentes a los patógenos que afectan el Caribe, (2) una recuperación por recubrimiento de colonias sobrevivientes ó (3) que las presiones que afectan al resto de las subregiones no han llegado a estos sitios (o colonias) en la misma medida. Dado que los sitios cercanos a la Ensenada de Cazonos también presentaron las densidades más altas de *Diadema*, otro organismo afectado por un patógeno de distribución regional en 1983 (Lessios *et al.* 1984), nosotros estamos a favor del tercer escenario "menos afectación", aunque una recuperación de corales más rápida, posiblemente relacionada con un aporte de nutrientes, significativo pero no excesivo, provenientes de manglar de forma natural (*cf.* Fernández de la Llera *et al.* 1990), no puede ser descartada al favorecer la heterotrofia del coral (Schuttenberg y Marshall 2008). Experimentos de campo han demostrado una disminución en la fecundidad y en el éxito en la fertilización en especies de *Acropora* en el Pacífico sujetas a ligeros aumentos en concentraciones de nitrógeno en la columna de agua (Ward y Harrison 2000, Harrison y Ward 2001).

Una explicación sobre por qué los arrecifes de esta área puedan estar menos afectados por enfermedades y mantener una alta cobertura de coral y mayor densidad de *Diadema* podría relacionarse con su ubicación, protegida del impacto de huracanes que afectan frecuentemente el oeste de Cuba (Lugo 2000). De hecho, Lewis y Hsu (1992) demostraron una clara tendencia hacia un aumento en la frecuencia de tormentas tropicales hacia el este a través del Golfo de Batabanó (aproximadamente de 58 a 40 tormentas entre los años 1886 y 1988 respectivamente, de las porciones oeste y este del área de estudio). Adicionalmente, los arrecifes en el borde de la plataforma del este y la Ensenada de Cazonos están más protegidos de los vientos alisios, los frentes fríos y los fuertes vientos del sur, dada la ubicación geográfica y la geomorfología del Golfo de Cazonos, la cual restringe el alcance del viento en un grado variable, pero principalmente hacia esta área.

Foundation. We also appreciate the effort and support of the crew of the boat *Boca del Toro* (Abel, Alexis, Eric, Macho, and Ramón) that enabled the expedition to be completed with great success. We thank G Jordán-Garza for valuable suggestions on disease incidence and R Rodríguez-Martínez for editing and the translation.

REFERENCES

- Abdel-Salam H, Porter JW, Hatcher BG. 1988. Physiological effects of sediment rejection on photosynthesis and respiration in three Caribbean reef corals. In: Choat JH, Barnes D, Borowitzka MA, Coll JC, Davies PJ, Flood P, Hatcher BG, Hopley D (eds.), Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., Townsville (Australia), Vol. 2, pp. 285–292.
- Acker JG, Vasilkov A, Nadeau D, Kuring N. 2004. Use of SeaWiFS ocean color data to estimate neritic sediment mass transport from carbonate platforms for two hurricane-forced events. *Coral Reefs* 23: 39–47.
- Alcolado PM, Claro-Madruga R, Martínez-Daranas B, Menéndez-Macia G, García-Parrado P, Cantelar K, Hernández M, del Valle R. 2001. Evaluación ecológica de los arrecifes coralinos del oeste de Cayo Largo del Sur, Cuba: 1998–1999. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 30: 109–132.
- Álvarez-Filip L, Dulvy NK, Gill JA, Côté IM, Watkinson AR. 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: Region-wide declines in architectural complexity. *Proc. R. Soc. B*, doi:10.1098/rspb.2009.0339.
- Aronson RB, Precht WF. 2001. White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia* 460: 25–38.
- Blanchon P, Jones B, Kalbfleisch W. 1997. Anatomy of a fringing reef around Grand Cayman: Storm rubble, not coral framework. *J. Sediment. Res.* 67: 1–16.
- Blázquez-Echandi L, Romeu E. 1982. Contribución al estudio de la circulación general del Golfo de Batabano, Zona B. *Rep. Invest. Inst. Oceanol. Acad. Cienc. Cuba* 1: 1–33.
- Clarke KR. 1993. Nonparametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18: 117–143.
- Clarke KR, Gorley RN. 2001. *PRIMER v.5: User manual/tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, UK, 91 pp.
- Claro R, Baisre JA, Lindeman KC, García-Arteaga JP. 2001. Cuban fisheries: Historical trends and current status. In: Claro R, Lindeman KC, Parenti LR (eds.), *Ecology of Marine Fishes of Cuba*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 194–219.
- Duarte-Bello PP. 1949. Contribución al estudio de los madrepóridos de las costas de Cuba. B.Sc. dissertation, Universidad de La Habana, 159 pp.
- Edmunds PJ, Bruno JF. 1996. The importance of sampling scale in ecology: Kilometer wide variation in coral reef communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 143: 165–171.
- Edmunds PJ, Carpenter RC. 2001. Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 5067–5071.
- Fernández de la Llera M, Hidalgo-González RM, López-García D, García-Ramil I, Penié-Rodríguez I. 1990. Caracterización hidroquímica de la Fosa de Jagua y de la Zona Económica Exclusiva al sur de Cuba. Final report, Instituto de Oceanología, Academia de Ciencias de Cuba, 59 pp.
- Gardner TA, Cote IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR. 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science* 301: 958–960.
- De las otras presiones, la ausencia de sobrepesca es poco probable, dado que una cooperativa pesquera opera cerca en la zona costera adyacente. De hecho, la sobrepesca de peces herbívoros podría ser parcialmente responsable de la abundancia anómala de *Diadema* en estos arrecifes (Hay 1984). La ausencia de blanqueamiento también parece poco probable dada la presencia de sustratos muy someros en donde la temperatura del agua muy posiblemente aumenta, en lugar de disminuir. La ausencia o reducción de daños físicos durante huracanes, sin embargo, podría claramente haber evitado una sinergia entre la sobrepesca, la destrucción por huracanes y el fracaso en el reclutamiento (atribuible a enfermedades o florecimiento de macroalgas) que ha sido ampliamente reportada en otros arrecifes degradados (por ejemplo, Hughes 1994, Aronson y Precht 2001). Alternativamente, el impacto reducido de huracanes puede ser responsable de mantener una alta población de *Diadema*, que en otros sitios se ha demostrado que facilita el reclutamiento de coral (Edmunds y Carpenter 2001, Mumby *et al.* 2007).
- El impacto de huracanes es responsable de estructurar a las comunidades arrecifales someras y muy posiblemente ha jugado un papel positivo en mantener su condición saludable (Highsmith 1982, Blanchon *et al.* 1997). Recientemente, sin embargo, este papel se podría haber vuelto algo más negativo y la disminución inducida por la sobrepesca y las enfermedades pudo haber sido perpetuada por la destrucción física de corales, por el aplanamiento del hábitat y por consiguientes un cuello de botella en el reclutamiento (Mumby y Steneck 2008, Álvarez-Filip *et al.* 2009, Mumby 2009). Las áreas protegidas del impacto de huracanes, como las reportadas para el suroeste de Cuba, pueden haber escapado a esta disminución o haberse recuperado más rápido de ella. De cualquier forma, esto implica que la condición de arrecifes remotos en el Caribe localizados fuera del cinturón de huracanes mayores debería ser significativamente mejor que la de los que son afectados por éstos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos profundamente el patrocinio del Comité de Investigación y Exploración de National Geographic Society y de la Fundación Ocean Research and Education. También apreciamos el gran esfuerzo y apoyo de la tripulación del barco *Boca del Toro* (Abel, Alexis, Eric, Macho y Ramón) que permitió que la expedición se completara exitosamente. Agradecemos a G Jordán-Garza por sus valiosas sugerencias sobre la prevalencia de enfermedades y a R Rodríguez-Martínez por la edición y traducción.

Geister J. 1977. The influence of wave exposure on the ecological zonation of Caribbean coral reefs. In: Taylor DL (ed.), Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp. Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami, Florida, pp. 23–29.

Ginsburg RN, Glynn PW. 1994. Summary of the colloquium and forum on global aspects of coral reefs. In: Ginsburg RN (ed.),

- Proc. of the Colloquium on Global Aspects of Coral Reefs: Health, Hazards and History, 1993. Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami, Florida, pp. 1–8.
- Goreau TF. 1959. The ecology of Jamaican reefs. I. Species composition and zonation. *Ecology* 40: 67–90.
- Harrison PL, Ward S. 2001. Elevated levels of nitrogen and phosphorus reduce fertilization success of gametes from scleractinian reef corals. *Mar. Biol.* 139: 1057–1068.
- Hay ME. 1984. Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: Are previous results typical? *Ecology* 65: 446–454.
- Highsmith RC. 1982. Reproduction by fragmentation in corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7: 207–226.
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, Gomez E, Harvell DC, Sale P, Edwards AJ, Caldeira K, Knowlton N, Eakin CM, Iglesias-Prieto R, Muthiga N, Bradbury RH, Dubi A, Hatziolos M. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318: 1737–1742.
- Hubbard J, Pocock, Y. 1972. Sediment rejection by recent scleractinian corals: A key to paleo-environmental reconstruction. *Geol. Rundsch.* 61: 598–626.
- Hughes TP. 1994. Catastrophes, phase shifts and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265: 1547–1551.
- Hulbert SH. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54: 187–211.
- Inon AS, Pavlidis YA, Avello-Suarez O. 1977. *Geology of the Cuban Shelf* (in Russian). Nauka, Moscow, 215 pp.
- Jackson JBC. 2008. Ecological extinction and evolution in the brave new ocean. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105 (Suppl. 1): 11458–11465.
- Jackson JBC, Kirby MX, Berber WH, Bjorndal KA, Botsford LW, *et al.* 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293: 629–38.
- Karlson RH. 1999. *Dynamics of Coral Communities*. Kluwer Academic, Boston, pp. 140–164.
- Kramer PA. 2003. Synthesis of coral reef health indicators for the western Atlantic: Results of the AGRRA program (1997–2000). In: Lang JC (ed.), *Status of Coral Reefs in the Western Atlantic: Results of the Initial Surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program*. *Atoll Res. Bull.* 496: 1–57.
- Kramer PR, Lang JC. 2003. Appendix One. The Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) protocols: Former version 2.2. In: Lang JC (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: 611–624.
- Kühlmann DHH. 1971. The coral reefs of Cuba. II. On the ecology of the bank reefs and their corals (in German). *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 56: 145–199.
- Lang JC (ed.). 2003. *Status of Coral Reefs in the Western Atlantic: Results of Initial Surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program*. *Atoll Res. Bull.* 496, 630 pp.
- Lessios HA, Robertson DR, Cubitt JD. 1984. Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science* 226: 335–337.
- Lewis JB. 1960. The coral reef community of Barbados. *Can. J. Zool.* 38: 1133–1145.
- Lewis JK, Hsu SA. 1992. Mesoscale air-sea interactions related to tropical and extra tropical storms in the Gulf of Mexico. *J. Geophys. Res.* 97(C2): 2215–2228.
- Liddell WD, Ohlhorst SL. 1987. Patterns of reef community structure, north Jamaica. *Bull. Mar. Sci.* 40: 311–329.
- Lugo AE. 2000. Effects and outcomes of Caribbean hurricanes in a climate change scenario. *Sci. Total Environ.* 262: 243–251 (<http://www.usgcrp.gov/usgcrp/Library/nationalassessment/forests/forests4.pdf>).
- Meesters EH, Wesseling I, Bak RPM. 1996. Partial mortality in three species of reef-building corals and the relation with colony morphology. *Bull. Mar. Sci.* 58: 838–852.
- Mumby PJ. 2009. Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs* (2009). 28:761–773.
- Mumby PJ, Steneck RS. 2008. Coral reef management and conservation in light of rapidly-evolving ecological paradigms. *Trends Ecol. Evol.* 23: 555–563
- Mumby PJ, Hastings A, Edwards HJ. 2007. Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature* 450: 98–101.
- Pandolfi JM, Jackson JBC, Baron N, Bradbury RH, Guzman HM, Hughes TP, Kappel CV, Micheli F, Odgen JC, Possingham HP, Sala E. 2005. Are US coral reefs on the slippery slope to slime? *Science* 307: 1725–1726.
- Rodríguez M, Ballester M. 1991. Cronología de los sures que han afectado a la mitad occidental de Cuba (provincias de Pinar del Río, La Habana, Matanzas e Isla de la Juventud) desde la temporada invernal de 1916–1917 hasta la temporada 1990–1991. Reporte de Investigación, INSMET, ACC, 10 pp.
- Rogers CS. 1983. Sublethal and lethal effects of sediments applied to common Caribbean reef corals in the field. *Mar. Pollut. Bull.* 14: 378–382.
- Schuttenberg H, Marshall P. 2008. Managing for mass coral bleaching: Strategies for supporting socio-ecological resilience. In: Wilkinson C, Souter D (eds.), *Status of Caribbean Coral Reefs after Bleaching and Hurricanes in 2005*. Global Coral Reef Monitoring Network and Rainforest Research Centre, Townsville, pp. 115–127.
- StatSoft Inc. 2002. STATISTICA Base Version 6.0. [Http://www.statsoft.com/](http://www.statsoft.com/).
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1981. *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. 2nd ed. WH Freeman, New York, 859 pp.
- Ward S, Harrison P. 2000. Changes in gametogenesis and fecundity of acroporid corals that were exposed to elevated nitrogen and phosphorus during the ENCORE experiment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 246:179–221.
- Zar JH. 1996. *Biostatistical Analysis*, 3rd ed. Prentice Hall, New Jersey, 662 pp.
- Zlatarski VN, Martínez-Estalella N. 1982. *Les Scléactiniaires de Cuba*. Éditions de l'Académie Bulgare des Sciences, Sofia, Bulgaria, 453 pp.

*Received December, 2009;
accepted April, 2010.*

Appendix 1. Geographical location of sampling sites.

Apéndice 1. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo.

Location	Site	Lat. (°N)	Long. (°W)	Location	Site	Lat. (°N)	Long. (°W)	
Isla de la Juventud				Gulf of Cazones margin				
Punta Francés	Site 1			North of Cayo Dios	Site 1			
	Reef crest	21.6179	83.1945		Reef crest	21.8047	81.1976	
	Fore reef	21.6141	83.1960	Fore reef	21.7384	81.0962		
	Site 2			Médanos Vizcaínos	Site 1			
	Reef crest	21.5915	83.1734		Reef crest	21.7849	81.1810	
	Fore reef	21.5971	83.1734	Fore reef	21.7966	81.1720		
Playa Larga	Site 1			Site 2				
	Reef crest	21.4511	82.7828	Reef crest	21.8333	81.2472		
	Fore reef	21.4486	82.7786	Fore reef	21.8087	81.1950		
	Site 2			Site 3				
	Reef crest	21.4550	82.7690	Reef crest	21.8479	81.2856		
	Fore reef	21.4519	82.7687	Fore reef	21.8379	81.2496		
	Site 3			Site 4				
	Reef crest	21.4814	82.7029	Fore reef	21.8536	81.2844		
	Fore reef	21.4773	82.7028	Cayo Blanco	Site 1			
	Site 4				Fore reef	21.8625	81.3300	
	Reef crest	21.4835	82.6965		Site 2			
	Los Canarreos	Cayo Matías	Site 1		Fore reef	21.8625	81.3242	
Reef crest			21.5435	82.4493	Site 3			
Fore reef		21.5415	82.4437	Fore reef	21.8851	81.3970		
Site 2				Cayo Sigua	Site 1			
Reef crest		21.5443	82.4308		Reef crest	21.8910	81.4175	
Fore crest		21.5388	82.4217	Site 2				
Cayo Hicacos	Site 1			Reef crest	21.9023	81.4258		
	Reef crest	21.5364	82.3713	Fore reef	21.9043	81.4167		
Cayo Campos	Fore reef	21.5260	82.3746	Site 3				
	Site 1			Reef crest	21.9124	81.4304		
Cayo Cantiles	Reef crest	21.5518	82.3382	Fore reef	21.9163	81.4284		
	Fore reef	21.5488	82.3302	Cayo Diego Pérez	Site 1			
	Site 2				Reef crest	22.0216	81.5159	
	Reef crest	21.5628	82.3172		Fore reef	22.0209	81.5104	
	Fore reef	21.5628	82.3172		Site 2			
	Site 3				Reef crest	22.0361	81.5146	
	Reef crest	21.5608	82.3041		Fore reef	22.0360	81.5066	
	Fore reef	21.5592	82.3137	Site 3				
	Cayo Cantiles	Reef crest	21.5486	82.2928	Reef crest	21.9605	81.4669	
		Fore reef	21.5486	82.2928	Fore reef	21.9635	81.4625	
	Cayo Rosario	Site 1			Site 4			
		Reef crest	21.5864	81.9573	Reef crest	21.9695	81.4795	
Cayo Rico	Fore reef	21.5708	81.9675	Site 5				
	Site 2			Fore reef	21.9879	81.4756		
Cayo Rosario	Reef crest	21.5155	82.0989	Site 6				
	Fore reef	21.5155	82.0989	Fore reef	22.0857	81.5702		
Cayo Rico	Site 1			Cayo Pinos	Site 1			
	Reef crest	21.5958	81.9272		Fore reef	22.1015	81.5467	
Cayo Ballenatos	Fore reef	21.5734	81.6735	Ensenada de Cazones	Site 1			
	Site 1				Reef crest	22.0989	81.5193	
Reef crest	21.5809	81.6358	Fore reef		22.0959	81.5176		
Fore reef	21.5692	81.6371	Site 2					
Cayos Hijos de los Ballenatos	Site 1				Fore reef	22.1540	81.4777	
	Reef crest	21.5857	81.5859		Site 3			
Cayo Largo	Fore reef	21.5798	81.5886	Fore reef	22.1163	81.4967		
	Site 1			Site 4				
Fore reef	21.6119	81.2978	Fore reef	22.1588	81.5132			

Appendix 2. Average number of colonies per 10-m transect (\pm SD) of the 38 hard coral species found in the Gulf of Batabano, separated into reef-crest and reef-front communities. We did not include standing dead colonies in these calculations.

Apéndice 2. Número promedio de colonias por transecto de 10 m (\pm DE) en las 38 especies de coral duro encontradas en el Golfo de Batabanó, separadas en comunidades de cresta arrecifal y de arrecife frontal. En estos cálculos no se incluyeron a las colonias muertas en pie.

Species	Reef-crest sites ($n = 38$)	Reef-front sites ($n = 30$)
Hydrozoa		
<i>Millepora alcicornis</i>	0.044 \pm 0.12	0.064 \pm 0.13
<i>Millepora complanata</i>	1.24 \pm 1.15	0.021 \pm 0.09
Scleractinia		
<i>Acropora cervicornis</i>	0.011 \pm 0.06	0.135 \pm 0.23
<i>Acropora palmata</i>	2.90 \pm 2.83	0.041 \pm 0.11
<i>Agaricia agariacites</i>	0.055 \pm 0.14	1.40 \pm 0.69
<i>Agaricia humilis</i>	0	0.017 \pm 0.064
<i>Agaricia lamarcki</i>	0	0.044 \pm 0.10
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.005 \pm 0.03	0
<i>Agaricia undata</i>	0	0.009 \pm 0.05
<i>Colpophyllia natans</i>	0.005 \pm 0.03	0.18 \pm 0.18
<i>Dendrogyra cylindrus</i>	0	0.013 \pm 0.045
<i>Dichocoenia stokesii</i>	0	0.052 \pm 0.096
<i>Diploria clivosa</i>	0.39 \pm 0.55	0.069 \pm 0.23
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.005 \pm 0.03	0.27 \pm 0.28
<i>Diploria strigosa</i>	0.40 \pm 0.68	0.432 \pm 0.63
<i>Eusmilia fastigiata</i>	0	0.074 \pm 0.13
<i>Isophyllastrea rigida</i>	0.022 \pm 0.09	0.017 \pm 0.064
<i>Isophyllia sinuosa</i>	0	0.004 \pm 0.03
<i>Helioseris cucullata</i>	0	0.027 \pm 0.09
<i>Madracis decactis</i>	0	0.088 \pm 0.13
<i>Madracis mirabilis</i>	0	0.047 \pm 0.09
<i>Manicina areolata</i>	0	0.009 \pm 0.04
<i>Meandrina meandrites</i>	0	0.119 \pm 0.16
<i>Montastraea annularis</i>	0.31 \pm 0.46	1.58 \pm 1.29
<i>Montastraea cavernosa</i>	0.017 \pm 0.05	1.02 \pm 0.71
<i>Montastraea faveolata</i>	0.12 \pm 0.20	1.26 \pm 1.06
<i>Montastraea franksi</i>	0.083 \pm 0.17	1.05 \pm 1.02
<i>Mussa angulosa</i>	0	0.021 \pm 0.06
<i>Mycetophyllia aliciae</i>	0	0.017 \pm 0.07
<i>Mycetophyllia danaana</i>	0	0.034 \pm 0.09
<i>Mycetophyllia ferox</i>	0	0.004 \pm 0.027
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	0	0.068 \pm 0.15
<i>Porites astreoides</i>	1.03 \pm 0.93	1.15 \pm 0.79
<i>Porites porites</i>	0.404 \pm 0.54	0.78 \pm 0.56
<i>Scolymia lacera</i>	0	0.004 \pm 0.027
<i>Siderastrea siderea</i>	0.17 \pm 0.28	2.26 \pm 1.08
<i>Solenastrea bournoni</i>	0	0.004 \pm 0.03
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	0	0.36 \pm 0.32