

Composición específica y abundancia de macroalgas y angiospermas marinas en tres arrecifes coralinos de la plataforma Sudoccidental de Cuba (1987)

Specific composition and abundance of macroalgae and marine angiosperms in three coral reefs from the Southwest Cuban shelf (1987)

Beatriz Martínez-Daranas¹, Macario Esquivel², Pedro M. Alcolado² y Clara Jiménez²

¹ Centro de Investigaciones Marinas (UH-MES), Calle 16 No. 114, Playa, La Habana, 11300. Cuba

² Instituto de Oceanología (CITMA). Ave 1ª, No. 18406, Reparto Flores, Playa, La Habana, 11600. Cuba

e-mail: beatriz@cim.uh.cu

Martínez-Daranas B., M. Esquivel, P. M. Alcolado & C. Jiménez. 2016. Composición específica y abundancia de macroalgas y angiospermas marinas en tres arrecifes coralinos de la plataforma Sudoccidental de Cuba (1987). *Hidrobiológica* 26 (2): 323-337.

RESUMEN

Antecedentes. Pocas investigaciones emplean la biomasa de macroalgas como indicador de su abundancia en arrecifes coralinos, donde éstas juegan un papel fundamental. **Objetivos.** Explorar las diferencias espaciales y temporales en las comunidades de macroalgas y angiospermas en tres arrecifes coralinos de la costa sur de Cuba. **Métodos.** Se analizaron las diferencias en abundancia, riqueza y composición específica de macroalgas y angiospermas en cuatro zonas, a distintas profundidades y dos épocas climáticas en tres arrecifes coralinos durante 1987. Se empleó la frecuencia de aparición, la biomasa seca por especie y la biomasa seca total como indicadores de la abundancia y se realizaron análisis multivariados y univariados. Se examinaron las relaciones entre estas variables con algunas características ambientales de los sitios (profundidad, tipo de sustrato, hidrodinamismo, relieve del fondo). **Resultados.** Se registraron 67 especies de macroalgas y 3 angiospermas marinas. Hubo diferencias en la composición específica y biomasa total entre los sitios y las zonas, con una disminución en el número de especies al aumentar la profundidad, pero no entre las épocas climáticas. En las lagunas, los valores más altos de biomasa y frecuencia de aparición fueron para *Thalassia testudinum* y las macroalgas *Halimeda incrassata* y *H. simulans*. En la zona frontal, las especies más importantes por su biomasa y frecuencia fueron *Halimeda scabra* y *Dictyota ciliolata*. En Juan García los valores de biomasa total y número de especies fueron más altos, probablemente por el sustrato mixto y el aporte de nutrientes. Cantiles, con aguas oceánicas más pobres, tuvo la menor biomasa de macroalgas. En Diego Pérez, el número de especies fue menor, posiblemente por ser una zona más resguardada. **Conclusiones.** Las características del hábitat y la disminución de la luz con el aumento de la profundidad parecen ser factores determinantes en la distribución de las especies de macroalgas en los arrecifes.

Palabras clave: Arrecifes coralinos, biomasa, composición específica, Cuba, macroalgas, pastos marinos.

ABSTRACT

Background. Few investigations use macroalgae's biomass as an indicator of their abundance on coral reefs, where they play an important role. **Goals.** To explore the spatial and temporal differences in the macroalgae communities in three coral reefs located along the southern coast of Cuba. **Methods.** Differences in abundance, species number, and specific composition of macroalgae were analyzed in four zones (reef lagoon and fore reef at 5, 10, and 15 m depth) in three coral reefs, in two climatic periods (dry and rainy) in 1987. The frequency of appearance, the dry biomass by species, and the dry total biomass were used as abundance indicators. Multivariate and univariate analysis were used. Relationships among these variables and some environmental characteristics (depth, substratum type, hydrodynamics, and bottom relief) of sites were examined. **Results.** 67 macroalgae species and three marine angiospermae were reported. Differences in specific composition and biomass were found among sites and zones, but not between the climatic periods, with a decrease in species number when depth increases. At reef lagoons, higher biomass and frequency were found for the marine seagrass *Thalassia testudinum* and macroalgae *Halimeda incrassata* and *H. simulans*. At fore reefs, the most important species in terms of their biomass and frequency were *Halimeda scabra* and *Dictyota ciliolata*. Juan García reef had the highest values of total biomass and species number, probably due to the mixed substrata and the contribution of nutrients. Cantiles reef, with poorer oceanic waters, had lower total biomass. In Diego Pérez reef, the species number was lower, apparently because this location is more protected. **Conclusions.** The habitat characteristics and the decrease in light as depth increases seem to be determining factors in the distribution of the macroalgae species.

Key words: Biomass, coral reefs, Cuba, macroalgae, seagrasses, specific composition.

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral y los pastos marinos se encuentran entre los ecosistemas marinos tropicales amenazados a escala global por diversos factores de origen antrópico y natural, de los cuales las acciones humanas en la zona costera y el cambio climático son las principales causas de su degradación (Hoegh-Guldberg, *et al.*, 2008; Wilkinson & Souther, 2008). Esta degradación se ha visto reflejada en la disminución de la diversidad o los cambios en la estructura de algunos grupos zoológicos en estos ecosistemas a lo largo del tiempo, con implicaciones negativas para los arrecifes coralinos. Ejemplo de ello son las investigaciones que se han realizado en Cuba, dedicadas al estudio de los corales pétreos (Hernández-Fernández *et al.*, 2008; Alcolado, *et al.*, 2010; Caballero & Alcolado, 2011), octocorales (Hernández-Muñoz *et al.*, 2008), esponjas (Alcolado, 1990b, 1999, 2007; Alcolado & Herrera-Moreno, 1987) y peces (González-Sansón *et al.*, 2009).

El macrofitobentos (macroalgas y angiospermas marinas) tiene varias funciones de suma importancia para el funcionamiento de los ecosistemas neríticos, tales como: la productividad primaria, el reciclaje de nutrientes en el agua y los sedimentos (los cuales retienen carbono), que aportan material biogénico, proporcionan un hábitat que funciona como refugio o zonas de cría para muchas especies y contribuyen a la acreción de los arrecifes coralinos, entre otras funciones (Wanders, 1976; Littler & Littler, 1988; Suárez, 1989; Graham & Wilcox, 2000; Larkum *et al.*, 2006).

Los principales factores físico-químicos que suelen incidir en el desarrollo de las macroalgas y angiospermas marinas son la luz, la temperatura, los nutrientes y la presencia de un sustrato adecuado (Lüning, 1990; Graham & Wilcox, 2000; Larkum, *et al.*, 2006). Estos factores están relacionados, a escala local, con las características geomorfológicas, la profundidad, la dinámica y la calidad de las aguas (Graham & Wilcox, 2000).

La abundancia y el tipo de macroalgas predominantes en los ecosistemas marino-costeros tropicales, cuando no existe otro factor que sea limitante, suele encontrarse modulada por dos vías diferentes y antagónicas de regulación del sistema (regulación "bottom-up" y "top-down") (Cardoso *et al.*, 2004; Bellwood *et al.*, 2006; Littler & Littler, 2006; Littler *et al.*, 2006; Collado-Vides *et al.*, 2007), así como por disturbios que controlan su desarrollo. Durante cierto tiempo se ha suscitado una controversia sobre cuál de estos dos controles son los determinantes para la conservación de los arrecifes coralinos (Hughes *et al.*, 1999; Lapointe, 1999). Algunos autores mantienen la propuesta de un modelo de dominancia relativa que es aplicable tanto para los arrecifes coralinos como para los pastos marinos (Littler & Littler, 2005a, b), en el cual los bajos niveles de herbivoría, relacionados con niveles más altos de nutrientes, favorecen el desarrollo excesivo de las macroalgas oportunistas (foliosas, filamentosas y carnosas) que causan el deterioro del ecosistema, principalmente en la competencia por el espacio y la luz con los organismos dominantes, como los corales, en los arrecifes y las angiospermas marinas, en los pastos marinos. Otro problema que pudo haber facilitado una explosión de macroalgas en los arrecifes coralinos del Caribe fue la mortandad masiva del erizo herbívoro *Diadema antillarum* (Phillipi, 1845) en la década de 1980 (Hughes *et al.*, 1987).

La mayor parte de los trabajos encontrados sobre las macroalgas en los arrecifes coralinos estiman la abundancia de las especies (o morfotipos) en cuadrados o transectos, visualmente o con un soft-

ware mediante fotografía o video (Littler & Littler, 1985; Valdivia & de la Guardia, 2004; Kraufvelin *et al.*, 2010; Caballero & Alcolado, 2011). Ha sido menos frecuente el estudio de la composición por especies de las macroalgas como indicadores de la condición de los arrecifes coralinos, dadas las dificultades que entraña la cuantificación y la identificación *in situ* de las especies. Pocos estudios utilizan la biomasa de las algas como forma de evaluar su abundancia (Martínez-Daranas *et al.*, 1996; Zúñiga-Ríos *et al.*, 2012). La determinación de las especies presentes por medio de la recolecta de todo el material del fondo puede dar una mayor información acerca de la estructura de las comunidades de macroalgas que la cobertura, ya que se puede lograr la separación e identificación en el laboratorio de todos los especímenes que sean recolectados.

Generalmente no se cuenta con datos de la abundancia de macroalgas en los arrecifes de coral en épocas anteriores, para poder realizar comparaciones con la situación actual. Debido a esta situación, se propuso como objetivo del presente trabajo, explorar las diferencias entre la abundancia y la composición específica de las macroalgas en tres arrecifes coralinos de la costa sur de Cuba durante dos épocas climáticas de recolecta (lluvias y secas). Para ello se utilizaron datos no publicados de la biomasa seca por especie y biomasa total de macroalgas de la década de 1980. Además, se analizó la influencia de algunas características de los sitios (época climática, profundidad, tipo de sustrato, hidrodinamismo, relieve del fondo). Los datos de este trabajo brindaron información que en un futuro permitirá realizar comparaciones entre las macroalgas de estos arrecifes en la actualidad y los resultados anteriores, ante los posibles cambios de origen antrópico o natural.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. Los tres sitios de estudio están ubicados en los cayos Juan García, Cantiles y Diego Pérez (Fig. 1) en el borde de la plataforma insular cubana, al sur del golfo de Batabanó (zona suroccidental de Cuba). Los tres se encuentran alejados de áreas con desarrollo costero, pero muestran algunas diferencias en sus características topográficas, influencia terrígena y resguardo de los vientos procedentes del Este y del Sur.

En cada sitio se consideraron cuatro zonas: L (laguna del arrecife entre 2 y 4 m de profundidad), 5 (terrazza rocosa del arrecife frontal a 5 m de profundidad), 10 (arrecife frontal a 10 m de profundidad), 15 (arrecife frontal 15 m de profundidad (Tabla 1), para un total de 12 estaciones. En 1987 en cada estación se realizaron dos muestreos, uno en la época climática de lluvias (julio) y otro en la de secas (febrero-marzo). La denominación de cada muestra estuvo formada por las siglas del sitio, la zona y la época del año. Por ejemplo, JGLs significa el muestreo realizado en el sitio Juan García, en la laguna arrecifal, en la época de secas.

Método de muestreo. El método de muestreo consistió en recolectar, con una draga de succión modificada (Ibarzabal, 1987), todas las macroalgas y las angiospermas que se ubicaron dentro de un aro de 33 cm de diámetro lanzado al azar sobre el fondo. Cada aro lanzado constituyó una unidad de muestreo, por lo que se obtuvieron un total de 24 muestras, cada una con entre 9 y 13 unidades de muestreo, excepto en JG15s, donde se lograron solo 5. Se observaron los casos en que los aros coincidieron con invertebrados sésiles en el fondo. Con

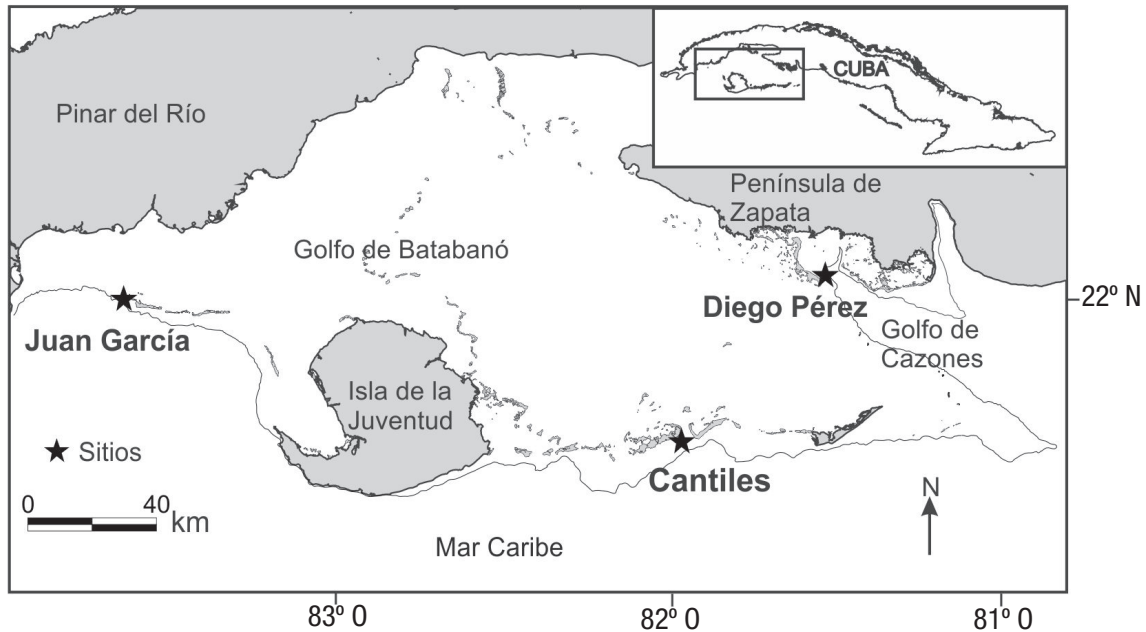


Figura 1. Localización de los tres arrecifes coralinos de la plataforma sudoccidental de Cuba estudiados.

este método no se incluyeron las macroalgas costrosas, como las del orden Corallinales.

El material recolectado fue conservado en formol al 5% diluido en agua de mar, previamente neutralizado con tetraborato de sodio, y guardado en bolsas de plástico etiquetadas. En el laboratorio, el material fue separado manualmente por decantación y debajo de un microscopio estereoscópico. Se identificaron las macroalgas y angiospermas marinas mayores de 1 cm de talla hasta el nivel de especie cuando fue posible, con base en la literatura especializada (Taylor, 1957, 1960; Chapman, 1961, 1963) y se actualizó su nomenclatura con la base de datos *online* de Guiry y Guiry (2016).

Como indicador de la abundancia de cada especie, se estimó su biomasa seca en cada unidad de muestreo. Para lo cual, se estimó la biomasa húmeda inicial de cada especie, después de dejarla reposar 10 min sobre papel secante, y posteriormente se procedió al secado en una estufa a 70° C hasta alcanzar peso constante, con una balanza analítica de 0.0001 g de precisión. Cada valor de biomasa seca se extrapoló a la unidad de área (m²) y se promediaron los valores de cada muestra, para calcular la biomasa seca de cada especie (BS). Se sumaron las biomásas promedio de todas las especies por muestra para obtener la biomasa seca total de macroalgas (BT).

Análisis de datos. Se calculó la curva de acumulación de riqueza de taxones de los sitios y de las zonas con el estimador Bootstrap (Efron & Tibshirani, 1986). Este método se basa en el remuestreo al azar de los datos reales, recalcula la riqueza N veces y permite estimar la desviación estándar (Crowley, 1992). Para ello, se utilizó el software libre en línea EstimateS (Versión 8.2.0, © R. K. Colwell) con 100 permutaciones (Colwell, 2009).

Con los datos de biomasa seca por especie (BS) se probaron las diferencias en la composición específica de macroalgas entre épocas

(lluvias y secas), los tres sitios y las cuatro zonas del arrecife, con la rutina *a priori* ANOSIM. Para explorar las diferencias en la composición específica de las macroalgas entre los muestreos, se realizó una matriz de similitud con el coeficiente de similitud de Bray Curtis, a partir de los valores de BS previamente transformados con logaritmo. Para evitar la distorsión que provocan las especies raras (Clarke & Warwick, 2001) y no desechar especies frecuentes pero de baja biomasa, se incluyeron en la matriz las que contribuyeron con más del 5% de la biomasa total de al menos una muestra, así como aquellas que se presentaron en el 5% o más de las muestras. A partir de esta matriz, se realizó un análisis de agrupamiento (CLUSTER) empleando la técnica de aglomeración de promedio de grupos, con la prueba de similitud *a posteriori* SIMPROF con un 5% de significación. Mediante la rutina SIMPER, se determinó la contribución de las especies de cada grupo formado. Con la misma matriz de similitud se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (MDS).

Para determinar cuáles son las variables que influyen en la estructura de las macroalgas con las variables abióticas, se empleó la rutina BEST con 99 permutaciones y los datos abióticos previamente normalizados. Todos estos análisis multivariados se realizaron con el programa PRIMER v.6 (Clarke & Gorley, 2006). Como variables abióticas se consideraron: la época en que se realizaron los muestreos (lluvias y secas), la profundidad, el índice de tensión hidrodinámico (ITH) calculado a partir de las especies dominantes de octocorales (Alcolado, 1984), y el grado de irregularidad del relieve del fondo, estimado visualmente con una escala del cero (para los fondos horizontales con pastos marinos) al tres. Al tipo de sustrato también se le asignó una escala de valores: capa profunda de arena (1), capa delgada de arena mezclada con rocas (2) y roca desnuda (3). Como posible competidor de las macroalgas, se incluyó la biomasa seca de angiospermas marinas en las lagunas. Los valores asignados a estos factores abióticos aparecen en la Tabla 1.

Tabla 1. Características de las estaciones estudiadas en cada sitio de los tres arrecifes coralinos de la plataforma sudoccidental de Cuba, por zonas, y valores de las variables abióticas.

Sitio	Estación	Zonas	BF (gPS.m ⁻²)	ITH	Prof. (m)	Sustrato	Relieve	Características del biotopo
Juan García	JGL	L	82.0 ^(s) 81.9 ^(ll)	-	3.5	2	0	Pastos marinos en densidad media
	JG5	5		99	5	3	1	Terraza rocosa de escaso relieve, pocos corales
	JG10	10		27	10	3	2	Fondo de arrecife coralino con camellones anchos y canales
	JG15	15		7	15	3	2	Fondo de camellones y canales bien desarrollado
Cantiles	CanL	L	79.2 ^(s) 34.0 ^(ll)	-	2.5	1	0	Pastos marinos con densidad media
	Can5	5		71	5	3	1	Terraza rocosa con depresiones, cubrimiento coralino bajo
	Can10	10		25	10	3	2	Fondo irregular con desarrollo coralino en pilares y cabezos
	Can15	15		5	15	3	2	Fondo irregular con desarrollo coralino en pilares y cabezos
Diego Pérez	DPL	L	71.1 ^(s) 20.8 ^(ll)	-	3.5	1	0	Pastos marinos en densidad media
	DP5	5		25	5	3	2	Terraza rocosa de pendiente suave y escaso relieve, con grandes cabezos coralinos
	DP10	10		17	10	3	3	Arrecife de coral irregular con pocetas de arena y poca pendiente
	DP15	15		10	15	3	3	Mayor complejidad estructural del fondo, con pocetas de arena, poca pendiente y abundantes corales

Zonas: lagunas arrecifales=(L), terrazas rocosas a 5 m de profundidad=(5), pendiente a 10 m=(10), pendiente a 15 m=(15). BF=Biomasa foliar seca de angiospermas en secas=(s) y en lluvias=(ll). ITH = Índice de tensión hidrodinámica. Prof.=Profundidad. Sustrato: 1=capa de sedimento mayor de 10 cm; 2=capa de sedimento menor de 10 cm, con roca aflorando en algunas partes; 3 (fondo rocoso). Relieve: 0=plano con pastos marinos, 1=poco irregular, 2=irregularidad intermedia, 3=muy irregular.

La normalidad y homogeneidad de varianza de los datos de biomasa total de macroalgas (BT) fueron probadas mediante las pruebas de Lilliefors y de Levene, respectivamente. Esta variable fue comparada entre sitios y épocas, así como entre zonas y épocas, mediante un análisis de varianza bifactorial, con los datos transformados con logaritmo natural. Posteriormente se aplicó la prueba de comparación de medias *a posteriori* de Tukey HSD para tamaños de muestra desiguales.

Se aplicó un análisis de correlación por rangos de Spearman para detectar las relaciones entre la biomasa total de macroalgas y las variables abióticas (profundidad, relieve, ITH, tipo de sustrato y biomasa seca de angiospermas marinas en las lagunas). Estos análisis se realizaron con el programa Statistica 7.0 (© Statsoft, Inc. 1984-2004) con un nivel de significación de 0.05.

RESULTADOS

Composición específica. Se encontró un total de 70 especies del macrofitobentos: 22 Rhodophyta, 10 Phaeophyceae (Heterokontophyta), 35 Chlorophyta y tres Magnoliophyta. La lista de especies de macroalgas y angiospermas marinas con las autoridades de los taxones se encuentra en la tabla 2.

La biomasa seca por especie de macroalga por zona (promediando lluvia y seca) estuvo entre 0.0001 y 125.7 gPS.m⁻², con el valor más alto

para *Halimeda scabra* (DP10), seguida por la angiosperma *Thalassia testudinum* en JGL. En la zona frontal del arrecife se destacaron por valores altos de biomasa en algunas muestras *Heterosiphonia crispella* (JG5), *Sargassum hystrix* y *Cladophora fuliginosa* (JG10) (Tabla 2).

La especie del macrofitobentos más importante por su biomasa seca y por la frecuencia de aparición en las lagunas arrecifales de los tres sitios fue la angiosperma *T. testudinum*, aunque también se encontraron parches de la angiosperma *Syringodium filiforme* en los tres (Tabla 2). *Halodule wrightii* se encontró solamente en CanLII. Las macroalgas que se presentaron en las tres lagunas fueron *Halimeda incrasata* y *H. simulans*, que no se encontraron en las zonas frontales de los arrecifes (Tabla 2). Las especies de mayor frecuencia de aparición y biomasa seca en la zona frontal (5, 10 y 15 m) de los tres arrecifes fueron *H. scabra* y *Dictyota ciliolata* (Tabla 2). En JG5 y JG10 m, *Sargassum filipendula* y *S. hystrix* también presentaron valores de biomasa comparativamente altos. *Botryocladia pyriformis*, *Champia salicornioides* y *Valonia macrophysa* aparecieron en los tres sitios y en las tres profundidades del arrecife frontal, aunque con menores valores de biomasa que las anteriores. En las cuatro zonas del arrecife coincidieron ocho especies: *Digenea simplex*, *D. ciliolata*, *Lobophora variegata*, *Anadyomene stellata*, *C. fuliginosa*, *Penicillus capitatus*, *Rhypocephalus phoenix* y *V. macrophysa*. La mayoría de las especies se encontraron tanto en secas como en lluvias (Tabla 2).

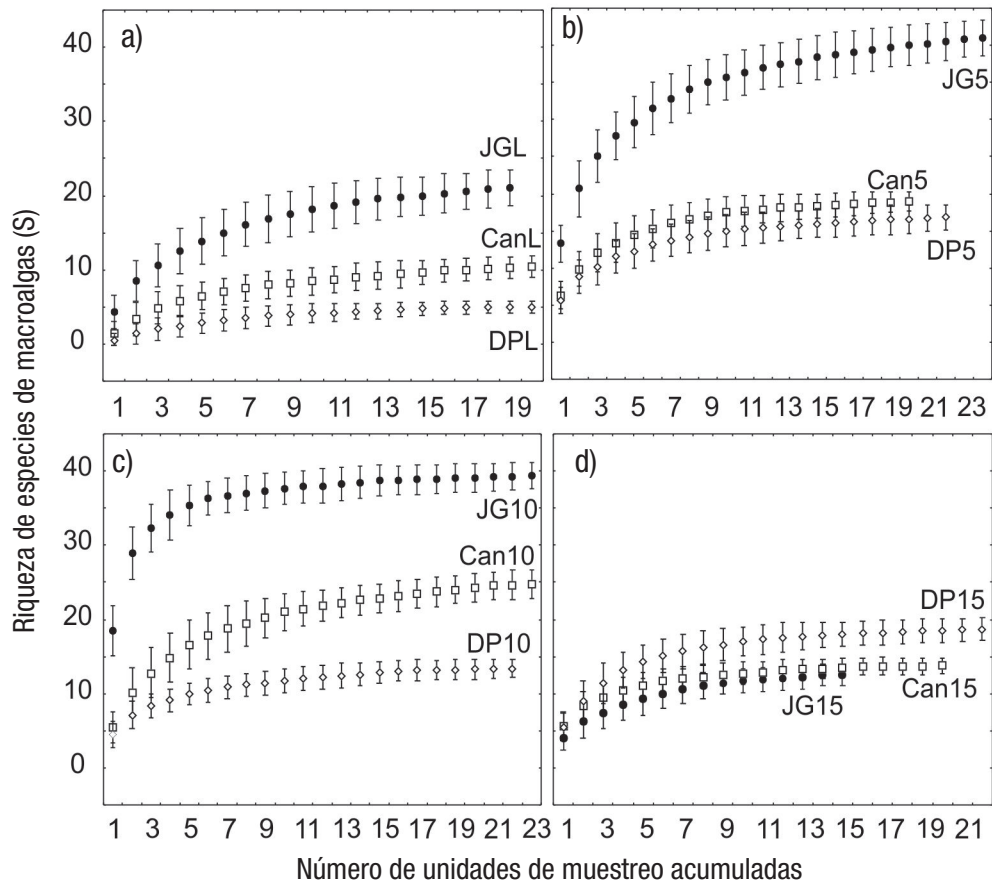
Tabla 2. Lista de especies y biomasa seca promedio de macroalgas y angiospermas marinas halladas en tres arrecifes coralinos de la plataforma sudoccidental de Cuba por zonas, frecuencia en porcentaje (Frec) y época climática en que aparecieron.

Especies	Lagunas			5			10			15			Frec	Época
	JG	Can	DP	JG	Can	DP	JG	Can	DP	JG	Can	DP		
División RHODOPHYTA														
<i>Amphiroa fragilissima</i> (Linnaeus) J. V. Lamouroux	0.51			6.55			9.02	<0.01					18.0	(s), (II)
<i>Asteromenia peltata</i> (W.R.Taylor) Huisman et A. Millar*											<0.01		0.4	(s)
<i>Botryocladia pyriformis</i> (Børgesen) Kylin				<0.01	<0.01	<0.01	0.18	0.03	<0.01	<0.01	0.01	0.01	15.6	(s), (II)
<i>Bryothamnion triquetrum</i> (S. G. Gmelin) M. Howe*				0.25			3.36						6.4	(s), (II)
<i>Centroceras</i> sp. *						0.10							0.4	(II)
<i>Champia salicornioides</i> Harvey				0.03	0.01	0.11	0.07	0.01	0.12	<0.01	0.02	<0.01	23.6	(s), (II)
<i>Corynomorpha clavata</i> (Harvey) J. Agardh				0.35	0.23	1.02	0.08	<0.01				0.03	14.8	(s), (II)
<i>Digenea simplex</i> (Wulfen) C. Agardh**	0.08			3.09	0.11	2.68	2.99	<0.01		<0.01		0.06	27.6	(s), (II)
<i>Galaxaura rugosa</i> (J. Ellis et Solander) J.V. Lamouroux				0.54	0.02		5.79	0.13					13.2	(s), (II)
<i>Gelidiella acerosa</i> (Forsskål) Feldmann et Hamel				<0.01			<0.01						11.2	(s), (II)
<i>Griffithsia</i> sp.					<0.01		<0.01	<0.01	<0.01			<0.01	6.8	(s), (II)
<i>Heterosiphonia crispella</i> (C. Agardh) M. J. Wynne				3.87		0.04	1.72	0.22	0.01	0.02			10.8	(s), (II)
<i>Hypoglossum tenuifolium</i> (Harvey) J. Agardh					0.01			<0.01	0.04		<0.01	<0.01	9.6	(s), (II)
<i>Jania adhaerens</i> J.V. Lamouroux				6.01	1.93	0.64	4.14	0.02	0.18			0.01	27.6	(s), (II)
<i>Jania capillacea</i> Harvey				0.40		1.67		0.55					7.6	(s), (II)
<i>Jania cubensis</i> Montagne ex Kützing				10.59			5.48	0.02					17.2	(s), (II)
<i>Jania rubens</i> (Linnaeus) J.V. Lamouroux*				0.27			0.15						1.2	(s)
<i>Laurencia obtusa</i> (Hudson) J.V. Lamouroux		0.20											0.8	(II)
<i>Laurencia sensu lato</i> sp. 1*				0.14		0.02	3.73	<0.01					8.8	(s), (II)
<i>Laurencia sensu lato</i> sp. 2				1.05	0.06	0.09	0.06	0.06	0.06		<0.01	0.05	10.0	(s), (II)
<i>Laurencia sensu lato</i> sp. 3	0.03		0.30		0.02			0.22					4.8	(s), (II)
<i>Wurdemannia miniata</i> (Sprengel) Feldman et Hamel				0.15	0.01	0.74	1.18	0.05	0.06				15.2	(s), (II)
División HETEROKONTOPHYTA														
<i>Canistrocarpus cervicornis</i> (Kützing) De Paula et De Clerck				2.56			0.55	0.08			0.26	2.09	15.6	(s), (II)
<i>Dictyopteris delicatula</i> J. V. Lamouroux*						<0.01							0.4	(II)
<i>Dictyota ciliolata</i> Sonder ex Kützing**	0.01			9.90	7.79	3.63	0.64	11.21	1.40	13.80	4.98	4.32	68.8	(s), (II)
<i>Lobophora variegata</i> (J. V. Lamouroux) Womersley ex E. C. Oliveira**		0.09		0.10	<0.01	<0.01	0.86	0.05	<0.01	<0.01	4.69	1.42	23.6	(s), (II)
<i>Padina sanctae-crucis</i> Børgesen*				0.06				0.01					0.8	(s)
<i>Padina</i> sp.*					0.02								0.8	(s)
<i>Sargassum filipendula</i> C. Agardh				4.82			15.02						9.2	(s), (II)
<i>Sargassum hystrix</i> J. Agardh				2.84			43.72			0.03	5.15		11.6	(s), (II)
<i>Styopodium zonale</i> (J.V. Lamouroux) Papenfuss*				0.69									0.8	(II)
<i>Turbinaria tricostata</i> E.S. Barton*							0.07						0.4	(s)
División CHLOROPHYTA														
<i>Anadyomene stellata</i> (Wulfen) C. Agardh		<0.01		<0.01			0.66	0.02		<0.01	0.01		14.0	(s), (II)
<i>Avrainvillea levis</i> M. Howe	0.99												1.2	(II)
<i>Avrainvillea nigricans</i> Decaisne	3.61	1.28		0.03			0.12						7.6	(s), (II)
<i>Avrainvillea rawsonii</i> (Dickie) M. Howe	0.31												0.8	(s)

Continuación tabla 2.

Especies	Lagunas			5			10			15			Frec	Época
	JG	Can	DP	JG	Can	DP	JG	Can	DP	JG	Can	DP		
<i>Avrainvillea</i> sp.			3.51										0.8	(s)
<i>Caulerpa chemnitzia</i> (Esper) J. V. Lamouroux*							0.28						2.4	(s, II)
<i>Caulerpa paspaloides</i> (Bory) Greville*			9.84										4.4	(II)
<i>Caulerpa verticillata</i> J. Agardh*				<0.01			<0.01						0.8	(s)
<i>Caulerpa webbiana</i> Montagne*							0.85						4.8	(s, II)
<i>Chamaedoris peniculum</i> (J. Ellis et Solander) Kuntze*							0.02						1.2	(II)
<i>Cladophora fuliginosa</i> Kützing**	0.99			1.73	0.26	0.12	32.99	0.21		0.04	0.19	0.04	31.6	(s, II)
<i>Dasycladus vermicularis</i> (Scopoli) F. Krasser*				0.29			3.24						8.0	(s, II)
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i> (Forsskål) Børgesen	0.79	0.20		0.07		<0.01	<0.01		<0.01				8.8	(s, II)
<i>Dictyosphaeria ocellata</i> (M. Howe) J.L. Olsen	0.01	0.07											1.6	(s)
<i>Ernodesmis verticillata</i> (Kützing) Børgesen*				<0.01									0.8	(s)
<i>Halimeda discoidea</i> Descaigne*											0.37		0.4	(II)
<i>Halimeda incrassata</i> (J. Ellis) J.V. Lamouroux	0.46	0.98	10.94										2.4	(s, II)
<i>Halimeda lacrimosa</i> M. Howe	0.20						0.06						2.8	(s, II)
<i>Halimeda monile</i> (J. Ellis et Solander) J.V. Lamouroux	2.34	8.41											4.4	(s, II)
<i>Halimeda opuntia</i> (Linnaeus) J.V. Lamouroux*	0.27			0.17				0.23					1.6	(s, II)
<i>Halimeda scabra</i> M. Howe				46.04	9.83	31.79	15.02	12.46	125.71	16.83	14.57	49.57	70.8	(s, II)
<i>Halimeda simulans</i> M. Howe	17.31	0.13	3.00										4.4	(s, II)
<i>Halimeda tuna</i> (J. Ellis et Solander) J.V. Lamouroux	1.99												2.0	(II)
<i>Microdictyon marinum</i> (Bory) P. C. Silva				1.55			3.26						10.8	(s, II)
<i>Neomeris annulata</i> Dickie*				0.02									0.8	(II)
<i>Penicillus capitatus</i> Lamarck**	8.11		1.30	1.15			0.61			0.01			12.8	(s, II)
<i>Penicillus lamourouxii</i> Decaisne*				0.01									0.4	(s)
<i>Penicillus pyriformis</i> A. Gepp et E. Gepp		1.11		0.09			0.02						2.0	(s)
<i>Rhipocephalus phoenix</i> (J. Ellis et Solander) Kützing**	0.16			0.06			0.63			0.30	0.33	0.17	10.0	(s, II)
<i>Udotea cyathiformis</i> Decaisne*											0.23		1.2	(s, II)
<i>Udotea flabellum</i> (J. Ellis et Solander) M. Howe	1.73			0.17			0.74						6.0	(s, II)
<i>Udotea spinulosa</i> M. Howe	0.24			1.86	0.26								3.6	(s, II)
<i>Valonia macrophysa</i> Kützing**	0.21	0.20		1.44	0.01	<0.01	0.58	<0.01	0.03	0.03	0.01	0.07	29.6	(s, II)
<i>Valonia utricularis</i> (Roth) C. Agardh				4.09	<0.01	0.13	0.68	0.01	0.01		<0.01	0.01	20.0	(s, II)
<i>Valonia ventricosa</i> J. Agardh*	<0,01												0.4	(s)
División MAGNOLIOPHYTA														
<i>Halodule wrightii</i> Ascherson*		0.69											6.8	(II)
<i>Syringodium filiforme</i> Kützing*	2.22	0.30	0.268										45.8	(s, II)
<i>Thalassia testudinum</i> Banks ex König*	95.88	55.64	45.70										100.0	(s, II)

*Taxones que no se incluyeron en los análisis multivariados. ** Taxones que aparecieron en las cuatro zonas de los arrecifes estudiados: Lagunas, arrecife frontal a 5 m (5), 10 m (10) y 15 m de profundidad (15). Sitios: Juan García (JG), Cantiles (Can) y Diego Pérez (DP). Épocas climáticas: secas (s) y lluvias (II).



Figuras 2a-d. Riqueza de especies (S) acumulada de macroalgas en las cuatro zonas de los tres arrecifes coralinos de la plataforma SO de Cuba estudiados. Sitios de estudio. a: Lagunas arrecifales; b: Arrecifes frontales a 5 m de profundidad; c: Arrecifes frontales a 10 m de profundidad; d: Arrecifes frontales a 15 m de profundidad. Las barras denotan la desviación estándar con 100 permutaciones. Sitios: Juan García (JG), Cantiles (Can), Diego Pérez (DP).

Según la profundidad máxima a la que se encontraron las especies del macrofitobentos, 11 macroalgas y las tres angiospermas estuvieron solo en las lagunas hasta 2.5-3.5 m. En las zonas frontales, ocho especies aparecieron sólo hasta en 5 m, 29 llegaron hasta 10 m y 19 llegaron hasta 15 m de profundidad (Tablas 1 y 2).

Riqueza de especies. El número acumulado de especies de macroalgas por muestra estuvo entre 3y 38, con los mayores valores en JG5 y JG10, tanto en secas como en lluvias, y los menores en DPLs, DPLII y CanLII (Tabla 3). La riqueza de especies por el estimador Bootstrap fue superior en Juan García (JG) y menor en Diego Pérez (DP) en todas las zonas, salvo a 15 m de profundidad, donde fue a la inversa (Fig. 2). De modo general, el número de especies mostró una tendencia a ser superior en el arrecife frontal entre los 5 y 10 m de profundidad y menor en la laguna y a 15 m de profundidad (Fig. 2).

Patrones en la distribución y biomasa de las especies. El análisis de similitudes *a priori* ANOSIM no mostró diferencias en la composición-específica de macroalgas y sus biomásas entre las épocas (R Global = -0.473, $p = 1.0$) y entre los sitios (R Global = 0.057, $p = 0.135$). Si hubo diferencias entre las cuatro zonas del arrecife (R Global = 0.435, $p = 0.01$), con un resultado diferente en las lagunas de las tres zonas

del arrecife frontal ($R \geq 0.874$, $p = 0.002$), así como el arrecife frontal a 5 m de los 15 m de profundidad ($R = 0.337$, $p = 0.002$).

El análisis de agrupamiento (CLUSTER) mostró diferencias en la composición por especies y sus biomásas secas (BS) en las 24 muestras recolectadas, de modo que se ordenaron en tres grupos (prueba *a posteriori* SIMPROF). Los muestreos del arrecife frontal formaron dos grupos (a y b) (Fig. 3), donde la mayoría de las muestras quedaron en el grupo b, mientras que a incluyó sólo a JG5s, JG10s y JG10II. Las lagunas integraron el tercer grupo (c) (Fig. 3). El escalamiento multidimensional no métrico (MDS) corroboró la estructura que planteó el análisis de agrupamiento (CLUSTER) con tres grupos bien definidos (Fig. 4).

El análisis de similitudes (SIMPER) entre los tres grupos formados por el análisis de agrupamiento (CLUSTER) brinda la información de las especies que más aportan a la similitud entre las muestras que los integran (Tabla 4), así como las que contribuyen a la disimilitud entre éstos (Tabla 5). El grupo a presentó una mayor cantidad de especies que contribuyen a la similitud de las muestras y una mayor similitud promedio que los otros dos (Tabla 4). En el grupo b, donde quedaron la mayor parte de los muestreos realizados en la zona frontal del arrecife, se distingue a *H. scabra* y *D. ciliolata* como las especies que caracteri-

zan a todas estas muestras (Tabla 4). Las lagunas arrecifales, que integraron el grupo **c**, estuvieron caracterizadas por *Halimeda incrassata*, *H. monile* y *H. simulans*, aunque en la similitud promedio de entre todas las muestras fue la menor de todas (Tabla 4). La disimilitud por pares de grupos fue menor entre **a** y **b** que entre **a** y **c** y entre **b** y **c** (Tabla 5). Se aprecia que aunque hay especies compartidas entre los grupos, hay diferencias en sus biomazas. Otras especies aparecieron en un grupo pero en los otros no. Por ejemplo, *Sargassum filipendula* aparece en el grupo **a**, pero no en **b** (Tabla 5).

Variabilidad de la biomasa total de macroalgas. La biomasa total de macroalgas por muestra (BT) mostró diferencias significativas entre los sitios, mas no entre las épocas climáticas ni en las interacciones entre ambos factores: sitio y época (Tabla 6). La biomasa total de macroalgas fue menor en Cantiles, al compararla con la de los otros dos arrecifes (Fig. 5). Además, la biomasa seca total fue similar entre las zonas y entre las épocas y no hubo interacción entre ambos factores (Tabla 7).

Relaciones con las variables abióticas. Al relacionar la composición específica y la biomasa de las especies de macroalgas con el tipo de sustrato, la profundidad, la complejidad del relieve, el ITH y la época en que se realizaron los muestreos (rutina BEST), se obtuvo que el tipo de sustrato es la variable que más incide en la composición específica de macroalgas ($Rho=0.838$, nivel de significación=0.01). Si se incluyen varios de estos factores en el análisis, el tipo de sustrato más la complejidad del relieve es la combinación que mejor explica dicha composición, pero la correlación no fue mayor que la anterior ($Rho=0.739$, nivel de significación=0.01). El mismo análisis realizado sólo para las lagunas, incluyen-

do la biomasa de angiospermas marinas como variable independiente, no dio una correlación significativa (nivel de significación=0.62).

Se encontraron correlaciones positivas, de acuerdo con la prueba de Spearman, entre la biomasa total de macroalgas con el relieve ($R_s=0.4499$, $p=0.027$) y con la biomasa total de angiospermas marinas en las lagunas ($R_s=0.828$, $p=0.041$). No se encontró correlación entre la biomasa total con el tipo de sustrato, ni con la profundidad y ni con el ITH ($p>0.05$).

DISCUSIÓN

La estimación de la riqueza a nivel de especie por el método no paramétrico Bootstrap, mediante la acumulación de muestras escogidas de modo aleatorio con reemplazo, se aproximó rápidamente a la asintota. Por ello, se pudo estimar la desviación estándar para realizar comparaciones de la riqueza de especies entre los sitios. Estas comparaciones parecen válidas con el tamaño de muestra alcanzado, incluso para la estación JG15, con menos unidades de muestreo, aunque esto puede haber incidido en los resultados.

La biomasa seca de las especies de macroalgas y en su conjunto fue una variable útil para diferenciar su abundancia y la variabilidad de la composición específica de estas comunidades en los tres arrecifes coralinos, a través de análisis multivariados y univariados. Las diferencias en la estructura específica (composición y biomasa) de las macroalgas en los tres arrecifes estuvieron relacionadas fundamentalmente con el tipo de sustrato, lo que se comprobó con los análisis multivariados. En este

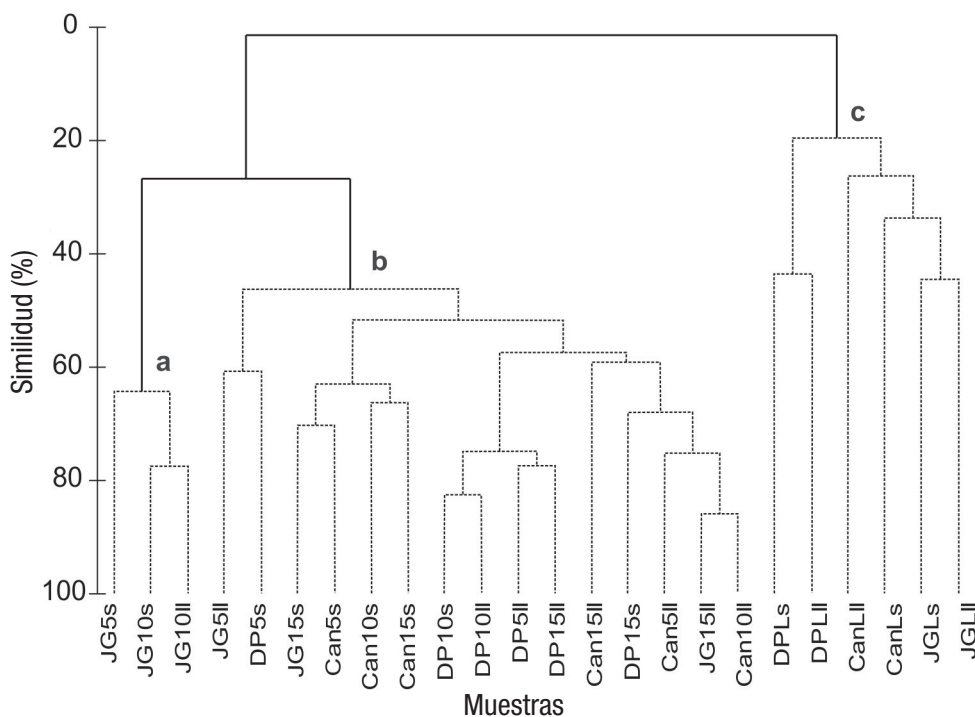


Figura 3. Grupos formados a partir del análisis de agrupamiento (CLUSTER) con la biomasa seca de las especies de macroalgas en todos los muestreos de los tres arrecifes coralinos de la plataforma SO de Cuba estudiados. Las líneas continuas separan los grupos (a, b, c) que son significativamente diferentes, según la prueba *a posteriori* SIMPROF. Sitios: Juan García (JG), Cantiles (Can) y Diego Pérez (DP). Zonas: lagunas arrecifales (L), arrecifes frontales a 5 m de profundidad (5), arrecifes frontales a 10 m de profundidad (10) y arrecifes frontales a 15 m de profundidad (15). Épocas: seca (s) y lluvia (ll).

caso se pueden inferir no solo las diferencias del efecto del fondo rocoso como favorecedor de la implantación de macroalgas, puesto que muchas de estas especies necesitan un sustrato duro para su fijación mediante un disco basal (Graham & Wilcox, 2000), sino también del biotopo de pastos marinos en la laguna del arrecife, donde predominan las angiospermas marinas. En los fondos blandos con pastos marinos suelen predominar algas verdes con rizoides de los géneros *Penicillum*, *Avrainvillea*, *Udotea* y *Halimeda* (van Tussenbroek *et al.*, 2006; Martínez-Daranas *et al.*, 2008), tal como resultó en este estudio. Por ello, aunque se compartieron especies entre las cuatro zonas del arrecife, se evidenciaron diferencias marcadas en la estructura (composición + biomasa) entre la laguna y el arrecife frontal en las tres profundidades. La composición por especies y su abundancia no presentó diferencias para estas tres zonas, de acuerdo con los análisis CLUSTER. No obstante, el análisis de similitudes *a priori* ANOSIM dio como resultado diferencias entre los 5 y los 15 m de profundidad. Esta aparente contradicción se debe a que para el primer análisis se eliminaron las especies raras, según el criterio de Clarke y Warwick (2001); sin embargo, el segundo análisis incluyó a todas las especies. El número de especies disminuyó con la profundidad en este intervalo, lo cual pudiera estar relacionado con los cambios en la cantidad de luz y sus longitudes de onda a medida (Graham & Wilcox, 2000). Esto explica las diferencias entre los resultados de ambas pruebas.

Muchas algas producen metabolitos secundarios y/o defensas estructurales (Graham & Wilcox, 2000), aspecto que no fue analizado en el presente trabajo. Una herbivoría selectiva sobre otras especies explicaría el predominio en biomasa del género *Halimeda* sp., que posee un alto contenido de carbonato de calcio y metabolitos secundarios (Hay *et al.*, 1994), y del género *Dictyota*, que produce metabolitos secundarios (Paul & Hay, 1986). El predominio de ambos géneros y de otras especies del orden Dictyotales coincide con lo encontrado por varios autores más recientemente en arrecifes de la zona suroccidental de Cuba (de la Guardia *et al.*, 2004a, b; Alcolado *et al.*, 2013), en otras zonas de Cuba (González-Díaz *et al.*, 2003; Valdivia & de la Guardia, 2004; Caballero *et al.*, 2009; Zúñiga-Ríos *et al.*, 2012), así como en el mar Caribe o en los cayos de la Florida (Lirman & Biber, 2000; Márquez & Díaz, 2005; Burkepile *et al.*, 2013). No obstante, en arrecifes con un cierto grado de deterioro, otras especies, por ejemplo *Microdyction marinum*, *C. fuliginosa* y *Codium isthmocladum* Vickers, pueden tener altos valores de abundancia (Alcolado *et al.*, 2001; Lapointe *et al.*, 2005; Zúñiga-Ríos *et al.*, 2012).

Tabla 3. Riqueza de especies (S) por muestra colectada en tres arrecifes coralinos de la plataforma sudoccidental de Cuba.

Muestra	S
JGLs	14
JGLII	16
JG5s	35
JG5II	25
JG10s	38
JG10II	33
JG15s	10
JG15II	9
CanLs	8
CanLII	4
Can5s	14
Can5II	14
Can10s	12
Can10II	20
Can15s	10
Can15II	12
DPLs	3
DPLII	4
DP5s	14
DP5II	14
DP10s	9
DP10II	13
DP15s	15
DP15II	15

Sitios: Juan García (JG), Cantiles (Can) y Diego Pérez (DP). Zonas: Lagunas, arrecife frontal a 5 m de profundidad=5, 10 m de profundidad=10 y 15 m de profundidad=15. Épocas: secas (s) y lluvias (II).

Tabla 4. Contribución de las especies de macroalgas en tres arrecifes coralinos de la plataforma sudoccidental de Cuba, en orden decreciente hasta el 50% de similitud acumulada (a partir de la rutina SIMPER) en los tres grupos derivados del análisis de agrupamiento (CLUSTER), muestras que los integran y similitud promedio de cada uno.

Grupo	Especies	Muestras	Similitud promedio (%)
a	<i>H. scabra</i> , <i>S. filipendula</i> , <i>A. fragilissima</i> , <i>C. fuliginosa</i> , <i>J. cubensis</i> , <i>D. ciliolata</i>	JG5s, JG10s, JG10II	68,74
b	<i>H. scabra</i> , <i>D. ciliolata</i>	JG5II, JG15s, JG15II, Can5s, Can5II, Can10s, Can10II, Can15s, Can15II, DP5s, DP5II, DP10s, DP10II, DP15s, DP15II,	55,34
c	<i>H. incrassata</i> , <i>H. monile</i> , <i>H. simulans</i>	JGLs, JGLII, CanLs, CanLII, DPLs, DPLII	26,12

Tabla 5. Descomposición de la disimilitud promedio y la contribución de cada especie de macroalgas en orden descendente (%), obtenidas a partir de la rutina SIMPER, en las comparaciones entre pares de grupos formados del análisis de agrupamiento (CLUSTER) con los datos de biomasa seca (BS) transformados. Se presentan solamente las especies que contribuyeron al menos al 50% de la disimilitud promedio (DM) acumulada.

Especies	BS promedio	BS promedio	Contribución a la disimilitud media (%)	Disimilitud promedio (DM) (%)
	Grupo a	Grupo b	Grupos a y b	73.20
<i>C. fuliginosa</i>	2.81	0.12	10.49	10.49
<i>S. filipendula</i>	2.60	0.00	10.01	20.50
<i>S. hystrix</i>	2.54	0.18	9.42	29.92
<i>A. fragilissima</i>	2.31	0.04	8.70	38.62
<i>J. cubensis</i>	2.21	0.09	8.07	46.70
<i>J. adhaerens</i>	1.85	0.31	5.91	52.61
<i>G. rugosa</i>	1.50	0.02	5.76	58.36
<i>D. simplex</i>	1.41	0.26	4.71	63.07
<i>D. ciliolata</i>	1.22	1.63	4.34	67.41
<i>M. marinum</i>	1.00	0.08	3.82	71.23
	Grupo a	Grupo c	Grupos a y c	95.86
<i>H. scabra</i>	0.00	2.97	8.60	8.60
<i>C. fuliginosa</i>	0.11	2.81	8.03	1.63
<i>S. filipendula</i>	0.00	2.60	7.60	24.23
<i>S. hystrix</i>	0.00	2.60	7.46	31.69
<i>A. fragilissima</i>	0.00	2.31	6.71	38.40
<i>J. cubensis</i>	0.00	2.21	6.35	44.75
<i>J. adhaerens</i>	0.00	1.85	5.34	50.09
<i>G. rugosa</i>	0.00	1.50	4.44	54.53
<i>D. simplex</i>	0.00	1.41	4.09	58.61
<i>H. incrassata</i>	1.27	0.00	3.74	62.35
<i>H. monile</i>	1.21	0.00	3.43	65.78
<i>D. ciliolata</i>	0.00	1.22	3.42	69.20
<i>H. simulans</i>	1.22	0.00	3.31	72.51
	Grupo b	Grupo c	Grupos b y c	99.08
<i>H. scabra</i>	3.14	0.00	23.35	23.35
<i>D. ciliolata</i>	1.63	0.00	11.95	35.30
<i>H. incrassata</i>	0.00	1.27	10.12	45.42
<i>H. monile</i>	0.00	1.21	8.3	54.25
<i>H. simulans</i>	0.00	1.22	7.1	61.96
<i>P. capitatus</i>	0.00	0.86	5.7	67.04
<i>A. nigricans</i>	0.00	0.57	3,0	70.83

Al analizar las diferencias entre los sitios se destacó el arrecife de Juan García, con valores más altos de biomasa total y riqueza de especies de macroalgas. También se observaron diferencias en la composición estructural (especies y su abundancia), donde JG5s, JG10II y JG10s se diferenciaron de los otros muestreos de los arrecifes frontales. En la zona frontal del arrecife de Cantiles se hallaron valores comparativamente más bajos de la biomasa total en la época de secas, principalmente a 5 y 10 m de profundidad. El arrecife frontal de Diego Pérez exhibió una menor riqueza de especies de macroalgas en casi todos los muestreos. Estas diferencias son el resultado de la interacción de factores que actúan en forma combinada (en ocasiones sinérgicamente), sobre los organismos vivos. Uno de los factores que influyen sobre el desarrollo de las macroalgas es la concentra-

ción de nutrientes (Graham & Wilcox, 2000). No existen registros de la concentración de nutrientes de los sitios estudiados en la fecha de recolecta (década de los 80). Sin embargo, Lluís-Riera (1972) reportó concentraciones de nitratos (0.20-1.29 μM) y de fosfatos (0.10-0.31 μM) en aguas cercanas a estos tres arrecifes entre 1967 y 1970. Estos niveles de fosfatos fueron más altos, en la mayoría de los casos, al valor encontrado por otros autores ($\sim 0.10 \mu\text{M}$ de fósforo reactivo soluble; Lapointe, 1999; Littler *et al.*, 2009) como valor límite, a partir del cual los corales comienzan a ser desplazados por las macroalgas en los arrecifes. Lluís-Riera (1972) también encontró mayores concentraciones de nutrientes en el periodo lluvioso que en secas, pero en los años en que se realizó este estudio, las precipitaciones fueron pobres en la zona (López Deulofeu *et al.*, 2005). Es probable que esta sea la

causa de que no se observaran diferencias en la biomasa total ni en la composición específica de macroalgas entre las épocas del año en que se realizaron los muestreos. La lluvia provoca variaciones de salinidad, pero además arrastra nutrientes por escorrentía desde tierra. Algunos géneros de macroalgas encontrados en este trabajo, como *Halimeda* y *Dictyota*, han sido hallados en diferentes épocas climáticas en arrecifes de coral del área geográfica (Lirman & Biber, 2000).

Otro aspecto que puede estar influyendo en estas diferencias entre los sitios es la circulación de las aguas, lo cual puede propiciar diferencias en la composición de especies de macroalgas a pesar de estar alejados de acciones antrópicas importantes. La circulación general de las aguas del golfo de Batabanó tiene una resultante general de Este a Oeste (Arriaza *et al.*, 2008) lo que ocasiona una asimetría en la distribución de la materia orgánica en el golfo de Batabanó, con una mayor concentración en su zona suroccidental, por donde se hunden las masas de aguas hasta el fondo (Plante *et al.*, 1989; Fernández de la Llera *et al.*, 1990), hasta la zona donde se encuentra el arrecife de Juan García. Este arrecife también puede recibir la influencia de aguas con cierta carga terrígena proveniente de la costa más próxima al sur de la provincia de Pinar del Río (alrededor de 19 km), relativamente ricas en plancton (Plante, *et al.*, 1989; Alcolado, 1990a). Este mismo patrón de circulación puede contribuir con propágulos de algas procedentes de otras zonas del golfo de Batabanó hasta Juan García. Por otra parte, en la laguna arrecifal de este arrecife quedan zonas rocosas expuestas, lo que resulta en una combinación de sustratos rocoso, cabezos coralinos y zonas arenosas con pastos marinos (pradera de *T. testudinum*). De esta forma, en esta laguna arrecifal se encontraron especies con rizoides del orden Bryopsidales y otras con disco basal que se encontraron también en la zona frontal, como *Amphiroa fragilissima*, *D. simplex*, *D. ciliolata*, *C. fuliginosa* y *Halimeda opuntia*. Todos estos factores combinados aparentemente favorecen el desarrollo de las macroalgas, dando lugar a una mayor cantidad de especies y mayor biomasa total de macroalgas en Juan García.

Los arrecifes de Juan García y Cantiles reciben fuerte incidencia de los vientos del Sur durante los meses finales de la etapa seca (marzo - abril) y del Este, durante el resto del año (Alcolado, 1990a), lo que se refleja en los mayores valores del ITH a 5 y 10 m de profundidad. Este nivel de hidrodinamismo, dentro de ciertos límites, puede favorecer la distribución y el desarrollo de las macroalgas (por mayor oxigenación, reducción del sombreado de las frondas de las plantas, reabasteci-

Tabla 6. Prueba de significación del análisis de varianza bifactorial para la biomasa total de macroalgas (BT) entre los sitios y las épocas en que se realizaron los muestreos en tres arrecifes coralinos de la plataforma sudoccidental de Cuba. Se presenta la suma de cuadrados (SC), los grados de libertad (gl), cuadrado medio (CM), el valor crítico de la distribución F y la probabilidad (p).

	SC	gl	CM	F	p
Intercepto	309.018	1	309.018	428.064	0.000000
Sitio	8.5367	2	4.2683	5.9127	0.010622
Época	1.1231	1	1.1231	1.5558	0.228270
Sitio*Época	0.6073	2	0.3036	0.4206	0.662946
Error	12.9941	18	0.7219		

Sitio*Época = a la interacción entre sitios y épocas

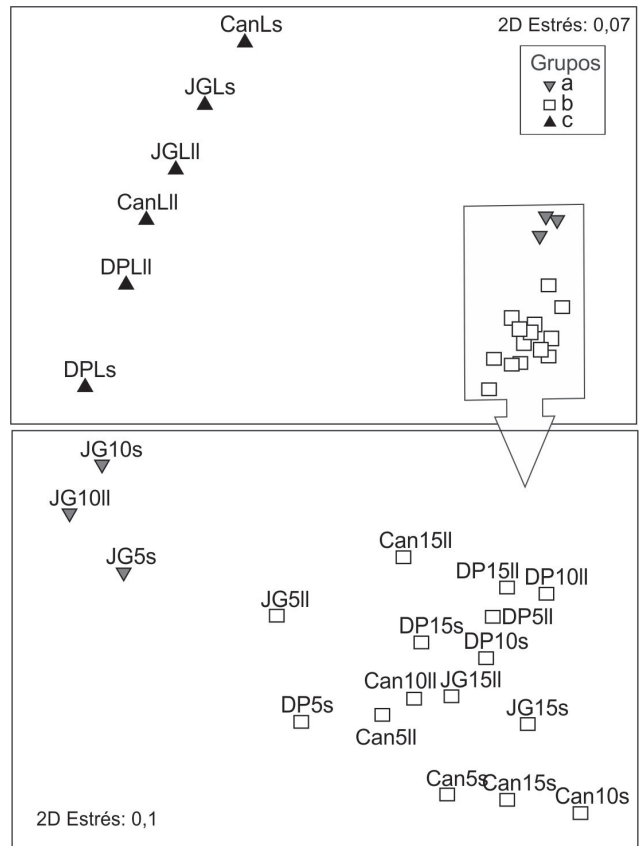


Figura 4. Escalamiento multidimensional no métrico (MDS) de los muestreos de macroalgas realizados en tres arrecifes coralinos de Cuba con la biomasa por especie. Los tres grupos fueron definidos en base al análisis CLUSTER (ver Fig. 4 y texto para más detalles). Sitios: Juan García (JG), Cantiles (Can) y Diego Pérez (DP). Zonas: lagunas arrecifales (L), arrecifes frontales a 5 m de profundidad (5), arrecifes frontales a 10 m de profundidad (10) y arrecifes frontales a 15 m de profundidad (15). Épocas: seca (s) y lluvia (II). El recuadro inferiores un MDS realizado con los grupos a y b.

Tabla 7. Prueba de significación del análisis de varianza bifactorial para la biomasa total de macroalgas (BT) entre las zonas y las épocas en que se realizaron los muestreos en tres arrecifes coralinos de la plataforma sudoccidental de Cuba. Se presenta la suma de cuadrados (SC), los grados de libertad (gl), cuadrado medio (CM), el valor crítico de la distribución F y la probabilidad (p).

	SC	gl	CM	F	p
Intercepto	309.018	1	309.018	305.321	0.000000
Zona	4.2974	3	1.4325	1.4153	0.274910
Época	1.1231	1	1.1231	1.1097	0.307802
Zona*Época	1.6469	3	0.5490	0.5424	0.660180
Error	16.1937	16	1.0121		

Zona*Época = a la interacción entre zonas y épocas

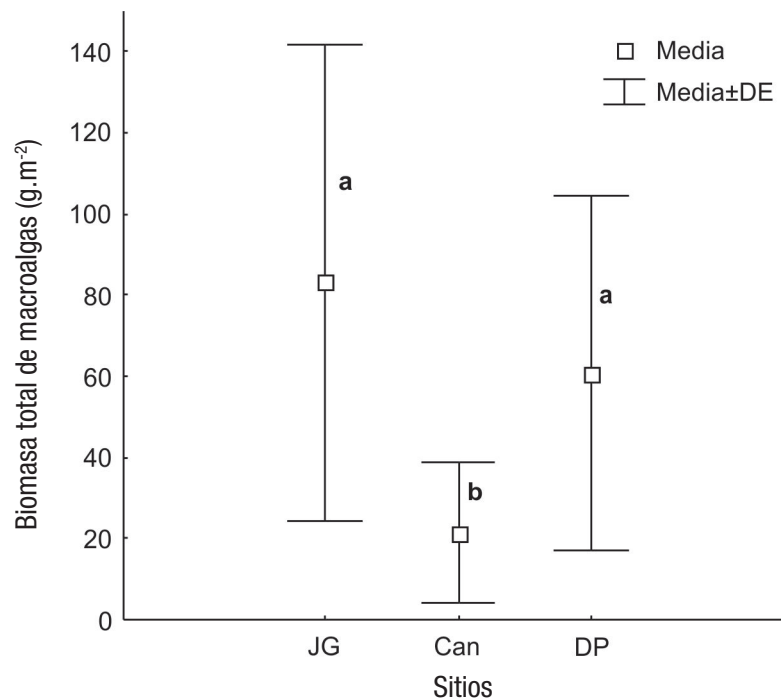


Figura 5. Promedio y desviación estándar (DE) de la biomasa total de macroalgas en los sitios de estudio de tres arrecifes de Cuba. Juan García (JG), Cantiles (Can) y Diego Pérez (DP). Letras diferentes señalan las diferencias significativas.

miento y difusión de los nutrientes; Graham & Wilcox, 2000). La combinación de este factor con una adecuada disponibilidad de nutrientes en Juan García puede constituir un estímulo para el desarrollo de las algas y parecen determinar una mayor biomasa de macroalgas. A diferencia de Juan García y Cantiles, el arrecife de Diego Pérez se encuentra más protegido de los vientos por su ubicación geográfica, lo que se comprueba por los valores menores de ITH. Esto podría implicar un menor arribo de propágulos de especies de macroalgas. Este arrecife recibe cierta influencia terrígena de la península de Zapata (cuyo punto más próximo se encuentra a más o menos 13 km), en la cual existen extensas áreas de ciénagas y manglares bien conservados que pertenecen al Parque Nacional Ciénaga de Zapata (Alcolado, 1990a), lo que pudiera ser la causa de valores de biomasa algales en el mismo orden que en Juan García. Por otra parte, aunque en Cantiles hay altos valores de hidrodinamismo, sus aguas son relativamente más pobres en nutrientes por estar más expuestas a la influencia de las aguas oceánicas y menos a la terrígena (Plante *et al.*, 1989). Esto explicaría que la biomasa algal sea la más pobre.

Pocas investigaciones han empleado la biomasa seca de macroalgas como indicador de abundancia. Lirman y Biber (2000) hallaron valores de biomasa seca de *Dictyota* spp., *Halimeda* spp. en el mismo orden que los del presente trabajo e incluso, algunos superiores, en el Parque Nacional Biscayne, Florida.

La biomasa húmeda total de macroalgas (antes de ser secadas) por muestra del presente estudio (que varió entre 2.3 y 1527 gPH.m⁻²) fue mucho menor que la registrada en los arrecifes del archipiélago Sabana-Camagüey entre 5 y 20 m de profundidad, en 1994 (entre 267 y 3110 gPH.m⁻²; Zúñiga-Ríos *et al.*, 2012). Este resultado coincidió con una concentración promedio de nitrógeno inorgánico de 3.68 μM (Penié

& García, 1998; Montalvo *et al.*, 2007), casi tres veces superior al máximo encontrado en el sur del golfo de Batabanó por Lluís-Riera (1972). El promedio para los fosfatos en Sabana-Camagüey fue de 0.28 μM, con algunos valores puntuales superiores a 0.6 μM (Penié & García, 1998; Montalvo-Estévez *et al.*, 2007), casi el doble de los registrados en el sur del golfo de Batabanó por Lluís-Riera (1972). Como diferencia fundamental entre ambas zonas, se subraya que, a diferencia de los sitios del presente estudio, los arrecifes de Sabana-Camagüey se encuentran cerca de varias bahías con poca circulación donde se acumulan contaminantes, materia orgánica y nutrientes, provenientes de tierra firme (Montalvo-Estévez *et al.*, 2007). Por esta razón, estos resultados apuntan a que los nutrientes juegan un papel primordial en el desarrollo de las macroalgas en estos arrecifes coralinos, independientemente de la herbivoría, que no fue evaluada en ninguno de los dos casos.

Los resultados del presente trabajo sirven como línea base para evaluar los posibles cambios que se hayan producido en las comunidades del macrofitobentos en estos arrecifes de coral, los cuales integran tres áreas marinas protegidas cubanas en la actualidad (SNAP, 2013). Resultaría interesante, repetir la evaluación en estas comunidades del macrofitobentos y su abundancia en estos arrecifes.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la tripulación del barco *Caribe* por su colaboración para la realización de este trabajo; también a R.K. Colwell por su programa EstimateS de acceso libre en internet y por sus instrucciones al respecto. Finalmente, un agradecimiento a los tres revisores anónimos que contribuyeron a mejorar sustancialmente el manuscrito.

REFERENCIAS

- ALCOLADO, P. M. 1984. Utilidad de algunos índices ecológicos estructurales en el estudio de comunidades marinas de Cuba. *Ciencias Biológicas* 11: 61-77.
- ALCOLADO, P. M. (Ed.). 1990a. *El bentos de la macrolaguna del Golfo de Batabanó*. Editorial Academia, La Habana, 161 p.
- ALCOLADO, P. M. 1990b. General features of Cuban sponge communities. In: Rützler, K. (Ed.). *New Perspective in Sponge Biology*, Smithsonian Institution Press, Washington D.C., pp. 351-357.
- ALCOLADO, P. M. 1999. Comunidades de esponjas de los arrecifes del Archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 28: 95-124.
- ALCOLADO, P. M. 2007. Reading the code of coral reef sponge community composition and structure for environmental biomonitoring: some experiences from Cuba. In: Custódio, M.R., G. Lobo-Hajdu, E. Hajdu & G. Muricy (Eds.). *Porifera Research: Biodiversity, Innovation and Sustainability*. Museu Nacional, Série Livros 28, Rio de Janeiro, pp. 3-10.
- ALCOLADO, P. M. & A. HERRERA-MORENO. 1987. Efectos de la contaminación sobre las comunidades de esponjas en el Litoral de La Habana, Cuba. *Reporte de Investigación, Instituto de Oceanología* 68: 1-17.
- ALCOLADO P. M., R. CLARO-MADRUGA, B. MARTÍNEZ-DARANAS, G. MENÉNDEZ-MACÍA, P. GARCÍA-PARRADO, K. CANTELAR, M. HERNÁNDEZ-GONZÁLEZ & R. DEL VALLE. 2001. Evaluación ecológica de los arrecifes coralinos del oeste de Cayo Largo del Sur, Cuba: 1998-1999. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 30:109-132.
- ALCOLADO, P. M., I. E. MORGAN, P. A. KRAMER, R. N. GINSBURG, P. BLANCHON, E. DE LA GUARDIA, V. KOSMININ, S. GONZÁLEZ-FERRER & M. HERNÁNDEZ. 2010. Condition of remote reefs off southwest Cuba. *Ciencias Marinas* 36 (2): 179 -197. DOI: 10.7773/cm.v36i2.1670.
- ALCOLADO, P. M., H. CABALLERO, A. LARA, N. REY-VILLIERS, L. ARRIAZA, G.M. LUGIOYO, P. ALCOLADO-PRÍETO, S. CASTELLANOS, S. PERERA & A. GARCÍA-RODRÍGUEZ. 2013. Resiliencia en crestas de arrecifes coralinos del este del golfo de Batabanó, Cuba, y factores determinantes probables. *Serie Oceanológica* 13: 49-75.
- ARRIAZA, L., L. RODAS, J. SIMANCA, S. LORENZO, D.E. MILIAN & P. ROMERO. 2008. Contribución a la gestión ambiental del golfo de Batabanó, Cuba: Modelación numérica de corrientes marinas. *Revista de Investigaciones Marinas* 29 (2): 89-99.
- BELLWOOD, D. R., T. P. HUGHES & A. S. HOEY. 2006. Sleeping functional group drives coral-reef recovery. *Current Biology* 16: 2434-2439. DOI: 10.1016/j.cub.2006.10.030.
- BURKEPILE, D. E., J. E. ALLGEIER, A. A. SHANTZ, C. E. PRITCHARD, N. P. LEMOINE, L. H. BHATTI & C. A. LAYMAN. 2013. Nutrient supply from fishes facilitates macroalgae and suppresses corals in a Caribbean coral reef ecosystem. *Scientific Reports* 1493: 1-9. DOI: 10.1038/srep01493.
- CABALLERO, H. & P. M. ALCOLADO. 2011. Condición de arrecifes de coral sometidos a presiones naturales recientes: Bajos de Sancho Pardo, Cuba. *Revista Ciencias Marinas y Costeras* 3: 51-65.
- CABALLERO, H., P. M. ALCOLADO & A. SEMIDEY. 2009. Condición de los arrecifes de coral frente a costas con asentamientos humanos y aportes terrígenos: El caso del litoral habanero, Cuba. *Revista Ciencias Marinas y Costeras* 1: 49-72.
- CARDOSO, P. G., M. A. PARDAL, A. I. LILLEBØ, S. M. FERREIRA, D. RAFFAELLI & J. C. MARQUES. 2004. Dynamic changes in seagrass assemblages under eutrophication and implications for recovery. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 302: 233-248. DOI: 10.1016/j.jembe.2003.10.014.
- CHAPMAN, V. J. 1961. *The Marine Algae of Jamaica: Myxophyceae and Chlorophyceae*. Institute of Jamaica, Kingston, 159 p.
- CHAPMAN, V. J. 1963. The Marine Algae of Jamaica: Phaeophyceae & Rhodophyceae. *Bulletin of the Institute of Jamaica -Science series* 12: 1-472.
- CLARKE, K. R. & R. N. GORLEY. 2006. *PRIMER v. 6: User Manual/Tutorial*. Primer-E. Plymouth, 193 p.
- CLARKE, K. R. & R. M. WARWICK. 2001. *Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation* (2nd ed.). Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, 173 p.
- Collado-Vides, L., V. G. Caccia, J. N. Boyer & J. W. Fourqurean. 2007. Tropical seagrass-associated macroalgae distributions and trends relative to water quality. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73: 680-694. DOI: 10.1016/j.ecss.2007.03.009.
- COLWELL, R. K. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2. User's Guide and application. Available on line at: <http://purl.oclc.org/estimates> (downloaded May 22, 2012).
- CROWLEY, P. H. 1992. Resampling methods for computation-intensive data analysis in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 23: 405-447. DOI: 10.1146/annurev.es.23.110192.002201.
- DE LA GUARDIA, E., P. GONZÁLEZ-DÍAZ & S. CASTELLANOS. 2004a. Estructura de la comunidad de grupos bentónicos sésiles en la zona de buceo de Punta Francés, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 25 (2): 81-90.
- DE LA GUARDIA, E., A. VALDIVIA & P. GONZÁLEZ-DÍAZ. 2004b. Estructura de comunidades bentónicas en la zona de buceo de María la Gorda, Ensenada de Corrientes, sureste de la península de Guanahacabibes, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 25 (2): 103-111.
- DE LA GUARDIA, E., P. GONZÁLEZ-DÍAZ, A. VALDIVIA & O. GONZÁLEZ. 2006. Estructura y salud de la comunidad de corales en arrecifes de la zona de buceo de Cayo Levisa, Archipiélago de Los Colorados, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 27 (3): 197-208.

- EFRON, B. & R. TIBSHIRANI. 1986. Bootstrap methods on standard errors, confidence intervals, and other measures statistical accuracy. *Statistical Science* 1 (1): 54-77. Available online at: <http://www.jstor.org/stable/2245500>.
- FERNÁNDEZ DE LA LLERA, M. A., R. M. HIDALGO GONZÁLEZ, D. LÓPEZ GARCÍA, I. GARCÍA RAMIL & I. PENÍE RODRÍGUEZ. 1990. *Caracterización hidroquímica de la Fosa de Jagua y de la zona económica exclusiva al sur de Cuba. Informe Final*. Archivo Científico No. I-0744-1992, Instituto de Oceanología, La Habana Cuba, 95 p.
- GONZÁLEZ-DÍAZ, P., E. DE LA GUARDIA & G. GONZÁLEZ-SANSÓN. 2003. Efecto de efluentes terrestres sobre las comunidades bentónicas de arrecifes coralinos de Ciudad de la Habana, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 24 (3): 193-204.
- GONZÁLEZ-SANSÓN, G., C. AGUILAR, I. HERNÁNDEZ, Y. CABRERA, N. SUAREZ-MONTES, F. BRETOS & D. GUGGENHEIM. 2009. Natural and human-induced variability in the composition of fish assemblages in the Northwestern Cuban shelf. *Revista de Biología Tropical* 57 (3): 721-740. DOI: 10.15517/rbt.v57i3.5487.
- GRAHAM, L. E. & L. W. WILCOX. 2000. *Algae*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ, 640 p.
- GUIRY, M. D. & G. M. GUIRY. 2016. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Available online at <http://www.algaebase.org> (downloaded 05 Julio 2016).
- HAY, M. E., Q. E. KAPPEL, & W. FENICAL. 1994. Synergisms in plant defenses against herbivores: Interactions of chemistry, calcification and plant chemistry. *Ecology* 75: 1714-1726. DOI: 10.2307/1939631.
- HERNÁNDEZ-FERNÁNDEZ, L., E. DE LA GUARDIA & A. K. BRADY. 2008. Comunidades de corales pétreos en la costa norte de Ciego de Ávila, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 29 (2): 125-130.
- HERNÁNDEZ-MUÑOZ, D., P. M. ALCOLADO & M. HERNÁNDEZ-GONZÁLEZ. 2008. Efectos de un emisario submarino de residuos urbanos sobre comunidades de octocorales (Octocorallia: Alcyonacea) en Cuba. *Revista de Biología Tropical* 56 (1): 65-75. DOI: 10.15517/rbt.v56i1.5509.
- HOEGH-GULDBERG, O., P. J. MUMBY, A. J. HOOTEN, R. S. STENECK, P. GREENFIELD, E. GOMEZ, C. D. HARVELL, P. F. SALE, A. J. EDWARDS, K. CALDEIRA, N. KNOWLTON, C. M. EAKIN, R. IGLESIAS-PRIETO, N. MUTHIGA, R. H. BRADBURY, A. DUBI & M. E. HATZIOLOS. 2008. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318: 1737-1742. DOI: 10.1126/science.1152509.
- HUGHES, T. P., D. C. REED & M.-J. BOYLE. 1987. Herbivory on coral reefs: community structure following mass mortalities of sea-urchins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 113: 39-59. DOI: 10.1016/0022-0981(87)90081-5.
- HUGHES, T. P., A. M. SZMANT, R. STENECK, R. CARPENTER & S. MILLER. 1999. Algal blooms on coral reefs: What are the causes? *Limnology and Oceanography* 44 (6): 1583-1586. DOI: 10.4319/lo.1999.44.6.1583.
- IBARZÁBAL, D. R. 1987. Mejoras en el muestreo de macrobentos con el equipo de succión. *Reporte de Investigación del Instituto de Oceanología* 67: 1-4.
- KRAUFVELIN, P., A. LINDHOLM, M. F. PEDERSEN, L. A. KIRKERUD & E. BONSDORFF. 2010. Biomass, diversity and production of rocky shore macroalgae at two nutrient enrichment and wave action levels. *Marine Biology* 157: 29-47. DOI: 10.1007/s00227-009-1293-z.
- LAPOINTE, B. 1999. Simultaneous top-down and bottom-up forces control macroalgal blooms on coral reefs (Reply to the comment by Hughes et al.). *Limnology and Oceanography* 44 (6): 1586-1592. DOI: 10.4319/lo.1999.44.6.1586.
- LAPOINTE, B. E., P. J. BARILE, M. M. LITTLER, D. S. LITTLER, B. J. BEDFORD & C. GASQUE. 2005. Macroalgal blooms on southeast Florida coral reefs I. Nutrient stoichiometry of the invasive green alga *Codium isthmocladum* in the wider Caribbean indicates nutrient enrichment. *Harmful Algae* 4: 1092-1105. DOI: 10.1016/j.hal.2005.06.004.
- LARKUM, A. W. D., R. J. ORTH & C. M. DUARTE (Eds.). 2006. *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 691 p.
- LIRMAN, D. & P. BIBER. 2000. Seasonal Dynamics of Macroalgal Communities of the Northern Florida Reef Tract. *Botanica Marina* 43: 305-314. DOI: 10.1515/BOT.2000.033.
- LITTLER, M. M. & D. S. LITTLER. 1985. Nondestructive sampling. In: Littler, M. M. & D. S. Littler (Eds.). *Handbook of Phycological Methods. Ecological Field Methods: Macroalgae*. Cambridge University Press, pp. 162-175.
- LITTLER, M. M. & D. S. LITTLER. 1988. Structure and role of algae in tropical reef communities. In: Lembi, C. A. & J. R. Waaland (Eds.). *Algae and Human Affairs*. Cambridge University Press, pp. 29-56.
- LITTLER, M. M. & D. S. LITTLER. 2005a. A proposed sustainable coral-reef management model. In: Krupnick G. A. & W. J. Kress (Eds.). *Plant conservation: a natural history approach*. Chicago Press, pp. 262-269.
- LITTLER, M. M. & D. S. LITTLER. 2005b. Application of a seagrass management model. In: Krupnick G. A. & W. J. Kress (Eds.), *Plant conservation: a natural history approach*. Chicago Press, pp. 270-285.
- LITTLER, M. M. & D. S. LITTLER. 2006. Assessment of coral reefs using herbivory/nutrient assays and indicator groups of benthic primary producers: a critical synthesis, proposed protocols, and critique of management strategies. *Aquatic Conservation: Marine And Freshwater Ecosystems* 17 (2): 195-215. DOI: 10.1002/aqc.790.
- LITTLER, M. M., D. S. LITTLER, B. L. BROOKS & B. E. LAPOINTE. 2006. Nutrient manipulation methods for coral reef studies: A critical review experimental field data. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 336: 242-253. DOI: 10.1016/j.jembe.2006.05.014.
- LITTLER, M. M., D. S. LITTLER & B. L. BROOKS. 2009. Herbivory, nutrients, stochastic events, and relative dominances of benthic indicator groups on coral reefs: a review and recommendations. In: Lang, M. A., I. G. Macintyre & K. Rützler (Eds.). *The Smithsonian Marine Science Symposium, Washington, D.C. Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 38: 401-414. DOI: 10.5479/si.01960768.38.1.
- LLUIS-RIERA, M. 1972. Estudios hidrológicos del Golfo de Batabanó y de las aguas oceánicas adyacentes. *Serie Oceanológica* 14: 3-48.

- LÓPEZ DEULOFEU, T., J. E. GUTIÉRREZ HERNÁNDEZ & G. CABANAS GÓMEZ. 2005. Cambios temporales de la lluvia en el occidente de la isla de Cuba. *Investigaciones Geográficas* 38: 143-162. DOI: 10.14198/INGEO2005.38.09.
- LÜNING, K. 1990. *Seaweeds: Their environment, biogeography and eco-physiology*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 527 p.
- MÁRQUEZ, J. C. & J. M. DÍAZ. 2005. Interacciones entre corales y macroalgas: Dependencia de las especies involucradas. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 34: 227-242.
- MARTÍNEZ-DARANAS, B., C. JIMÉNEZ & P. M. ALCOLADO. 1996. Prospección del macrofitobentos de los fondos blandos del archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba. *Avicennia* 4/5: 77-88.
- MARTÍNEZ-DARANAS, B., R. CABRERA, M. E. PERDOMO, M. ESQUIVEL, M. HERNÁNDEZ, L. CLERO, A. M. SUÁREZ, J. DÍAZ-LARREA, M. GUIMARAES, A. ARECES, D. M. PÉREZ, M. CANO-MALLO & L. CABREJAS. 2008. Inventario de la flora marina del Archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba. *Botanica Complutensis* 32: 49-62. Disponible en línea en: <https://revistas.ucm.es/index.php/BOCM/article/view/BOCM0808110049A>.
- MONTALVO-ESTÉVEZ, J. F., E. PERIGÓ-ARNAUD & M. MARTÍNEZ-CANALS. 2007. La contaminación marina. In: Alcolado, P. M., E. E. García & M. Arellano-Acosta (Eds.). *Ecosistema Sabana-Camagüey: Estado actual, avances y desafíos en la protección y uso sostenible de la biodiversidad*. Editorial Academia, La Habana, pp. 79-83.
- PAUL, V. J. & M. E. HAY. 1986. Seaweed susceptibility to herbivory: Chemical morphological correlates. *Marine Ecology Progress Series* 33: 255-264.
- PENÍE, I. & I. GARCÍA. 1998. *Hidroquímica y calidad ambiental del Archipiélago Sabana-Camagüey*. In: Martínez, F., L. Sorinas, T. Torres, L.A. Lima & D. Sánchez (Eds.). Presentado en Contribución a la educación y la protección ambiental. IV Taller de la Cátedra de Medio Ambiente, La Habana, Cuba, 1: 155-159.
- PLANTE, R., P. M. ALCOLADO, J. C. MARTÍNEZ-IGLESIAS & D. IBARZÁBAL. 1989. Redox potential in water and sediments of the Gulf of Batabanó, Cuba. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 28 (2): 173-184. DOI: 10.1016/0272-7714(89)90064-4.
- SNAP. 2013. Sistema Nacional de Áreas Protegidas. Disponible en línea en: <http://www.snap.cu/> (consultado en octubre 20, 2014).
- SUÁREZ, A. M. 1989. Ecología del macrofitobentos de la plataforma de Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 10 (3): 187-206.
- TAYLOR, W. R. 1957. *The Marine algae of Northeastern coast of North America*. The University of Michigan Press, Ann Arbor, Michigan, 509 p.
- TAYLOR, W. R. 1960. *Marine Algae of the Eastern Tropical and Subtropical Coasts of Americas*. The University of Michigan Press, Ann Arbor, Michigan, 870 p.
- VALDIVIA, A. & E. DE LA GUARDIA. 2004. Variación espacial y temporal de la comunidad de algas en el arrecife costero de Boca de Canasí, La Habana, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 25 (2): 123-131.
- VAN TUSSENBROEK, B. I., J. A. VONK, J. STAPEL, P. L. A. ERFTEMEIJER, J. J. MIDDELBURG & J. C. ZIEMAN. 2006. The biology of *Thalassia*: Paradigms and recent advances in research. In: Larkum, A. W. D., R. J. Orth & C. M. Duarte (Eds.). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 409-439.
- WANDERS, J. B. W. 1976. The role of benthic marine algae in the shallow reef of Curaçao (Netherlands Antilles). I. Primary productivity in the coral reef. *Aquatic Botany* 2: 235-270. DOI: 10.1016/0304-3770(76)90023-1.
- WILKINSON, C. & D. SOUTER (Eds.). 2008. *Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes in 2005*. Global Coral Reef Monitoring Network, and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, 152 p.
- ZÚNIGA RÍOS, D., B. MARTÍNEZ-DARANAS & P. M. ALCOLADO. 2012. Ficoflora de los arrecifes coralinos del archipiélago Sabana-Camagüey. *Serie Oceanológica* 11: 57-76.

Recibido: 19 de marzo de 2015.

Aceptado: 27 de julio de 2016.